

**Szent István Egyetem**

**DOKTORI (PhD) ÉRTEKEZÉS**

**Zöld-Balogh Ágnes**

**Gödöllő**

**2020**



Szent István Egyetem  
Biológiatudományi Doktori Iskola

## **Mikológiai vizsgálatok hazai úszólápokon**

Zöld-Balogh Ágnes  
Doktori értekezés (PhD)

Gödöllő  
2020

**A doktori iskola**

**Megnevezése:** SZIE Biológiateadományi Doktori Iskola

**Tudományága:** Biológia tudományok

**Vezetője:** Dr. Nagy Zoltán  
intézet igazgató, egyetemi tanár (DSc.habil)  
SZIE, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar  
Növénytani és Ökofiziológiai Intézet  
MTA Tanszéki Növénytani és Növényökológiai Kutatócsoport

**Témavezető:** Dr. Bratek Zoltán  
egyetemi adjunktus, PhD  
ELTE, Természettudományi Kar  
Biológiai Intézet  
Növényélettani és Molekuláris Növénybiológiai Tanszék

.....  
Dr. Nagy Zoltán  
jóváhagyása

.....  
Dr. Bratek Zoltán  
jóváhagyása

Ez az értekezés 15 példányban készült. Ez a ... számú példány.

# Tartalomjegyzék

1.	<i>Bevezetés</i>	2
1.1.	A téma jelentősége	2
1.2.	Célkitűzések	2
1.3.	Megoldandó feladatok ismertetése	3
2.	<i>Irodalmi áttekintés</i>	5
2.1.	Wetland, lápok, úszólápok	5
2.1.1.	Az úszóláp és a wetland kapcsolata	5
2.1.2.	A lápok fogalma, osztályozása	5
2.1.3.	Az úszólápok előfordulása	7
2.1.4.	Az úszólápok kialakulása; szerepük a szukcesszióban	7
2.1.5.	Az úszólápok felépítése	9
2.1.6.	Az úszólápok működése	10
2.1.7.	Az úszólápok egyéb sajátosságai	11
2.1.8.	Az úszólápok nemzetközi nevezéktana	11
2.2.	A gombák szerepe a lápi életközösségekben	12
2.3.	Európai vizes élőhelyek nagygombái	14
2.3.1.	Európai lápok bazídiumos gombái	14
2.3.2.	Európai úszólápok bazídiumos gombái	15
2.3.3.	Európai vizes élőhelyek aszkuszos gombái	15
2.4.	Hazai vizes élőhelyek nagygombái	16
2.4.1.	Hazai úszólápok bazídiumos gombái	16
2.4.2.	Hazai nedves élőhelyek aszkuszos gombái	16
2.5.	Vitatott úszólápi Hygrocybe taxonok	17
2.6.	A gyökérkapcsolt gombák	19
2.6.1.	Endofiták	19
2.6.2.	Szimbiota gombák a mikorrhizák	20
2.6.2.1.	A mikorrhizák típusai	20
2.6.2.2.	A mikorrhizák interaktív hálózatai	21
2.6.2.3.	Az arbuskuláris mikorrhiza (AM)	22
2.7.	A hazai AM kutatásáról	27
3.	<i>Anyag és módszer</i>	28
3.1.	Egyes Kárpát - medencei úszólápok nagygombáinak vizsgálata	28
3.1.1.	Úszólápi nagygombák morfológiai vizsgálata	28
3.1.1.1.	Nagygombák mintavételi területei	28
3.1.1.2.	Nagygombák mintavétele	31
3.1.1.3.	Hazai úszólápi nagygombák morfológiai vizsgálata	32
3.1.2.	Egyes Kárpát - medencei úszólápi nagygombák molekuláris vizsgálata	33
3.1.2.1.	Vitatott Hygrocybe taxonok molekuláris azonosítása	33
3.2.	Úszólápi AM - gombák morfológiai vizsgálata	34
3.2.1.	AM - gombák kolonizációjának vizsgálata	34
3.2.1.1.	AM - gombák mintavételi területei	34
3.2.1.2.	AM - gombák mintavétele	38
3.2.1.3.	Vízmintavétel	39
3.2.1.4.	Hazai úszólápi AM-gomba kolonizációk morfolófiái vizsgálata	39
3.3.	Úszólápi AM - gombák molekuláris - taxonómiai vizsgálata	41
3.3.1.	Úszólápi AM-gombák filogenetikai vizsgálatai	46
3.3.2.	Úszólápi AM-gombák ökológiai vizsgálatai	47
4.	<i>Eredmények</i>	48
4.1.	Hazai úszólápi nagygombák morfológiai vizsgálatainak eredményei és tárgyalásuk	48
4.1.1.	Tőzegmohás úszólápok bazídiumos gombaközösségének összetétele	48

4.1.2.	Tőzegmoha takaró nélküli úszólápok bazídiumos gombaközösségének összetétele _____	49
4.1.3.	Az úszólápi aszkuszos gombák közösségének összetétele _____	52
4.2.	Vitatott úszólápi <i>Hygrocybe</i> taxonok molekuláris azonosításának eredményei és tárgyalásuk _____	56
4.3.	Hazai úszólápi AM-gomba kolonizációk morfológiai vizsgálatainak eredményei és tárgyalásuk _____	60
4.3.1.	Az úszólápok vízminőség-vizsgálatának eredményei _____	60
4.3.2.	Úszólápi AM-gomba kolonizációk morfológiai vizsgálatainak eredményei és tárgyalásuk _____	60
4.3.2.1.	Az AM-gombák kolonizációjának összegzése _____	60
4.3.3.	Az AM-kolonizáció fényképfelvételeken _____	69
4.4.	Úszólápi AM-gombák molekuláris taxonómiai vizsgálatainak eredményei és tárgyalásuk _____	72
4.4.1.	Molekuláris vizsgálatok eredményei _____	72
4.4.2.	Úszólápi AM-gombák filogenetikai vizsgálatának eredményei és tárgyalásuk _____	73
4.4.3.	Úszólápi AM-gombák ökológiai vizsgálatainak eredményei és tárgyalásuk _____	84
4.4.3.1.	Shannon diverzitás mutató _____	84
4.4.3.2.	PCoA - Jaccard indexszel történő főkoordináta-elemzés _____	84
4.4.3.3.	CVA - A kanonikus variancia elemzése _____	85
4.5.	Új tudományos eredmények _____	88
5.	<i>Következtetések és javaslatok</i> _____	89
6.	<i>Összefoglalás</i> _____	93
7.	<i>Summary</i> _____	94
8.	<i>Mellékletek</i> _____	95
9.	<i>Köszönetnyilvánítás</i> _____	125

## Rövidítések jegyzéke

**A / Ar** - arbuszkulum  
**C** – szén / kortex  
**CC** – gyökér központi cilinder  
**AM** - arbuszkuláris mikorrhiza  
**AMF** - arbuszkuláris mikorrhiza gomba  
**AMS** - arbuszkuláris mikorrhiza szimbionta  
**AR** - arbuszkulum  
**ARM** – arbutoid mikorrhiza  
**E** – gyökér epidermisz  
**EEM** -ektendomikorrhiza  
**EM** – ektomikorrhiza  
**ERH** - extraradikális hifák  
**ERM** – erikoid mikorrhiza  
**FEK** - Fekete-tó úszólápja  
**Gt** – gigatonna  
**h** - hónap  
**H** - hifa  
**HH** - hifahurkok (coil-ok)  
**IF** – interface anyaga  
**IH** – intercelluláris hifa  
**K** - kálium  
**ML** - Maximum Likelihood  
**MM** – monotropoid mikorrhiza  
**MO** - Magyarország  
**N** – nitrogén  
**NJ** - Neighbour-joining  
**nSph** - *Sphagnum* – takaró nélküli úszóláp  
**O<sub>2</sub>** – oxigén  
**OM** – orchidea-mikorrhiza  
**P** – foszfor  
**PAM** - periarbuszkuláris membrán  
**PC** – növényi sejt  
**PCW** – növényi sejtfa  
**polyP** - polifoszfát  
**PPA** - penetrációs apparátus  
**RSD** - a Ráckeve-Soroksár-Dunaág szigetcsépi holtágának úszólápja  
**Sph** - *Sphagnum* - borítású úszóláp  
**V** - vezikulum  
**VEL** - a Velencei-tó nyílt vizű tisztásának (Kerék-vizek) úszólápja

# 1. BEVEZETÉS

## 1.1. A téma jelentősége

A szárazföldi és vízi életközösségek növény - és gombafajai között szoros és sokoldalú kapcsolatrendszer alakult ki az életben maradás biztosítására. Az úszólápok víz szubsztráton lebegő, egyre vastagodó tőzegtakarójú élőhelyek, melyek a szárazföldi és vizes élőhelyek között képeznek átmenetet. Ezek kialakításában résztvevő növény- és gombaközösségek kapcsolatai alig feltártak annak ellenére, hogy az eddigi kutatások bizonyították szerepüket több elem biogeokémiai ciklusában éppúgy, mint az élővizek eutrofizációjának elkerülésében. Mindez a tőzegben, a rizoplánban végbemenő aerob és anaerob folyamatokhoz és a tőzeg geológiai távlatokba mutató, raktározó kapacitásához kötődik. A tőzeg az ember természetátalakító tevékenysége miatt mára a hajdani hatalmas lápterületek kiterjedéséhez képest a Föld felszínének csak elenyészően kis területére szorult vissza. Mesterségesen létrehozott úszólápot alkalmaznak kommunális és ipari szennyvizek tisztítására; bizonyos arbuszkuláris mikorrhiza (AM) gombák szerepét pedig igazolták épített lápok (constructed wetlands) talajvíz szennyeződést követő rekreációjában.

Az úszólápi növényeket és a tőzeget egyaránt átszövő gombatársulások megismerésére első lépésként egyes Kárpát-medencei úszólápok nagygomba társulásainak összetételét elemeztük. Ezt követte az AM-gombák kapcsolatainak feltárása két nemzeti parkunkhoz tartozó, három eltérő típusú úszólápon: a Velencei-tó, a Ráckeve-Soroksári-Dunaághoz tartozó szigetcsépi holtág, valamint az őrési Fekete-tó úszólápján. Az úszólápi növények és gombák hálózati rendszereinek feltárása alapul szolgálhat az általában hűvös, nedves mikroklímájú élőhely anyagforgalmának feltérképezéséhez, beleértve a nagy molekulájú, összetett szénvegyületek lebontási folyamatait is.

## 1.2. Célkitűzések

Úszólápokon kutató csoportunk vizsgálatai az élőhelyek állományalkotó növényeivel szoros kapcsolatban élő gombaközösségek összetételére, biológiai szerepükre, valamint egymás közötti kölcsönhatásaikra is kiterjednek.

Céljaim részletezve a következők voltak

### I. A Kárpát-medence egyes úszólápjain fellelt nagygombák vizsgálata

#### A. Morfológiai vizsgálatok: fajszintű meghatározás hagyományos módon

1. *Sphagnum*-borítású (*Sph*) és *Sphagnum*-takaró nélküli (*nSph*) úszólápok **bazídiomos gombáinak** morfológiai vizsgálata
2. A két élőhelytípuson a bazidiomikóták életmód és élőhely szerinti megoszlásának összehasonlítása.

3. Úszólápi **aszkuszos** gombák morfológiai vizsgálata

#### **B. Molekuláris vizsgálatok:**

Egyes úszólápi *Hygrocybe* fajok azonosítása molekuláris módszerekkel.

### **II. Három eltérő trofitású hazai úszóláp arbuszkuláris mikorrhiza (AM) gombáinak vizsgálata**

#### **A. Morfológiai vizsgálatok: mikroszkópos és matematikai elemzés**

A legjellemzőbb úszólápi növényekben az AM-gomba kolonizáció feltárása

#### **B. Molekuláris vizsgálatok: a három úszólápon fellelt AM-gombaközösségek diverzitásának összehasonlítása;**

1. úszólápi filotípusok filogenetikai elemzése
2. úszólápi filotípusok ökológiai elemzése
3. jelen kutatásainkban feltárt filotípusok összehasonlító vizsgálata más élőhelyekről származó, azonos filotípusokkal

### **III. Javaslat az úszólápok, mint unikális élőhelyek oltalomba vételére**

#### **1.3. Megoldandó feladatok ismertetése**

A magyarországi úszólápok mikológiai vizsgálata több évtizedes múltra tekint vissza. Ennek részét képezik az úszólápi növények és szimbiotikus gomba partnereik közötti, földalatti hálózataik rendszerének feltárása is.

Ezen értekezés a **klasszikus mikológiai vizsgálatok** során feltárt úszólápi nagygomba (bazídiumos és aszkuszos gombák) közösségek összegyűjtött, kiegészített, elemzett herbáriumi/irodalmi adatait egyaránt vizsgálta. A feltérképezett Kárpát-medencei *Sph* és *nSph* úszólápokon az utóbbi 50 évben feltárt **bazídiumos gombáinak** - éppúgy, mint az utóbbi 20 év **aszkuszos gombáinak** morfológiai elemzése a lehetőségektől függően friss mintavétel vagy/és herbáriumok anyagát használta fel, miközben ezek **életmód és élőhely szerinti megoszlása** is feltárult.

Ezen adatok megfelelő összehasonlítási alapot biztosíthatnak az úszólápi EM társulások már megkezdett feltárását követően azok molekuláris eredményeivel történő összevetéshez.

Intraspecifikus variáció **molekuláris elemzésére** is sor került egyes bizonytalan rendszertani helyzetű, hazánkban ezidáig csak úszólápokon fellelt **bazídiumos *Hygrocybe* taxonok** azonosítása során.

Egy-egy **hazai oligotróf, mezotróf és eutróf úszólápon** a jelentősebb állományalkotó növények és **AM-gombaszimbióták** közötti kapcsolatok felmérése gyökerezési szintenként három évszakban is kivitelezésre került. Az eddig napvilágot látott úszólápi AM-gomba szakirodalom csekély száma módszerváltás szükségességét sugalmazta mind a mikroszkópos morfológiai vizsgálatok, mind a molekuláris vizsgálatok tekintetében.



A gyökérszövetek **morfológiai vizsgálata** során feltárandó az AM-gombák hiánya/jelenléte; kolonizáció esetén a mintázat, a gazdanövény specificitás, az évszakos dinamika. A **fénymikroszkópos becslési** eredmények értelmezése **matematikai módszer** alkalmazásával is megerősítésre került. Az úszólápi AM-kolonizáció jellegzetes formakincsét fény-és **elektronmikroszkópos felvételeinkkel** is igazoltuk.

A három különböző trofitású úszólápi AM-gyökérszimbionta gombaközösség **diverzitását molekuláris módszerek** alkalmazásával tártuk fel. A kimutatott úszólápi filotípusokat (beleértve azok generalista és specialista elemeinek feltárását is) filogenetikai és ökológiai elemzések alapján, más élőhelyekről származó, azonos filotípusokkal vetettük össze.

Fentebb ismertetett kutatásaink eredményeinek egyik lehetséges alkalmazási területe: eredményeinkkel tudományos alapot nyújtani az **úszólápok, mint kiemelten értékes természetes élőhelyek szakmailag megalapozott védelméhez.**

Feltáró munkánk során az egyedi fajkészlettel rendelkező **unikális** úszólápi **élőhelyeken a** növény-gomba szimbiózisok interaktív hálózatainak, s azok „wood wide web”-beli szerepének feltérképezéséhez a kezdő lépésekből néhányat már megtettünk.

## 2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

### 2.1. Wetland, lápok, úszólápok

#### 2.1.1. Az úszóláp és a wetland kapcsolata

Az európai vizes élőhelyek kutatásával foglalkozó szakemberek évtizedek óta egy jól körülírt, pontosan meghatározott nevezéktant használnak a különböző vizes élőhely típusok megnevezésére. Ezek a fogalmak – többé-kevésbé jól rendszerezettek és manapság is használhatók (Balogh, 2000b). Ezzel szemben – főleg az angolszász nyelvterületeken – használatos wetland kifejezés és a körülötte használatos fogalmak igen változó tartalmúak. Így ezen irodalmak tanulmányozása során a legtöbb esetben nem derül fény a vizes élőhely típusára, akadályozva ez által éppúgy az úszólápokra, mint az ezektől eltérő egyéb vizes élőhelyekről halmozódó ismeretek egyesítésére és hasznosítására irányuló törekvéseket.

A Ramsari Egyezmény (Ramsar, 1987) szerint a wetland magába foglal minden állandó vagy időleges, akár természetes vagy mesterséges állóvízzel vagy folyóvízzel jellemezhető marsh, fen, peatland és mindenféle édes-, brakk-és sós vízi területet egyaránt - beleértve azokat a tengeri területeket is, ahol a víz mélysége apálykor nem csökken hat méter alá. Az ezzel kapcsolatos elnevezések pl: a fentebb említett marsh, fen, peatland fogalmak tartalmuk szerint ahány irodalom, annyiféle típusú élőhelyet jelölnek.

A National Wetlands Working Group (1997) már szűkíti a definíció tartalmát; wetland alatt olyan vízzel tartósan átitatott, kevésbé lecsapolt talajú élőhelyeket ért, amin a vízi környezethez adaptálódott vízkedvelő növényzet és más, változatos típusú élőlények és életformáik fennmaradni képesek.

A wetland és típusai tárgykörben való „eligazodást” a következő könyvidézet három fő, a témát felölelő használatban lévő kifejezése világítja meg a legjobban; a *wetland*, a *peatland* és a *mire*. „Ezek a kifejezések jelentenek ugyan valami különbséget, azonban jelentős átfedés van közöttük.” (Rydin és Yeglum, 2006) (A dőlve szedetttek magyarul: vizes élőhelyek, tőzegföldek, lápok és a mocsarak).

#### 2.1.2. A lápok fogalma, osztályozása

Vizes élőhelyekkel foglalkozó szakemberek számára is sokszor ellentmondásos tartalmúak egyes idevonatkozó ismeretek. Egyebek között ilyen pl. a mocsár és a láp fogalmának értelmezése. Zólyomi (1937) és Boros (1964) meghatározása szerint a mocsár tőzegképződéssel nem jellemezhető vizes élőhely típus, míg a láp fogalmába a folyamatos tőzegképződés és a tőzegképző növényzet egyaránt beletartozik.

Az úszólápok, -hasonlóan a többi édesvízi élőhely típushoz- számos gombacsoport képviselői számára is élőhelyet biztosítanak (Zöld-Balogh et al., 2008, 2012, 2020). A különböző édesvízi ökoszisztémák tekintetében az úszóláp egy átmeneti jellegű élőhely típus a vízi és a szárazföldi ökoszisztémák között (Tsui és Hyde, 2003). Az úszólápok csak igen kevésbé feltártak a többi édesvízi élőhelytípushoz képest, pedig a sík és dagadó lápok mellett éppúgy magukba foglalnak partszakaszokat, medencéket stb. is; képződésük azonban minden esetben vízborította szárazföldön történik (Larson, 1991; Mitsch és Gosselink, 1993).

Ahhoz, hogy megértsük a különböző típusú úszólápokon élő növények és gombák kapcsolatrendszerét ismernünk kell ezen élőhelyek jellegzetességeit és a vizes élőhelyek rendszerében elfoglalt helyüket. Ehhez először a csoportosításokban rejlő információkat tekintjük át Balogh (2000b) értékelése alapján.

A lápok osztályozása sokféle szempont szerint történhet.

1. lápfelszín alakja szerinti csoportosítás: sík felszínűek vagy domborúak is lehetnek, valamint van egy köztes típus, melyet átmeneti lápnak nevezünk. (Pokorny már 1862-ben megkülönböztette az állapot a felláptól.

2. A láptalajok eltérő tápanyagtartalma alapján történik az oligotróf, mezotróf és eutróf lápok elkülönítése (Weber, 1902, 1903, 1907).

3. A láptalajokban mért pH értékek szerint is csoportosíthatunk: az acidofil, neutrofil, bazofil lápok mellett erősen illetve gyengén acidofil lápok stb. is elkülöníthetünk.

4. A lápokra jellemző növénytársulások alapján is történhet csoportképzés: a legváltozatosabb fászszerű fajokkal erdősülő tőzegmohalápok, tőzegmohás lápok és rétlápok.

5. Megkülönböztethetünk lápokat aszerint is, hogy tavakban (infraaquatikus="Hydrogene") vagy tavakon kívül (szupraaquatikus) történik keletkezésük (Steffen, 1931).

6. A lápok kialakító vízforrások eredete szerinti csoportosítás különbséget tesz topogén=minerogén (talaj-és felszíni vizek által együttesen kialakított) lápok, ombrogén=ombrofil (a légkör nedvességtartalmából táplálkozó) lápok valamint „solinogén” (a táj felszíni vizei és a csapadék által együttesen kialakított) lápok között (Post és Granlund, 1925).

7. A lápképződés felszínformákhoz kapcsolódó következő néhány típusa (forrásláp, folyami láp, deltaláp, hegyháti láp, lejtőláp, medenceláp, teraszláp, völgyláp stb.) azonban földrajzi kategóriaként nem sorolhatók a biológiai láptípusok közé.

A lápok osztályozása során egyes szerzők említést sem tesznek az úszólápokról, mások pedig teljesen önálló láptípusnak tartják. Az úszólápoknak ehhez a sokféle rendszerhez viszonyított helyzetét Balogh (2000b) értékelésének eredményeként mutatjuk be. A fentebb említett első négy osztályozási szempontot vizsgálva, alapvetően ugyanarról a három láptípusról szól Balogh (2000b) az alábbiakban:

	A lápfelszín alapján:		
<b>dagadóláp</b>	<b>átmeneti láp</b>		<b>síkláp</b>
	A láp tápanyag tartalma alapján:		
<b>oligotróf láp</b>	<b>mezotróf láp</b>		<b>eutróf láp</b>
	A lápi növényzet alapján:		
<b>tőzegmohaláp</b>	<b>tőzegmohás láp</b>		<b>rétláp</b>
	A láptalaj pH értékei alapján:		
<b>erősen acidofil láp</b>	<b>acidofil láp</b>		<b>enyhén acidofil neutrofil bazofil lápok.</b>

Balogh (2000b) szerint az egymás alá írt láptípusok egymással megegyezők, a különböző láptípusok mind ebbe az alaprendszerbe tartozóak. A három láptípuson szukcessziójuk során szál-erdők, cserjések is megjelenhetnek. Mindez kiegészül még azzal, hogy közülük bármely láptípus úszólápokon is kialakulhat, amelyek természetesen erdősülhetnek is. Másképpen fogalmazva: az úszólápok a felsorolt láptípusok úszó változatainak nevezhetők. Balogh (2000b) számára ezen rendszer teljes átlátását Moore és Bellamy (1974), Mitsch és Gosselink (1993) szerzőpárosok mellett Steffen (1931) is sok tekintetben megalapozta.

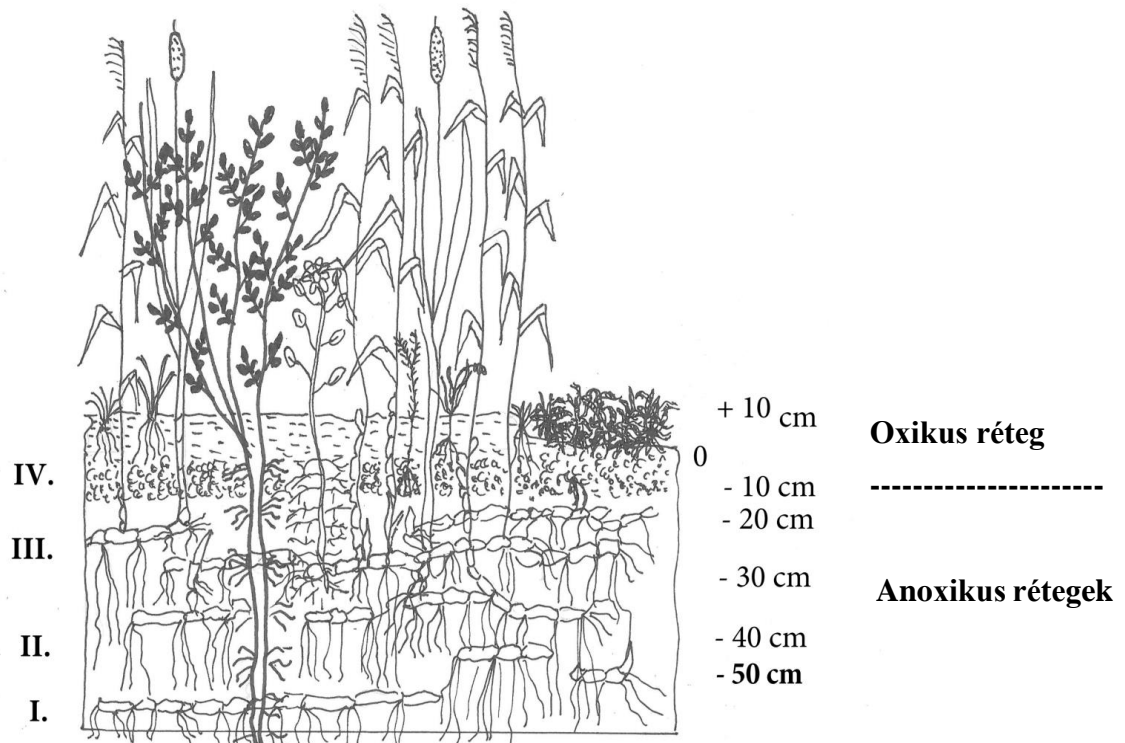
### **2.1.3. Az úszólápok előfordulása**

A hazai néprajzi irodalomban ma is fellelhetők beszámolók (Herman, 1887/1888; Balassa, 1975; Gunda, 1977, 1980) a Kárpát-medence vízrendszerein határtalannak tűnő úszólápvilágról. Más kontinensekről származó adatokkal együttesen igazolódik, hogy Földünkön az úszólápok mindenütt megtalálhatók az Északi-sarkkörtől a Déli-sarkkörig (Balogh, 1983a; Van Duzer, 2004, 2006). Azonban a tengerpartokon éppúgy mint a szárazföld belsejében képződők száma folyamatosan csökken az ipari forradalom, a nagyüzemi mezőgazdaság valamint az egyre terjedőbb csatornázások, partvonalrendezések következtében (Mitsch és Gosselink, 1993).

### **2.1.4. Az úszólápok kialakulása; szerepük a szukcesszióban**

Az úszólápok a víz felszínén lebegő nád, sás, gyékény valamint tőzegmohák állományjaiból keletkező tőzegtakarók, valójában álszárazföldeknek megfelelő geomorfológiai képződmények. Annak ellenére, hogy napjaink összehangolt édesvízi lápkutatásai csak nagyon ritkán terjedtek ki az úszólápokra, származásukat, botanikai szukcessziójukat az üledékképződés és a tőzeg képződésének folyamatával együttesen átfogóan tanulmányozták pl a következő szerzők is: Weber (1908), Pallis (1915), Ruttner (1963), Heilman (1968), Junk (1970), Swan és Gill (1970), Moore

és Bellamy (1974), Balogh és Frenyó (1980), Balogh (1981, 1983a,b, 2000a,b, 2001a, 2002, 2003), Huffman és Lonard (1983), Verhoeven (1986), Anthony (1999), Hackney et al. (2000), Bauer et al. (2003), Rydin és Jeglum (2006), Zöld-Balogh et al. (2008).



1. ábra: Az úszóláp felépítése (Balogh, 1983a alapján)

Gyökerezési szintek	Mélység/cm	Tőzegréteg
I. úszólápkotók	(-50) - (-60)	érett tőzeg
II. fás szárúak	(-30) - (-50)	érett tőzeg
III. mélyebben gyökerezők	(-10) - (-30)	fiatalabb tőzeg
IV. felszínen gyökerezők	0 - (-10)	filcszerű réteg

Oxikus: (+10) - (-10) cm; Anoxikus: (-10) - (-60) cm

Az úszóláp keletkezését megelőző lépés az úszógyep kialakulása (Balogh, 1983a). Ebben a folyamatban pl.: az *Acorus calamus*, *Carex* spp., *Cladium mariscus*, *Phragmites*, *Scirpus* sp., *Typha* spp. (Boros, 1925, 1964; Soó, 1962) víz fölé növekvő rizómáiból; a *Glyceria*, *Phragmites*, sp., illetve egyéb vízre dőlő pázsitfű sarjhajtásaiból, rizómáiból valamint a nádas aljnövényeiből (pl. *Agrostis alba*, *Calla palustris*, *Comarum palustre*, *Mentha aquatica*, *Myosotis palustris*, *Solanum dulcamara*, *Urtica kiowiensis*) összeáll egy úszó társulás a vízi szubsztráton (Moesz, 1910; Újvárosi, 1941; Kulczynski, 1949; Balogh, 1983a). A társulás folyamatos gyarapodását az egymást átszövő gyöktörzsek, gyökerek, a vízből felvett táplálék a felhalmozódó uszadékkal és avarral biztosítja. Ez a tápanyag a lombhulláskor avarként visszajutva a felszínre vagy a tözegesedés útjára lép vagy a gyepszinti növények táplálékfelvételén át újból bekapcsolódik a lápi anyagkörforgalomba. Az úszógyepek kialakulása és élettartama egyaránt néhány évre tehető.

A szukcesszió második lépéseként a lerakódó, tözegesedő avar folyamatos függőleges és vízszintes irányú gyarapodással pár év alatt úszóláp képződéshez vezet; ezen megtelepednek a gyepszint növényei, amit erdőfoltok, erdők megjelenése is követhet. A folyamat eredményeképpen az úszólápi életközösség tőzeg szubsztrátja függőlegesen rétegzett szerkezettel is jellemezhető (Balogh, 2003). Ezen kívül feltárt az úszólápok keletkezésének több más, különleges módja is (Balogh, ed., 1991).

Az úszólápok horizontális és vertikális fejlődése lassú; hosszú évezredekkel (Zólyomi, 1936; Járai-Komlódi, 1979), időnkénti elsüllyedésekkel, s a helyükön új úszólápok képződésével egyaránt jellemezhető folyamat. Lápok feltöltődését feltáró geológiai és paleobotanikai kutatások igazolták az egymásra süllyedő úszólápok sorozatait (Dömsödy, 1977; Sümegi, 2000); bizonyítva a láptavi „nyíltvíz-úszóláp” együttesének feltöltődésig tartó folyamatos változását (Sümegi, 2000; Balogh, 2003). Az úszólápok növekedésük során –ellentétben a teresztris lápokkal – a szárazföld területét növelik a vizes élőhelyek rovására (Kádár, 1965).

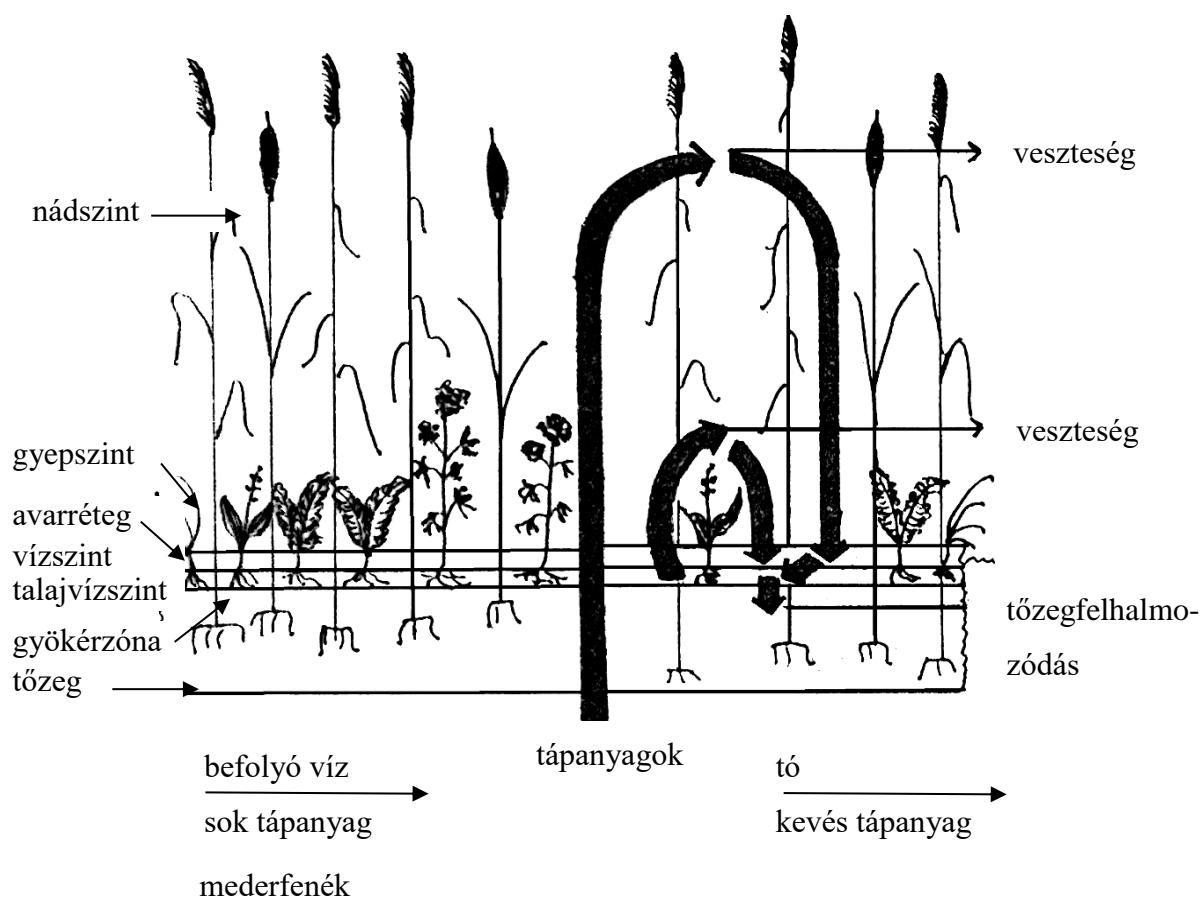
### 2.1.5. Az úszólápok felépítése

A tőzeg legfelső, 10-15 cm-es nemezserű rétegét gyökereikkel sűrűn átszövik a lápi gyepszint növényei, ami – egyben kijelölve az oxidatív és redukzív közegek határát - könnyen eltávolítható. Alatta érik a fiatal tőzeg, ahol a mélyebben gyökerező lágyszárúak mellett egyes fásszárúak gyökerei is megtalálhatók; ez alatt, az érett tőzegben már csak az úszóláp alkotó növényfajok (*Phragmites australis*, *Typha* spp., *Carex* spp.) gyökerei és gyöktörzsei szövik át az úszólápot a fásszárúak legalsóbb gyökereivel együtt. Az érett tőzeg vastagsága a korától függő; az egy métert is meghaladhatja nagyon öreg úszólápok esetén. A mezotróf és az eutróf úszóláp felszínén felhalmozódik az avar, míg az oligotróf humid, csupasz tőzefelszínnel jellemezhető (1. ábra).

Az úszólápok szukcessziójuk során olykor cserjésekkel, szálerdőkkel borítottak (Balogh et al., 1980; Rydin és Jeglum, 2006).

### 2.1.6. Az úszólápok működése

Évtizedek óta köztudott az úszólápoknak az élővizek halobitása, szaprobitása, toxicitása és trofitása értékeire kifejtett pozitív hatása (Balogh, 1980, 1983b; Balogh et al., 1980, 1982, 1992) (2. ábra). A befolyó víz - úszóláp - tó -rendszerben az úszólápok eltávolítják a vízből a tápanyagokkal együtt a mérgező szerves és szervetlen anyagokat is, évezredekre kivonva mindezeket a globális anyagforgalomból. Az úszólápok sós vizeket pufferoló tulajdonsága is felszínre került Balogh (1983a) *Sphagnum* fajok szikes Velencei-tavi szórványos előfordulásának feltérképezése során.



2. ábra: Az úszólápok működése (Balogh, 1983a)

Az élővizi eutrofizáció elkerülésének természetes megoldó kulcsa ez az ökoszisztéma – esetenként saját eutrofizációja árán is - (Balogh, 1980, 1983a, 2000a,b), amely egyúttal nem csak csökkenteni, de esetenként eliminálni is képes úgy a humán patogén, mind a vizet szennyező baktériumokat a tőzegből kioldódó, a lúpvíz fekete színét adó huminsavak révén (Kovács, 1991).

Az úszólápok biológiai szennyvíztisztító kapacitásának ismeretében sor került mesterséges úszólápok előállítására (Balogh, 1983b) is, amelyek szennyvizek tisztítására, utótisztítására egyaránt alkalmasak (Balogh, 1983a; Finlayson et al, 1983).

### **2.1.7. Az úszólápok egyéb sajátosságai**

Az úszólápok mikroklímája állandóan nedves és hűvös, talajhőmérséklete egész évben folytonosan hideg (Balogh et al., 1980; Balogh, 2003). Jellemezőik közé tartozik még, hogy tápanyaghiányosak, gyakran savanyúak, részben anoxikusak, valamint erősen kitettek leginkább a szélnek és a napnak.

Az úszólápok jelentős nettó CO<sub>2</sub> eltávolítók, amit a tőzegképződés meglehetősen negatív redoxpotenciálú, redukzív folyamata tart fenn. Az úszólápi ökoszisztéma szulfurétum jellegű, ahol a szulfát redukciója tekinthető az élőhelyi mikroba - közösségi anyagcsere alapjának (Halbritter, 1996; Nikolausz, 1998; Zöld-Balogh, 1999; Rydin és Jeglum, 2006).

Az úszólápokon a „paradoxon” jelensége egyaránt megmutatkozik növénytársulások (Balogh, 1980, 1983a, 2001b), a baktériumok (Kovács et al., 1999), a bazídiumos gombák (Balogh, 2001b, Zöld-Balogh et al., 2008), az AM-gombák (Zöld-Balogh et al., 2020), egyes ízeltlábúak (Andrikovics et al., 1980; Andrikovics és Loksa in Balogh, 1991) és férgek (Czeglédy és Kertész, 1980; Dózsa-Farkas, 1990) esetében is. Ez azt jelenti, hogy az úszólápi ökoszisztéma viszonylagos fajszegénysége ellenére is gazdag; mivel életteret, menedéket biztosít nagyszámú, ritka faj számára (pl.: *Liparis loeseli*, *Drosera rotundifolia*, stb.).

Az egykor világszerte hatalmas területeket beborító úszólápok ökológiai jelentősége még a biológusok számára sem teljesen érthető mind a mai napig. Így a vizes élőhelyek környékét érintő, nagy felszín átalakító, pl. szabályozási, lecsapolási munkák folyamatos térhódítása karöltve az iparral és a modern mezőgazdasággal kiterjedésüket manapság is tovább csökkentik.

### **2.1.8. Az úszólápok nemzetközi nevezéktana**

Az úszólápi ökoszisztémák működésének széleskörű tanulmányozottsága és kiemelkedő természet-és környezetvédelmi jelentősége ellenére (Balogh 1980, 1983a; Mitsch és Gosselink 1993) nevezéktana még manapság sem egységes; az úszólápok nemzetközileg használatban lévő megnevezései rendkívül változatosak, Néhány ma is használatos angol nyelvű példa ezek közül (mindegyik után feltüntetve magyar nyelvű megfelelőik is):



Afrikában Denny (1991) közlése szerint használatos a floating raft (úszó tutaj), floating swamp (úszó mocsár), island of floating vegetation (úszó növények szigete), mat of floating vegetation (úszó növények takarója), floating island (úszó sziget), valamint a sudd, melynek úszóláp a magyar megfelelője (Finlayson és Moser, 1991).

Észak-Amerikában és Európában az úszóláp jelölésére Mitsch és Gosselink (1993) valamint Rydin és Jeglum (2006) gyűjtéséből a következő kifejezéseket ismerjük: floating marsh (úszó láp), floating meadow (úszó rét), floating island (úszó sziget), floating mat (úszó gyékény-vagy nádszőnyeg), floating bog (úszó mocsár/láp), quaking bog (ingó láp), floating fen (úszó lápföld), quaking fen (ingó lápföld), quaking mat (ingó gyékény-vagy nádszőnyeg) ezenkívül a quaking mire (ingó mocsár). Vašutová (2005) gombacönológiai munkája során egyes élőhelyek megnevezésére spring fen (rugalmas lápföld) kifejezést használ.

## 2.2.A gombák szerepe a lápi életközösségekben

Az alábbiakban lápi gombaközösségek és élőhelyeik néhány jellemzőjét mutatjuk be igen vázlatosan Thormann (2006) nagy volumenű és sokirányú, kanadai lápokon végzett mikológiai kutatási eredményeinek főbb irányvonalai alapján. Ennek a fejezetnek egyes pontjai lényegretörőek segítenek az úszólápi gombaközösségeink felépítésének és a lápi ökoszisztéma alapjaiban történő, alaposabb megértéséhez, mindezt az elemek biogeokémiai ciklusaiban betöltött szerepének tükrében.

Vizsgálataik alapján a tőzeg egy 45-50% C tartalommal jellemezhető szerves anyagösszet. Ezt a növényi anyagok lebomlásából származó, változatos összetételű anyagot, a lápok felhalmozzák a szerves anyagnak a növényi produkció sebességénél lassabb ütemű bomlása miatt. Ez magyarázza 180 -277 Gt közötti C mennyiség felhalmozódását az északi félgömb lápvidékein, ami a Föld összes kontinensén lebomlott C készlet 10-16%-nak felel meg – megerősítve ezzel a lápok globális C ciklusban betöltött szerepét.

A szerves anyag lebontása az asszimilációs termékek, majd az oldékony szerves anyagok elvesztése kémiai átalakulások során együtt jár az anyag fizikai szerkezetének degradálódásával. Mikológiai szempontból az avar bontása nem más, mint változó szubsztrátokon váltakozó gombaközösségek hatásának megnyilvánulása, amit az avar vízpotenciálja, a pH, a hőmérséklet, az acititás mértéke, az oxigénhez jutás lehetősége valamint a vizek tápanyagtartalma (N, P) egyaránt befolyásolnak. A szerző nem a baktériumokat, hanem a gombákat tekinti a savanyú lápvidékek legalapvetőbb lebontó szervezeteinek, bár a lebontási folyamatok, a lebontó szervezetek sokfélesége, s azok szerepével együtt még jórészt feltáratlan.

A lópók gombafaj készlete. Ezidáig több mint 650 különböző mikrogomba fajt (a gyakorisággal csökkenő sorrendben: anamorf aszkuszosok, járomspórások, rajzospórások, telemorf bazídiumosok, telemorf aszkuszosok) sikerült kimutatni Európa, Ázsia, Észak-és Dél-Amerika legkülönbözőbb természetes és mesterségesen kialakított lápi élőhelyeiről. Az összes feltárt fajnak 62%-a anamorf aszkuszos gomba, elsősorban a *Penicillium* nemzetségből.

**A lápi gombák életmód szerinti csoportosítása alapján 1. Szaprobionták** (csoportjaik: 1. patogének és gyenge paraziták, 2. pionír szaprobionták, 3. egyszerű polimereket lebontó gombák, 4. a végső bontást végző gombák, 5. másodlagos vagy fakultatív szaprobionta gombák.) néhány újonnan felszínre került tulajdonságát említjük.

„Az öregedés kezdetétől a szerves anyag teljes lebontásáig tartó folyamat során az fentebb említett csoportok képviselői az összes szerves anyagot végig kolonizálják. Mégpedig mindig azon szaprobionták, amelyek az adott időben a legmegfelelőbb, specifikus enzimmérettel rendelkezve az adott bomlási stádiumú C tartalmú anyagot preferálják. Leginkább ezek végzik el a tözeg több, mint 50%-át alkotó, legösszetettebb polimerek (lignin, tanninok és más polifenolok) lebontását”.

A szaprobionta gombák tápanyag, energia és információ áramoltatása gyorsan fejlődő hifáik hatalmas kiterjedésű, gyors szállítást biztosító hálózatain keresztül valósul meg.

A végső stádiumban bontó egyes bazídiumos valamint aszkuszos szaprobionta gombacsoportok képviselői a lópókön csak igen ritkán voltak fellelhetőek. Ennek lehetséges okai az izoláció hibás lépéseiben éppúgy kereshetők, mint esetleges ritka egyedszámukban. Utóbbi az aszkuszos végső bontók tekintetében eredményezheti a lápi szerves anyag nagyarányú felhalmozódását. „Azonban ezzel szemben áll a föld feletti termőtestképző bazídiumos gombák látszólagos túlsúlya a lápi ökoszisztémában; habár többségük feltételezhetően *Picea*-, *Larix*-és *Salix*-fajok ektomikorrhizas fajaiként élnek.”

**2. A mikorrhiza gombákat** a mikorrhiza a szerves anyag lebontási folyamatában általában nem tartják fontos szerepet játszó résztvevőknek. Ennek ellenére számos mikorrhiza gomba, elsősorban erikoid-és ektomikorrhizasak előállítanak olyan extracelluláris enzimeket, melyek lehetővé teszik a hozzáférést a tápanyagokhoz és a szerves anyag C készletéhez.

Vizsgálatok igazolták, hogy az erikoid mikorrhiza gombák képesek egyaránt előidézni mind a szaprobionta, mind a mikorrhiza gombákra jellemző hatásokat. Bonyolult felépítésű, nehezen bomló polimerek képződésének épp úgy, mint azok lebontásának kiváltásával egyaránt jellemezhetők. Ezen kétirányú működésük révén szerepük kiemelkedő a lápi ökoszisztémák anyagáramlásában.

A lápi ektomikorrhiza képzők, elsősorban a *Betula*, *Larix*, *Picea* és *Salix* egyedeken leggyakrabban kolonizáló *Cortinarius*, *Hebeloma*, *Lactarius*, *Tomentella* valamint *Russula* fajok

nagyfokú változatossága még külön kiemelkedőnek tekinthető a lápok földfölötti termőtestet képező ektomikorrhizas gombáiról kialakult, amúgy is magas fokú diverzitást igazoló összképében.

Ezek vizsgálatai szerves anyag lebontásában betöltött szerepüket illetően nagyon eltérő eredményeket igazoltak. Többségük csak kisszámú szerves komplex felhasználásának képességet mutatja- beleértve a polifenol vegyületeket is, mint pl.: a cellulóz, lignin, pektin és tannin-sav. Ugyanakkor bizonyos szénhidrátokat gyakrabban használtak fel, pl., a karbamid, a keményítő vagy a zselatin. Mindezt összegezve a lápi ektomikorrhiza-képző gombák szerves anyag felhasználásának vizsgálata során egy nemzetség-specifikus hasznosítási mintázat képrendszere rajzolódott fel. Emellett még egyértelműen az is kimondható, hogy számos lápi ektomikorrhiza gomba képes szaprobita életmódra átkapcsolni és túlélni.

„Az ektomikorrhiza gombák általánosan tapasztalt alacsonyfokú enzimaktivitása egy adaptációjuk is lehet a szimbiotikus kapcsolathoz, ahol a gombáknak el kell kerülni a gazda védekező válaszainak kiváltását, ami extracelluláris enzimek révén is megnyilvánulhat”.

## **2.3.Európai vizes élőhelyek nagyombái**

### **2.3.1. Európai lápok bazídiumos gombái**

Ebben a disszertációban magyarországi úszólápokról eddig előkerült kalapos gomba fajok is bemutatásra kerülnek. Közülük néhányat más európai országok kutatói már korábban jeleztek - még ha nem is igazán úszólápokon, sokkal inkább más típusú lápos, mohás élőhelyeken kerültek begyűjtésre. Ezeket a szükséztavúan bemutatott, Európa egyes lápos területeiről származó gombafajokat közöljük az alábbiakban; feltüntetve a gyűjtők nevét, a publikáció évét, a fellelt példányszámot és a megtalálás körülményeit is. (A felsorolt fajok leíróinak neve az M. 4 és M. 5 Mellékletek fajlistáiban megtalálhatók.)

1. táblázat: Európai lópokról publikált bazídiumos gombák adatainak összegzése (Albert et al., 2004; Zöld-Balogh et al., 2008)

<i>Amanita fulva</i>	-Kotlaba és Kubička, (1960) 96;-a szabad, nyírkos lófelszínen, olykor mohák társaságában.
<i>Cortinarius sphagnetii</i>	-Cetto, (1976-1993) 2245;Urbonas et al., (1974) 73; sub. nom. <i>Dermocybe</i> .
<i>Cortinarius (Dermocybe uliginosus)</i>	-Moser, (1983) 344; Kreisel, (1987) 84; Cetto, (1976-1993) 1773.-Bon, (1992) 226; Phillips, (1981) 141.
<i>Galerina gibbosa</i>	-Kotlaba és Kubička, (1960) 96;- <i>Sphagnum</i> -ból gyűjtve.
<i>Galerina tibüicystis</i>	-Bon, (1992) 37; Kotlaba és Kubička, (1960) 94; Kreisel, (1987) 9; -dűnék, átmeneti lópok, dagadólópok <i>Sphagnum</i> -jában gyűjtve..
<i>Galerina paludosa</i>	-Cetto, (1976-1993) 1309; Bon, (1992) 248. -Kotlaba és Kubička, (1960) 94; Kreisel, (1987) 97; -átmeneti lópok, dagadólópok <i>Sphagnum</i> -takaróján gyűjtve.
<i>Hebeloma pusillum</i>	-Kotlaba és Kubička, (1960); mohátlan lóp tőzegtalaján gyűjtve.
<i>Hygrocybe turunda</i>	-Kotlaba és Kubička, (1960) 96; mohátlan lóp tőzegtalaján gyűjtve.
<i>Hypholoma elongatum</i>	-Cetto, (1976-1993) 1315; Kreisel, (1987) 123;-lópok, lóperdők korhadó <i>Sphagnum</i> -ján.
<i>Laccaria laccata</i> var. <i>proxima</i>	-Cetto, (1976-1993) 1008; <i>Sphagnum</i> -os lápon gyűjtve.
<i>Lactarius helvus</i>	-Kotlaba és Kubička, (1960) 94.
<i>Lactarius rufus</i>	-Kotlaba és Kubička, (1960) 94.
<i>Pholiota henningsii</i>	-Moser, (1983) 299.
<i>Psathyrella typhae</i>	-Moser, (1983) 270; -lápi növényeken gyűjtve. -Kreisel, (1987) 200; korhadó lápi növényeken gyűjtve.
<i>Russula betularum</i>	-Bon, (1992) 70; Phillips, (1981) 99; Cetto, (1976-1993) 1521;-(sub nom. <i>R. emetica</i> var. <i>betularum</i> ).
<i>Russula laccata</i> (sub nom. <i>atorrubens</i> )	-Kreisel, (1987) 211; Bon, (1992) 72; Cetto, (1976-1993) 1527. -Moser, (1983) 443; -gyakran <i>Sphagnum</i> között gyűjtve.

### 2.3.2. Európai úszólópok bazídiumos gombái

Általában a vizes élőhelyek nemzetközi gombairodalma jelentős számú, de az úszólópok gombavilágáról kevés az elérhető adat. A következő néhány szerzők leírásából (Zöld-Balogh et al., 2008) azonban minden kétséget kizáróan kiderül, hogy ők tisztában vannak az úszólóp, mint élőhelytípus megkülönböztetésének szükségességével a vizes élőhelyek sokféle típusa között. Moreau (2002) a *Hygrocybe coccineocrenata*, a *Hypholoma elongatum* és a *Rickenella fibula* var. *hydrina* fajokat a francia *Sphagnum* takarós úszólópokra jellemző bazídiumos gombákként mutatja be. Zehfuss, (2005) részletesen beszámol a németországi Fekete-erdő hegységének egyik *Sphagnum* takarós úszólópján fellelt 16 bazídiumos gombafajról. Szintén a közelmúltból származik Vašutová, (2005) közlése csehországi úszólópok nagygombáinak feltárásáról. Ezen adatok a moráviai-szlovák határvidék 14 gyűjtőhelyén, négy láptípusba tartozó 46 úszólópról származnak. A három évet felölelő 592 gyűjtésből 171 nagygomba fajról tudósít.

### 2.3.3. Európai vizes élőhelyek aszkuszos gombái

Más országok kutatói is beszámolnak nedves élettereken, vizes élőhelyeken fellelt aszkuszos gombákról, bár kifejezetten úszólópról származó adatokra a nemzetközi gombairodalomban ezidáig még nem leltünk (Bratek és Zöld-Balogh, 2002; Zöld-Balogh et al., 2008).

-*Dasyscyphus controversus* (Baral és Krieglsteiner, 1985)

- Hymenoscyphus virgultorum* (sub nom. *Helotium conscriptum* (Karst.) Karst. in Svrček, (1962); sub nom.
- *Hymenoscyphus conscriptum* in Baral és Krieglsteiner, (1985)
- Hymenoscyphus salicellus* (sub nom. *Helotium salicellum* (Fr.) Baral és Krieglsteiner, (1985)
- Mollisia cinerea* (Baral és Krieglsteiner, (1985)
- Mollisia palustris* (Baral és Krieglsteiner, (1985)
- Tapesia retincola* (Baral és Krieglsteiner, 1985; Pop, 1990; Medardi, 1992; Anthony, (1999)

## 2.4. Hazai vizes élőhelyek nagygombái

### 2.4.1. Hazai úszólápok bazídiumos gombái

Ezidáig számos hazai, Kárpát-medencei úszólápi gomba-tanulmányt publikáltak bazídiumos gombákról: Babos (1979, 1987, 1989), László (1970, 1972, 1979), László et al. (1981, 1988), Balogh (1989), Bathó (1994), Lázár et al. (2000), Albert (2001), Albert et al. (2004), Albert és Dima (2005, 2007), Zöld-Balogh et al. (2008).

### 2.4.2. Hazai nedves élőhelyek aszkuszos gombái

Mivel a magyarországi gombairadalomban úszólápokról előkerült aszkuszos gombák bemutatásával korábbi adatokra (Bratek és Zöld-Balogh, 2002; Zöld-Balogh et al., 2008) nem lelünk, ezért itt a hazai vizes élőhelyek aszkuszos gombáiról szóló, a régebbi publikációkban csak nagyon vázlatosan közzétett eredményeit foglaljuk össze.

- Ascocoryne sarcoides* (sub nom. *Corine sarcoides* (Jacq.) Tul. in Vass (1960, 1989)
- Dasyscyphus virgineus* (sub nom. *Lachnum virgineum*) (Batsch) Karst. in Bánhegyi (1942)
- Hymenoscyphus salicellus* (sub nom. *Helotium salicellum* (Fr.) in Bánhegyi (1937, 1942)
- Hymenoscyphus scutulus* (sub nom. *Helotium scutula* (Pers.) Karst. in Bánhegyi (1942)
- Mollisia cinerea* (Vass, 1960)
- Mollisia ligni* (Vass, 1984, 1985, 1989)
- Orbilium luteo-rubella* (Bánhegyi, 1942; Tóth, 1970)
- Pulvinula constellatio* (Tóth, 1962, 1970)
- Pyronema domesticum* (Vass és Tóth, 1958).

Manapság a taxonómia az általa használatos diszkomicéta elnevezést a csészegombákra vonatkoztatva egy tágabb értelemben, gyűjtőfogalomként alkalmazza (Hawksworth et al., 1995), mely elnevezés a magyar mikológia történetében régi, Bánhegyi (1937, 1942) kutatásaival is kapcsolatos hagyományokra tekint vissza.

Az aszkuszos gombák kiemelt jelentőséggel bírnak az úszólápi élőhelyek anyagforgalmának tekintetében, hiszen a szárazföldi ökoszisztémákból jól ismert magas fajszámuk mellett szerves anyagokat lebontó képességükkel is kiemelkednek (Bratek és Zöld-Balogh, 2002; Zöld-Balogh et al., 2008). Jelen értekezéshez kapcsolódó kutatások megalapozhatják az úszólápok állandóan hűvös, nyirkos, az állandóan felhalmozódó szerves anyagok bomlását nehezítő mikroklímáján a lassabb lebontó és tözegesedési folyamatoknak, s ebben az úszólápi diszkomicéták helyének és szerepének megismerését (Antony, 1999; Hackney et al., 2000).

Az úszólápokról 1994 óta, kutatócsoportunk által folyamatosan begyűjtött aszkuszos gombák feltárásáról és elemzésének eredményeiről Bratek és Zöld-Balogh (2001, 2002) valamint Zöld-Balogh et al. (2008) munkái tudósítanak. Ezen elemző munka során már Bratek és Zöld-Balogh (2001) az európai *Peziza* fajok elemzésére alkalmas, három részes határozó kulcsának alkalmazásával történt a fellelt *Peziza* fajok meghatározása. A leközölt, a gombáknak elsősorban mikroszkópikus tulajdonságaira alapozó, három részes, új, határozó kulcs az apikulált spórájúak számára megjelenített harmadik kulcs révén a sima spórájú és a díszített spórájú peziza fajok korábbi két határozókulcsát kiegészítve egy gördülékenyebb, eredményesebb meghatározást tesz lehetővé.

## 2.5. Vitatott úszólápi *Hygrocybe* taxonok

Manapság a mikológusok véleménye megosztott a *Hygrocybe* taxonok rendszerezését illetően több ponton is (Babos et al., 2011). A kutatóknak kb. fele nagyszámú nemzetséget ismer el. Jelen munka a másik féle szemléletet képviseli, mely szerint a *Hygrocybe* nemzetség három alnemzetségre különül; a *Hygrocybe* Bon, 1976; a *Pseudohygrocybe* Bon, 1976; *Cophophyllus* Donk, 1962 (Boertmann, 1995, 2000; Krieglsteiner, 2001).

A *Hygrocybe* nemzetség fajainak mikroszkópikus bélyegei kevésbé változóak, mint a makroszkóposak (Boertmann, 2000): így távolálló, vastag, viasszerű lemezekkel, hosszú és karcsú bazídiumokkal (hosszúsága 6 - 9x –hosszabb a szélességénél), sima, amyloid fehér spórákkal, vélum és valódi cisztidák hiányával jellemezhetők. (Babos et al., 2011). A három alnemzetség közül a *Pseudohygrocybe* alnemzetség hymenoforális trámája szubreguláris, ami párhuzamos hifákból vagy sejtek kötelékéből/láncolatából épül fel, ahol az egyes sejtek inkább rövidek és gyakran duzzadtak, hosszuk ritkán haladja meg a 150 $\mu$ m-t. A *Pseudohygrocybe* alnemzetségbe tartozó több faj makroszkópikus tulajdonságai közül kiemelkedik, hogy rendkívül ragyogó, élénk színnel jellemezhetők.

A morfológiai bélyegeket felhasználó határozókulcs alapján Boertmann (2000) a *Pseudohygrocybe* alnemzetség *Coccinea* szekciójának *Squamulosae* alszekciójába sorol három taxont; ezek: a *H. cantharellus*, a *H. coccineocrenata* és a *H. turunda* (3. tábla).

Boertmann (2000) a *H. cantharellus*, a *H. coccineocrenata* és a *H. turunda* egyedeiről szóló leírásaiban mindhárom taxon közepén trichoderm szerkezetű, száraz kalapbőrén a terminális sejtekben az alábbi színű intracelluláris pigmentek jelenlétéről számol be a három taxon szerinti sorrendben: kalapbőrrel egyező színű, sötét és barnás. Boertmann (2000) a *H. turunda* fejezet diszkusziójában azonban már annak narancs, narancsos–sárgás kalapbőrén, együtt a *H. coccineocrenata* vöröses kalapbőrével mindkettőn egyaránt feketés pikkelyeket említ. Mindhárom taxont egymástól jól elkülöníthetőnek tartja. Ennek az állításnak úgy tűnik, hogy szilárd alapjai vannak, hiszen termőtestjeik vagy nagyon élénk sárga, vagy rendkívülien élénk vörös vagy nagyon rikító, narancssárga színnel jellemezhetőek; kalapbőrük pedig azonos színű, a fekete valamint barna pikkelyes borítottságú (tulajdonságok felsorolása a taxonok sorrendjében). Mindezeket kiegészíti még a következőkben bemutatott, figyelemre méltó adatsor, mely szerint mindhárom taxon szinte kivétel nélkül acidofil élőhelyekről került eddig elő.

Krieglsteiner (2001) összefoglaló művében csak a kozmopolita *H. cantharellus* és *H. coccineocrenata* – ról tesz említést. Előbbit átmeneti és dagadó lápok *Sphagnum* gyepeinek, utóbbit sík - és átmeneti lápok, valamint úszólápok (szubsztrátja: *Sphagnum recurvum*) szaprobiotájaként írja le.

Boertmann (2000) a *H. turunda* észak-európai elterjedésére mutat rá savanyú talajokon is, ezenkívül a *H. cantharellus* égerlápokból és dagadólápokból származó adatait is említi.

A *H. coccineocrenata* dagadólápokon, *Alnus* fajok alatt valamint meszes rétek *Molinia* zombékosában fellelt kollektióit ismerteti.

Boertmann (2000) felhívja a figyelmet a termőtestek színeiben megmutatkozó intraspecifikus variációkra, melyek az előbbieken említett színek legváltozatosabb árnyalataiban pompáznak. Ezek közül pl.: a *H. cantharellus* esetében az élénkvörös, esetenként narancs-vörös kalapszínt olykor teljességgel sárga termőtestei megjelenése váltja fel.. Ezen harsányan élénk színek a kor előrehaladtával éppúgy, mint esős és fagyos időben jelentősen megfakulhatnak (Babos et al., 2011); sok esetben lehetetlenné téve az egyes taxonok egyértelmű elkülönítését.

Arnolds (1985) szerint egy hasonló intraspecifikus variációt kellene elfogadni a ritka fajok között, habár ez is valószínűleg variáció a változékonyságban. Úgy tartja, hogy a ritka fajok között az eltérő kollektiók könnyebben értelmezhetőek különálló taxonokként, pusztán csak azért, mert a sehová sem sorolható ismeretlenek maradnak ritkaságuk folytán. Valószínűnek tartja, hogy a variációk csak olyan termőtestek hosszabb ideig tartó tanulmányozásakor kerülhetnek napvilágra, melyek ugyanabból a micéliumból származnak. Említést tesz *H. fornicata* esetében egy olyan példáról, ahol a változatokhoz illetve a más szerzők által elfogadott fajokhoz hasonlító termőtestek egyetlen vagy néhány micéliumból eredtek.

Boertmann (2000) elismeri, hogy e három, lefutó lemezű, pikkelyes kalapbőrű taxon igen hasonló egymáshoz és a kollektiókat nem lehet meggyőzően azonosítani. Beszámolt olyan kollektiókról, melyek köztes jelleget mutattak a *H. cantharellus* és a *H. turunda* taxonok között. Egyszer termőtesteket látott, melyek szemmel láthatóan ugyanabból a micéliumból eredve részben *H. cantharellus* jellegűnek, részben a *H. coccineocrenata* tulajdonságait mutatták.

Tekintettel a széleskörűen megnyílvánuló intraspecifikus variációra, ami termőtest méretben, formátumban és színek tekintetében egyaránt érinti Dánia minden gyakori *Hygrocybe* faját, Boertmann (2000) egy sokkal széleskörűbb fajkonceptiót fogad el. Ennek igazolásához szintén a filogenetikai elemzést tartja járható útnak.

Mindezek alapján alapvetően szükségesnek tartottuk a 3 úszólápi *Hygrocybe* taxon helyzetének tisztázására a molekuláris vizsgálatok elvégzését annál is inkább, mivel az említett taxonok képviselőit esetenként egyazon termőhelyen, egymás mellett Boertmann (2000) tapasztalatát megerősítve mi is felleltük (3. tábla).

## 2.6. A gyökérkapcsolt gombák

### 2.6.1. Endofiták

Heijden et al. (2015) nyomán megismerhető a növénytársulások gyökérkapcsolt gombaközösségeinek egy olyan egyre szélesebb körben feltárt, nem mikorrhizák közé sorolható szegmenséről, mely aszexuális, szeptálatlan hifákkal, erős pigmentáltsággal, s a két fél közötti anyag és energia átadására alkalmas felszín (interface) hiánya ellenére egyes mikorrhizákra jellemző szolgáltatások biztosításával jellemezhető. Ezek a gomba-endofiták (pl.: a Sebaciales rendbe sorolható sötét, szeptáltak /DSE) a növények számára a növekedésük mellett stressz-és patogén rezisztenciájukat egyaránt javítják. Rodriguez et al. (2009) tengerparti és geotermális élőhelyek egyes fűfajaiban élő endofita gombák só és hő tolerancia növelő (abiotikus stressz elleni) hatását írták le, ami felveti ezen gombák szerepének jelentőségét a globális klímaváltozás túlélésében természetes élőhelyek és megművelt földterületek növényfajaiban egyaránt.

Mandyam és Jumpponen (2005) felvetése szerint mikorrhizaszerű a DSE, ami nem merül ki a gazdanövény csak tápanyaggal való ellátásában, s növekedésének serkentésében, hanem melanin tartalma védi a növényevőktől (biotikus stressztől).

Feltételezik egyes szerzők, hogy léteznek olyan hajdani gyökér endofitákra visszavezethető fejlődési útvonalak, melyek mikorrhiza társulások kialakulásához vezethetnek. Szerintük „az endofitizmus hajlamossá teheti a gombákat egyes gazdanövényekkel közös, mutualizmus irányába mutató evolúcióra, pl.: a Helotiales és a Sebaciales rendben, a *Hygrocybe* nemzetségben), melyek talán éppen az ektomikorrhizas életformára való átkapcsolást jelzik.” (Heijden et al., 2015).



### 2.6.2. Szimbionta gombák a mikorrhizák

A növények és különböző típusú gyökérkapcsolt gombák alkotta földalatti hálózatokban résztvevő szimbionta csoportok közül a gazdanövények jelentős része egyszerre több, különböző típusúval is kapcsolatba léphet. A gyökérkapcsolt gombák ezidáig legjelentősebb csoportját alkotják a mikorrhiza gombák (Heijden et al., 2015). Ma a Földön kb. 50 000 gombafaj létezik, melyek mintegy 250 000 növényfajjal képeznek mikorrhizás-társulásokat (Brundrett, 2009). A túlságosan intenzív művelésű területek, a tápelemekben (főleg P) renkívül szegény talajok „cluster” gyökéretű, valamint a szukcesszió kezdeti szakaszában élő társulások növényei (Heijden et al., 2015) kivételével szinte minden ökoszisztéma a mikorrhizás növényfajok dominanciájával jellemezhető.

A mikorrhiza Franktól (1885) származó elnevezésének jelentése: „gomba-gyökér”. Frank tárta fel először ezen szimbiotikus kapcsolat mutualista jellegét, aminek lényegét Trappe (1996) szerkezeti és működési szempontból egyaránt lényegretörően a következőkben foglalta össze: ” a mikorrhizák = az abszorpció kettős szervei, amelyek ott jönnek létre, ahol a szimbiotikus gombák a legtöbb szárazföldi és sokféle vízi növény és epifiton ép, felszívó szerveit kolonizálják”.

A mikorrhiza széleskörű elterjedését mutatja, hogy képzésében a zárvatermő növényfajok 85 %-a, a nyitvatermők 100 %, a harasztok 52 %-a (Wang és Qiu, 2006), valamint a mohák egy része alakít ki mikorrhiza kapcsolatot a Glomeromycetes, az Ascomycetes, a Basidiomycetes és a Deuteromycetes különböző gombataxonjaival (Smith és Read, 1997).

Heiden et al.(2015) határozottan állítják, hogy a mikorrhizák szerepe alapvetően meghatározó Földünkön a táplálék körforgásában. A mikorrhiza gombák azok, melyek Földünk felszíne alatt és felett egyaránt képesek a növényfajok többségével szoros kölcsönhatásban áramoltatni legkülönbözőbb minőségű tápanyagokat – beleértve a C-t is - a legváltozatosabb mennyiségben is.

A mikorrhizát a mutualista jellegű szimbiózis vagyis a kölcsönösen előnyös együttélés tipikus példaként említik. Ugyanakkor egyre több megfigyelés rámutat a kapcsolatba lépő szervezetek genotípusának meghatározó szerepére abban, hogy az aktuális környezeti tényezőkkel kölcsönhatásban, a fejlődési állapotnak megfelelően az együttélők kapcsolatának a mutualizmus-parazitizmus szélső pontjai között éppen melyik jellege erősödik (Johnson et al., 1997).

#### 2.6.2.1. A mikorrhizák típusai

A mikorrhizákat szerkezeti és működési alapon Agerer (1993) valamint Smith és Read (2008) hét csoportra osztotta, melyek az 2. táblázatban láthatók. Ezen típusok kialakulása a résztvevő növény -és gombafajok által meghatározott. Közülük legelterjedtebbek az AM, az EM és az EEM. Ezekon kívül az OM, az ERM, az ARM és a MM.

2. táblázat: A mikorrhizák típusai (Agerer, 1993; Smith és Read, 2008. után)

Jellemzők	Arbusz- kuláris mikorrhiza	Ekto- mikorrhiza	Ektendo- mikorrhiza	Arbutoid mikorrhiza	Monotropoid mikorrhiza	Erikoid mikorrhiza	Orchid mikor- rhiza
Szeptált hifák	-	+	+	+	+	+	+
Szeptátlan hifák	+	-	-	-	-	-	-
Intra- celluláris kolonizáció	+	-	+	+	+	+	+
Gomba- köpeny jelenléte	-	+	+ / -	+ / -	+	-	-
Hartig-háló jelenléte	-	+	+	+	+	-	-
Klorofill- mentes növény- partner	-	-	-	-	+	-	+
Gombataxon	Glomero- mycota	Basidio- mycota, Asco- mycota	Basidio- mycota, Asco- mycota	Basidio- mycota	Basidiomycota	Asco- mycota	Basidio- mycota
Növény- taxon	Bryophyta, Pterido- phyta, Gymno- phyta, Angio- phyta	Gymno- phyta, Angio- phyta	Gymno- phyta, Angio- phyta	Ericales	Mono- tropoideae	Ericales, Bryophyta	Orchidales

#### 2.6.2.2. A mikorrhizák interaktív hálózatai

Bebizonyosodott Földünkön a nagy kiterjedésű hálózatokat létrehozó egyes társulásalkotó növényfajok és bizonyos generalista és/vagy specialista gombák kapcsolódása laboratóriumokban és a természetben egyaránt. Izotópos vizsgálatok során beigazolódott a növénytársulás egyes tagjainak gyökerei közötti, mikorrhiza hifákon át történő anyagáramlás (Francis és Read, 1995, Simard et al., 1997). Ez Selosse et al. (2006) nyomán a „közösségi micélium-hálózat” („common mycelial network” = CMN) elnevezést kapta, melynek ún. „wood-wide web” (Helgason et al., 1998) megfelelője az erdők életközösségeiben nyomonkövethető.

Ezen részben feltárt kapcsolatrendszerek sok nyitott kérdése rávilágít a természetes és mesterséges vizsgálati körülmények értékelhetőségére (Whitfield, 2007; Kovács 2008).

Ezidáig három típusa ismert ezen mikorrhizás interaktív hálózatoknak.

1. AM-hálózatok: szerkezetük beágyazott (nested). Az ökoszisztémán belül **generalista gombafajok** általi összekapcsolódás jellemzi a társulás szinte teljes növény faj készletével. Ugyanakkor erősen **specialista gombák** a növénytársulásnak egy igen kis töredékével azért létesítenek kapcsolatot, hogy rajtuk keresztül elérjék a generalista gombák hálózatát. „E beágyazott, együttes mintázat olyan rendkívül erős aszimmetrikus interakciókat eredményez, melyek központi magjai köré szerveződő társulások fennmaradása biztosított.”
2. OM-hálózatok: szerkezetük elemes (moduláris). A társulásnak csak egyes tagjai a gombapartnernek közül is csak egy bizonyos hányaddal kapcsolódva nagyfokú specifikitást mutat az orchidea és gomba szimbiózisban.

3. EM-hálózat: szerkezete átmeneti (nested+modularitás): pl. az erdő életközösségében sok a fafaj mint gazdanövény, de a EM-gombák specialistaként csak egyes gazdanövényekkel létesítenek hálózatot Heijden et al. (2015).

### 2.6.2.3. Az arbuskuláris mikorrhiza (AM)

Ez a fejezet a rendelkezésre álló hatalmas szakirodalomból olyan adatok átgondolását vetíti fel, melyek közé saját kutatási eredményeinket beágyazva tágabb perspektívák nyílhatnak meg eredményeink értelmezésére, hasznosítására.

A leggyakoribb talajgombák közé tartozó arbuskuláris mikorrhiza jelenléte a szárazföldi növények 80-90%-ában bizonyított beleértve természetes élőhelyeket és mezőgazdasági művelés alatt álló területeket egyaránt (Brundett, 2002). Az AM-gombák résztvevők egy olyan típusú mutualista kapcsolatban, mely az ökológia és a mezőgazdaság szempontjából a legjelentősebb szimbiózis a talaj ökoszisztémában” (Tisserant et al., 2013). Bravo et al. (2017) szerint „a mutualizmus is az olyan együttélési típusok közé tartozik, melynek során a növények és mikroorganizmusok együttműködve indukálhatnak olyan mechanizmusok beindulását, melyek által képessé válnak bizonyos tápanyagok együttes megszerzésére”.

Ezen mutualista kapcsolatokat elemezve egyrészt 217 családba sorolható, 200 000-nél is több növényfaj esetében igazolta Brundett (2009) az AM-gombák folyamatos kolonizációját, másrészt 40 növény családban jelenlétüket csak időszakosnak találta, harmadik fajcsoport pedig nem bizonyult kolonizáltnak. Ugyanerről tanuskodnak többek között Koide és Schreiner (1992), Trappe (1987), Gerdemann (1968), de már Stahl 1900-ból származó megfigyelései is. Tapasztalataik alapján a következő családokba tartozó fajok nem mindegyike bizonyult mikotrófnak: pl. a Cyperaceae, Juncaceae, Caryophyllaceae, Chenopodiaceae, Cruciferaeae, Urticaceae.

Davison et al. (2015) feltérképezték a kontinenseken az AM-gomba szimbioták eloszlását. Földünk legkülönbözőbb élőhelyein begyűjtött 1014 gyökérből kivont DNS mintát dolgoztak fel. A vizsgált taxonok 93 %-át a kontinensek többségén fellelték. Az összes kinyert minta 34%-a mind a hat kontinensen egyaránt előfordult. Az eredmények a globális méretekben zajló AM-gombák nagymérvű térbeli, az endemizmussal együttesen végbemenő fluktuációját igazolják, amit a mintavételi helyszínek közti távolság éppúgy befolyásolhat, mint az adott élőhelyek környezeti tényezői. Melyek is lehetnek ezek a környezeti tényezők? Chaudhary et al. (2014) szerint az abiotikus faktorok (pl. éghajlat, talajjal kapcsolatos sajátosságok), a biotikus faktorok (pl. domináns vegetáció típus, fajok közötti kölcsönhatások) és nem lehet megfelelkezni az AM-gombafajok lényegi sajátosságairól sem (pl. szóródási képesség, kipusztulási ráta). mindezek befolyásolják az AM-gombák gyakoriságát, megoszlásának hatását sokrétű térbeli/időbeli skálákon. Miranda és Reader (2005) tanulmányai az AM-gombák fajgazdagságának az évszázadtól és a talajműveléstől való függőségére mutattak rá.

A csak természetes élőhelyekről származó, 200 000 –nél is több, AM képzésében bizonyítottan résztvevő gazdanövényfaj (Brundett, 2009) számához képest a globális AM képző gombafaj készlet taxonjai = OTU-k csak elenyészően kis számban - Öpik et al. (2013) szerint 341-1600 AM-gomba taxon - vesznek részt a szimbiózis ezen formájának kialakításában. míg mások ezt alulbecsült értéknek tartják (Kivlin et al., 2011). (OTU = operational taxonomic unit)

Az AM-gombák helyi fajgazdagságában – 1-75 OTU - is visszatükröződnek (Oehl et al., 2010; Verbruggen et al., 2012) ezen kisszámúnak mondható globális fajkészlet diverzitásának arányai.

A kolonizáció sikerét az is erősíti a társulásban, ha egy növényfajon belül egyszerre több AM-gombafaj is kolonizálhat; ugyanakkor az is előfordulhat, hogy egy bizonyos gombafaj egyszerre több növényfajban is részt vesz a szimbiózis kialakításában.

Az AM-gombák klasszifikációjának állandó módosulása a vizsgálati módszerek folytonos finomodásának tükörképe. Manapság a többszöri folyamatos kiegészítést és átcsoportosítást követő, szintén konszenzusra és éppúgy mélyreható, mint széleskörű, bizonyítékokra épülő elemzések eredményeképpen, Közép-Európában manapság Baltruschat et al. (2019) rendszere az elfogadott (lásd: M. 2 Melléklet).

Így jelen munkában is ezen szerző rendszerét tekintjük alapnak, miszerint Baltruschat et al. (2019) ismét a subkingdom Mucoromycota monofiletikus származású Glomeromycota törzsébe tartozónak tekinti az AM-gombákat. Ezeket a jelenleg érvényes klasszifikáció szerint 3 osztályba (Glomeromycetes, Archeosporomycetes, Paraglomeromycetes), 5 rendbe, 16 családba, azokat pedig 48 nemzetségbe soroljuk.

Ezidáig 244 Glomeromycota törzsbe tartozó AM-gombafaj leírása történt meg spóráik morfológiai bélyegei alapján (Schüßler, 2014). Összehasonlítva a korábban csak a rizoszférából származó spórákból izolált fajok készletét a filogenetikai elemzések során azonosított AM diverzitással jelentős eltéréseket mutatnak. Az AM-gombák társulásának szerkezetére lehet ugyan következtetni a spóra összetételből, de nem célszerű azt feltételezni, hogy a növények gyökereiben a különböző DNS-alapú technikákkal vizsgált AM-gomba fajok, ugyanazt az elterjedési mintázatot fogják adni, mint a környező talajok spóra összetételei.

Az AM evolúciójának kezdete a vízi növények szárazföldi megtelepedésének első lépésének idejére nyúlik vissza (Redecker et al., 2000a, b), s a különböző mikorrhiza típusok közül az AM tekinthető a legősibbnek (Remy et al., 1994; Redecker, 2000). A gombáknak ezen ősi, obligát aerob, biotróf csoportját, mely szaprobionta élettevékenységre képtelen (Lin et al., 2014), Smith és Read (1997) a rendkívül széleskörű elterjedésük alapján a növények részéről a velük megvalósuló szimbiózis kialakításának képességét genetikailag determinálnak tartják. Szerintük a fentebb

említett AM hiányos vagy csak ritkán kolonizálódó növénytaxonokban ezen kapcsolat kialakításának hiánya csak a szimbiózist kialakító képesség elvesztésével, tehát másodlagosan alakulhatott ki –a különböző növényfajokban.

Jótékony hatással vannak az egész növénytársulásra, mert ezek veszik fel a talajból szerves tápanyagokat pl. a **P**-t és a **N**-t, valamint a vizet és elszállítják mindezeket a kolonizált növények gyökereibe. Cserébe gazdanövényeik védelmet nyújtanak és ellátják asszimilátumokkal az AM-gombákat (Augé, 2001). Az AM inkább a folyamatosan növekvő gyökereken működik. A kolonizáció mértéke fajfüggő. A kolonizáció mértékét csökkentheti a talaj magas foszfortartalma és az alacsony fényintenzitás. A magasabb CO<sub>2</sub> tartalom a kolonizáció növekedését is serkentheti.

Bizonyos AM-gomba fajok megjelenése összefügghet a talaj pH, a talaj **P** szint, sótartalomhoz, a talajművelés mértékével (Abbott és Robson, 1991), a növényzethez (Johnson et al., 1992), Miller és Bever (1999) szerint a talaj hidrológiai feltételeihez. Általában, ha emelkedik a talaj pH értéke, a tápanyag ellátottság és a sótartalom, mindez csökkenést eredményezhet az AM-gombák gyökér kolonizációjában és a spórák sűrűségében (Abbott és Robson, 1991).

AM-gombák a növénytársulás gazdanövényeinek széles körével képesek kapcsolatot létesíteni, de sporulációs rátájuk a megfigyelések szerint gazdanövény függő (Lugo és Cabello, 2002).

Hodge et al. (2010) az AM szállítórendszerének felépítése és működése a **P** szállításán keresztül kerül bemutatásra (4. és 5. tábla), ami az AM-gomba kolonizáció kialakulásának harmadik, szimbiotikus fázisában kiformalódó, jellegzetes formakincsének függvénye. (Ebben a szakaszban az ún. „kolonizációs egység” kibontakozása a dichotómikusan, számtalan irányú elágazódást biztosító, nagy sebességgel keletkező micélium függvénye.

A **P** felvétele (Harrison és van Buuren, 1995) nagy affinitású foszfát transzporterek részvételével történik az extraradikális micéliumokban (4. tábla). A **P** a gombán belül a cortex sejtteinek belsejébe jut a valószínűsíthetően poly**P**-ként szállítódik, majd az intraradikális hifákra (pl.: intercelluláris hifákon (**IH**) (5. tábla/A1) átkerülve a hosszú láncok hidrolizálódása könnyíti meg a **P** gazdanövénybe jutását (Harrison, 1999; Ohtomo és Saito, 2005). A gombától a növényhez történő szállítás leginkább az AM-gombacsoport névadója, a **szőlőfürtszerű arbuszkulum (Ar)** (5. tábla képein) rendkívülien elágazó hifarendszereibe, (Javot et al., 2007), az interface (5. tábla A1) területén megy végbe. Az **A törzséről** több mikorrhiza-specifikus fehérjét izoláltak, a **PAM** PT4 foszfát transzporter génje irányítja a **gomba foszfát (Pi) átadását a növény számára.**, habár a **P** transzporterek kifejeződése a Paris-típusú kolonizáció sejten belüli hifa-hurkainak (5. tábla, A3) ún. „pericoil” membránjain (az **A**-hoz hasonlóan, **PAM**-szerű) is bizonyításra kerültek (Karandashov et al., 2004).

Az **Ar** szerkezetén belül az **anyagátadási felület részei:**

1. **periarbuszkuláris membrán (PAM)** (5. tábla/A1), a növényi sejt (**PC**) plazmamembrán folytatása
2. **a gomba membránja** (itt: intercelluláris hifa (**IH**) membránja) (5. tábla/A1)
3. **periarbuszkuláris tér (PAS)-1+2 között/együtt adják az interface anyagát=IF=** 5. tábla/A1, **mely tulajdonképpen a tápanyagok kicserélődésének a helyszíne** (Harrison, 2005). Kimutatták **H<sup>+</sup> ATP-áz**-ok jelenlétét, melyek a periarbuszkuláris teret savanyítják, valamint aquaporinokat. Az **A**-ok bizonyultak a gomba által talajból felvett és a növénynek szállított **P és Zn legfontosabb átadási** helyszínének (Smith és Read, 2008) Az anyagátadási felszínen, - ami egy faágszerű elágazások révén igen dúsan megnövelt felszínű szőlőfürtrendszerként leírható képlet,- a gomba és a növényi sejt végig megtartva elkülönült, egyedi szerkezetét - közösen végzik a különböző tápanyagok megfelelő irányba történő áramoltatását. Az **A** az élővilágban az egyik leghatékonyabb tápanyagátadási felület.
4. Erősnek bizonyult a növényi ATP-áz aktivitása a periarbuszkuláris membránon (Smith et al., 2009) és a **P polyP** formájában történő felhalmozódása egyenes arányúnak mutatkozott az AM kolonizációnak (Ohtomo és Saito, 2005).

Az AM-gombák által kolonizált növényi sejtekben jellegzetes szerkezeti elemek még a hifák hólyagszerű kiöblösödéseiben lipideket és glikogént raktározó **vezikulumok** (5. tábla, B3) és az anyagátadási felülettel - ha gyökéren kívülről is – de alapvető együttműködést fenntartó **extraradikális hifák (ERH)** (4. tábla). Utóbbiak a talajban kiterjedt hifahálózatot fejlesztenek a talaj tápanyagtartalmának hatékony feltárásához.

Az **A**-ok 7-8 napig tartó aktivitás megszűnését követő felszívódás után a növény pillanatnyi igényeinek függvényében megkeresi a „versengve” kínálkozó, eltérő hatékonyságú AM propagulumok között az újabb, kolonizációra éppen a legalkalmasabb gombapartneret és beindítja a szimbiózis létesítő apparátusok munkáját.

A gazdanövény az AM kialakulásakor a kölcsönös felismerési rendszernek köszönhetően a kolonizáló gombát nem érzékeli patogénnek, és ezért védekező reakciói gyengék, illetve rövid ideig tartanak (Smith és Read, 1997).

Parniske (2008), Bonfante és Genre (2010) valamint Oldroyd (2013) véleménye szerint mindezek igazolják a növények és a gombák közötti **molekuláris párbeszéd** jelátviteli folyamatok (SYM jeladó útvonal) meglétét. Az AM szimbiózisban gének állnak a gyökerek belsejében, külső felszínükön éppúgy, mint a rizoszférában egy időben lejátszódó jelenségek mögött.

### Az AM, mint gombák és gazdanövények szimbiózisa

Elméletileg mindegyik mikorrhiza képzésre alkalmas növényfaj képes lehet bármely AM-gombával szimbiózist kialakítani. Bár nem tűnt még fel az AM-gombák gazdanövény specifitása; azonban olykor felfedezhető, hogy a gomba válogat az elérhető **gazdanövények között, illetve bizonyos gazdanövényeket előnyben részesít** (Helgason et al., 1998; Vandenkoornhuyse et al., 2003; Torrecillas et al., 2012). Vogelsang et al. (2006) és Klironomos et al. (2011) megfigyelték, hogy az AM-gombák direkt módon hatnak a növényi produkcióra és indirekt módon befolyásolják a növények közötti kapcsolati hálón keresztül a növénytársulások felépítését és diverzitását (Wilson és Hartnett, 1997; Moora és Zobel, 2010). Az AM-gombák generalizmusa ismert, ennek ellenére az AM növények és AM-gombák együttese, ami szoros kapcsolatban áll (Horn et al., 2017) és összefügg a társulások létezését befolyásoló térbeli környezeti tényezőkkel éppúgy, mint a szukcesszió irányának pillanatnyi helyzetével.

Keymer et al. (2017) vizsgálatai során beigazolódott, hogy a gazdanövény és az AM-gombák közti tápanyagszállításhoz, a növekedés és fejlődés során felhasználásra kerülő energiák egy részét a szénhidrátokon kívül a szintén növényi eredetű zsírokból fedezik a gombák (Bago et al., 2002). (Trepanier et al., 2005). Az AM-gombák főleg lipidek formájában raktározzák a szenet. A növényi zsírok bioszintézisének jelentősége az A-ok fejlődésére is bizonyításra került (Wang et al., 2012) (Bravo et al., 2017) két lipid bioszintézis gén AM specifikus paralógjában.

A növény – AM-gomba szimbiózisok hatásainak legfőbb élettani megnyilvánulásai a gazdanövényben sokféleképpen megmutatkozhatnak: megnő a növény számára egyébként nem hozzáférhető tápanyagok, mint pl. a P, Zn, Mo és a Cu, valamint a S, B, K, Ca, Mg és Na felvétele (Smith és Read, 1997; Clark és Zeto, 2000). A tápanyag hiányhoz való alkalmazkodás során a szimbiota gombák kolonizációja által a gazdanövény gyökérzetének kiterjedése jelentősen megnövekszik, ami magával hozza a növény táplálékfelvevő képességének erősödését a rizoszférán túli terekből is (Johnson és Gehring, 2007; Camenzind és Rillig, 2013). Ez a jelenség jól érzékelteti a mikorrhizák rizoszféra és az ökoszisztéma folyamatai között fennálló közvetítő szerepét.

Mivel a talaj tápanyagtartalma limitált a növény növekedéséhez – különösen a **N** és a **P** tekintetében- ezért az **ERH** képes még a talaj legkisebb pórusaiban mineralizálódó tápanyagok feltárását és a kulcs tápanyagok – különösen a **P** felvételét is megnövelni (Bucher, 2007).

A növények számára szükséges **N** és **P** több mint 80%-a származik a mikorrhiza gombák nyújtotta szolgáltatásokból és sok növényfaj növekedése és túlélése függ ezen szimbiotákkal megvalósuló együttműködésen (van der Heiden et al., 2015)

Az AM-gombák, melyek obligát biotrófok gazdanövényeiktől kapott szénellátástól függenek (Smith és Read, 2008). Shachar-Hill et al. (1995) bebizonyították, hogy a hexóz cukrok a legjelentősebb szállító közegei a növényből gombához irányuló **C** szállítmányoknak.

Az AM-gombák alapvető működéseket bonyolítanak le a **P** ciklus során (Bucher, 2007), melyek egyben nélkülözhetetlenek bizonyultak a növények produktivitásának fenntartásában is (Ceballos et al., 2013), így meghatározva a növények diverzitását is (Rosendahl, 2008), ami viszont jelentős befolyást gyakorol a társulás AM-gombafajainak összetételére, működésének jellegére (Aziz et al., 1995). A gazdanövény egyedi és csoportos kiterjedése tudja befolyásolni az AM gombaközösség hálózatán belül (Chagnon et al., 2012) a felépítés és diverzitás lehetőségeit (Martinez-Garcia et al., 2015; Davison et al., 2015), mivel a növények előnyben részesítik és több C-et juttatnak bizonyos szimbiontákknak (Pendergast et al., 2013; Ji és Bever, 2016).

Az AM-gombák fenológiája különböző gyökér és spóra társulásokat eredményezhet és ez segítséget nyújthat a gomba nichek elkülönítéséhez térben és időben egyaránt (Pringle és Bever, 2002).

## 2.7.A hazai AM kutatásáról

E helyen szeretnék megemlékezni a hazai AM kutatás korábbi jelentős iskolateremtő és fenntartó vezető kutatóiról: Bokor Rezső, Dobolyi Csaba, Fehér Dániel, Gyurkó Pál, Szabó István Mihály, Szegi József, Vörös Ibolya áldozatos, kitartó és a mai szakembereknek átfogó képet és módszertant továbbadó mesterekről.

Napjainkban Bíró Borbála, Posta Katalin többek között a talaj-növény-mikroba rendszerekhez kapcsolódó rizotechnológiákra fókuszálnak.

Kovács M. Gábor a molekuláris taxonómia és filogenetika kérdéskörét, Bratek Zoltán pedig a földalatti gombák mikorrhizáinak összefüggéseit kutatja.

A hazai úszólápi AM kutatás a nemzetközi AM irodalomban Stendlung és Charvat (1994), nagyjából *Typha*-fajokból álló úszólápokon feltárt kolonizációkról szóló tudósítását követően indult el. Az első feltárásról Répás et al. (1998) számolnak be. Mintavételi területük szintén az őrségi FEK, mely jelen tanulmánynak is egyik fő vizsgálati helyszíne. Ezt követték Zöld-Balogh et al. (2002a,b, 2003, 2008, 2020) AM vizsgálatai, melyek a FEK mellett a VEL és a RSD úszólápjaira egyaránt kiterjedtek. Ugyanakkor egyes úszólápokon élő orchidea fajok OM-inak feltárása is megkezdődött (Illyés et al., 2005a,b; Illyés, 2006, 2011).



### 3. ANYAG ÉS MÓDSZER

#### 3.1. Egyes Kárpát - medencei úszólápok nagygombáinak vizsgálata

##### 3.1.1. Úszólápi nagygombák morfológiai vizsgálata

###### 3.1.1.1. Nagygombák mintavételi területei

A hazai úszólápokról 1959 óta folyamatosan gyűjtöttük (Albert et al., 2004, Zöld-Balogh et al., 2008) a bazídiumos gombaközösségek fellelhető adatait, melyek az úszólápi aszkuszos gombák 1994-óta eddig begyűjtött kollekcióival együtt tájegységenként a 3. táblázatban sorszámmal megjelölt helyszínekről kerültek elő. Az 1. térképen a 3. táblázat sorszámaival jelöltük a 34 gyűjtőhelyet.

3. táblázat: Úszólápi mintavételi helyek térképi sorszámmal (Ssz).

Tájegység	Gyűjtőhely	Ssz
Őrség	Fekete-tó	1
	Kis patak völgye	2
	Ördög-tó	3
	Vadkacsás-tó	4
	Sás-tó	5
	Dó erdő	6
	apátistvánfalvai tó	7
	Bárkás-tó	8
Borsod-Abaúj-Zemplén Megye	Hangonyi-tó	9
	Muhi tó	10
	keleméri Kis Mohos	11
	keleméri Nagy Mohos	12
Mátra	egerbaktai tó	13
	siroki Nyírjes-tó	14
Pest Megye	Csömöri-tó	15
Bakony	öcsi Nagy-tó	16
	Szentbékállai, Monostori-tó	17
	Zalaszántó, Kovács hegyi-tó	18
Velencei-tó	Kerék-vizek	19
	Agárd	20
Ráckeve-Soroksári-Dunaág holtágai	Szigetcsép	21
	Dunaharaszti	22
	Szigetszentmiklós	23
	Szigetbecse	24
Szabolcs-Szatmár-Bereg Megye	csarodai Nyíres-tó	25
	Vajai-tó	26
Keleti-Kárpátok	Lucs tó	27
	Ördög-tó	28
	Mohos-tó	29
	Veresvíz- patak	30
	Bálványos	31
	Vychodna	32
	Alacsony-Tátra	Čingov
Henclova		34

A következőkben röviden bemutatjuk a botanikai szempontból is elemzett úszólápi mintavételi területeket; növénytársulásaik legjellemzőbb fajait a gyűjtők által közölt adatok alapján (Balogh, 2002; Zöld-Balogh et al., 2008; Balogh, ed., 1989).

**(2) Kis – patak völgyének** úszólápj (Apátistvánfalva): egy fiatal és különleges, kevés mohával (*Sphagnum recurvum*) borított sásos, zombékos, mely égerrel erdőszülő úszóláppá alakult. Zombékok kapcsolódtak össze álszombékokkal és a 10 cm vastag úszóláppal, mely alatt fél méter mély a víz (pH: 5,6).

**(3) Ördög-tó** (Szentgotthárd és Orfalu közötti országút mentén): erősen ingadozó vízállású, időnként teljesen kiszáradó úszóláp. *Salix aurita* láperdő veszi körül, peremének többi részén főként *Scirpus sylvaticus* és *Juncus inflexus* állományokból álló zombékos övezi. A láp mindkét részét *Sphagnum* takaró borítja be teljesen. A tó déli oldalának zombékosa vastag *Sphagnum* borítású úszóláppá alakult. A víz pH: 5,1; a tőzegmoha-párnában a pH: 3,8-4,1. A tó történetére jellemzően 2004-re az úszóláp a szárazzá vált klíma következtében teljesen elkorhadt és kiszáradt, ami a tó 6 *Sphagnum* fajból felépülő állományának teljes összezsugorodását is eredményezte.

**(4) Vadkacsás – tó** (a Viszákot határoló országút szélén, Ivánc és Őriszentpéter között): ez egy mesterséges tó, amely *Salix aurita* láperdőtől körülvett zombékokkal borított. A zombékos déli részének töredékén már megkezdődött annak úszóláppá alakulása, amikor 2003-ban bekövetkezett a tó teljesen kiszáradása, melynek folyamata a zombékok nagyobb részének teljes elporladása által is követhető volt. Ezzel párhuzamosan a láp *Sphagnum* takarójának kiterjedése a korábbi méret kb. 30 % - ára esett vissza.

**(5) Sástó** (Farkasfa): néhány száz négyzetméternyi zombékos (*Carex echinata*, *Peucedanum palustre*), *Sphagnum* borítású az egész úszóláp, mely *Salix aurita*, *S. cinerea* és *Pinus sylvestris* egyedeivel lassan beerdősül.

**(6) Dó erdő:** útszéli mély árokban a vízfelszínen kb. 15 cm vastag, kb. 2m<sup>2</sup>-es *Carex* úszóláp.

**(7) Apátistvánfalvai tó:** a (2) élőhelytől kissé távolabb égerfákkal körülvett, mély mederben 4-5 m<sup>2</sup>-en 5 úszó *Carex*-zombék, közöttük 10-15 cm vastagságú úszóláp (*Carex* fajokból), néhány tenyérnyi felszínen *Sphagnum recurvum*.

**(8) Bárkás-tó** (Őriszentpéter): Mesterséges tó, vizén kis terjedelmű úszólápok, köztük ki-dőlt sás zombékok. Utóbbit *Carex appropinquata*, *Typha angustifolia* valamint *Lycopus europaeus* borítja.

**(9) Hangonyi – tó:** a mesterségesen felduzzasztott horgásztavat töltő patak beömlésének helyén képződött nádas úszóláp, *S. cinerea* bokorerdővel övezve;

**(10) Muhi bányató:** kavicsbányászatból visszamaradó, *Salix alba* borítású úszóláp, mely peremzónája *Phragmites australis* által szegélyezett.

(11) **Kis – Mohos** (Kelemér): az alsó kifolyó körül időnként nyílt vízfelületű tőzegmohával borított úszóláp, középső részének dagadólápján kiterjedt *Eriophorum vaginatum* valamint *Betula pubescens* állományokkal.

(12) **Nagy – Mohos** (Kelemér): mederfenékre leült úszóláp; *Sphagnum* borítású dagadóláp, nagy kiterjedésű *Ph. australis* állománnyal, melynek peremzónáját *S. cinerea* erdősíti.

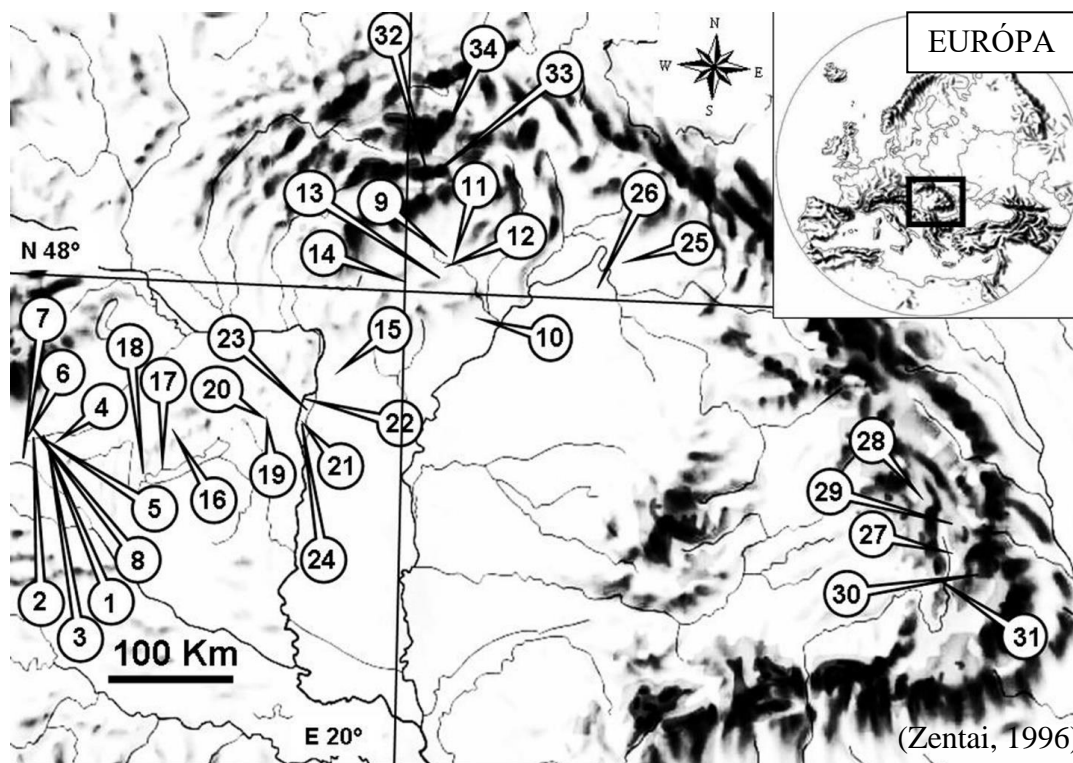
(16) **Nagy – tó** (Öcs): szilárdan megülő úszóláp, mely jelentős méretű *Sphagnum* takaróval borított, magasra növvő, nagy kiterjedésű, *Ph. australis* állományát *S. cinerea* bokorerdővel borított peremzóna keretezi, melyen belül *B. pendula*, *Populus tremula* valamint *S. aurita* facsoportok váltakoznak.

(17) **Monostori – tó** (Szentbékakála): a kiterjedt *Sphagnum* takarójú, *S. cinerea* bokorerdővel borított fűzláp úszóláp hegytetőn alakult ki.

(25) **Nyíres – tó** (Csaroda): dagadóláp, ahol megtalálhatók a jellegzetesen dagadólápi növényfajok; változatos *Sphagnum* fajokkal, valamint jelentős *Eriophorum vaginatum* és *Vaccinium oxycoccus* állománnyal rendelkeznek.

(26) **Vajai – tó**: a *Th. palustris*, az úszóláp egész területén megtalálható. Az úszólápi nádasokban díszlik a *L. loeselii* is. A lápon *S. cinerea* bokorerdők váltakoznak *Alnus glutinosa* illetve *Populus tremula* szálerdőkkel. Utóbbiban *P. alba* és *Fraxinus angustifolia* ssp. *pannonica* *Dryopteris cristata*, *D. filix-mas*, *D. carthusiana* és az *Athyrium filix-femina* állományai is megtalálhatók.

(27-31) **a Kárpátok úszólápjai**: a montán tőzegmohalápokon közönséges a sokféle *Sphagnum* faj, a *Vaccinium oxycoccus*, *V. vitis-idaea*, *Betula* fajok, a *Pinus sylvestris* és a *Picea abies*.



1. térkép: A vizsgált Kárpát-medencei úszólápok nagygomba és AM-gomba lelőhelyei.

(Sorszámok szerinti gyűjtőhelyek/lásd: 3. táblázat)

A jelen értekezésben feldolgozott hazai úszólápok kelet-közép európa többnyire kontinentális éghajlatú területein találhatóak (N45°–N50°, E16°–E25°). Az adatgyűjtések a történelmi Magyarországról származnak. Az úszólápi gombák felvételezése a legtöbb esetben 100 m és 500 m közötti tengerszintfeletti magasságon feltárt, általában kis kiterjedésű, szubmontán klímájú élőhelyeken történt; a Tátrában és a Keleti-Kárpátokban pedig 1.000 m -1.700 m közötti tengerszintfeletti magasságon, hegyvidéki éghajlatú úszólápokról származnak az adatok. Ezek a vizsgált területek relative nagyon kicsik (Zöld-Balogh et al., 2008), és mára már igen ritka geomorfológiai képződményeknek számítanak Magyarországon, ami a társadalom “fejlesztést szolgáló, természetet átalakító” tevékenységéhez kapcsolódó úszóláp irtás egyenes következménye.

### 3.1.1.2. Nagygombák mintavétele

Az úszólápi bazídiomos gombák gyűjtésének kezdete 1959-re nyúlik vissza.

Jelen értekezés minden évszakot átívelő, de szabálytalan időközökben, a szerzők által kivitelezett terepmunkák eredményeit foglalja össze (Albert, et al., 2004; Zöld-Balogh et al., 2008). Az időjárás viszonyokhoz és a terepi lehetőségekhez (az úszólápok járhatóságától függően) alkalmazkodva a vizsgált élőhelyek nagygomba társulásainak éppen az adott időszakban fellelt valamennyi képviselőjéből gyűjtöttünk. A gyűjtési helyszíneken a termőközegek vagy a szubsztrátumok feljegyzésre kerültek. A gombaminták a mikroszkópos vizsgálatig, preparálásig +2 - +5 °C – on voltak tárolva.

Az úszólápi aszkuszos gombák gyűjtése 1994 - 2004-ig terjedő időszakot foglal magába (Bratek és Zöld-Balogh, 2002; Zöld-Balogh et al., 2008). A gyűjtések időpontjai márciustól novemberrel bezárólag, a mindenkori időjárási illetve terepviszonyokhoz alkalmazkodva lettek megválasztva. Az úszólápi terepbejárások alkalmával az összes talált aszkuszos gombából gyűjtöttünk, amihez hozzátartozott a szubsztrát illetve termőközeg helyszíni feljegyzése is. A mikroszkópos feltárásig +2 - +5°C – on tároltuk a mintákat.

### 3.1.1.3. Hazai úszólápi nagygombák morfológiai vizsgálata

#### A. *Bazídiumos gombák azonosítása*

Az úszólápon begyűjtött gomba termőtestek vizsgálatához (Albert et al., 2004; Zöld-Balogh et al., 2008) Nikon Optiphot-2 típusú kutatómikroszkópot valamint Nikon SMZ-U sztereomikroszkópot használtunk.

A begyűjtött egyedek makroszkópikus és mikroszkópikus bélyegek alapján történő azonosítása a következő szakkönyvek alapján történt a: Moser (1983), Brandrud et al. (1989–1998), Courtecuisse és Duhem (1995), Hawksworth et al. (1995), Krieglsteiner (2001), Bellú et al. (2004) valamint Vesterholt (2005). A gombák taxonómiai kategóriái a The Index Fungorum (CABI 2008) alapján lettek megállapítva. A gombák nevezéktana esetében is a The Index Fungorum (CABI 2008) került felhasználásra, kivéve a *Leccinum* nemzetség egyes érintett fajait, melyek elnevezését Den Bakker és Noordeloos (2005) revíziója alapján alkalmaztuk; valamint a *Hebeloma* nemzetség egyes fajainál Vesterholt (2005) útmutatását követtük.

A terepi munkák során begyűjtött fajok példányainak többsége a szerzők saját herbáriumában (Albert et al., 2004; Zöld-Balogh et al., 2008; M. 4. és M. 5 Mellékleten a referencia-gyűjtők) található, részben pedig a budapesti Magyar Természettudományi Múzeum Növénytárának Herbáriumában kerültek elhelyezésre. A herbárium akronímek Holmgren et al. (1990) útmutatóit követve kerültek lejegyzésre. A szerzők nevének rövidítéseit Kirk és Ansell (1992) útmutatója szerint végeztük.

Adataink publikálásához a táblázatokban a következő élőhelyi adatokat is ismertetjük: szaprobionta gombák esetén a szubsztrátumot (bomladékot) biztosító növényfaj megnevezése; előtte M jelölés (M jelentése = mátrix); szimbionta gombáknál a gazdanövény fajnevének (sub) közlése.

#### B. *Aszkuszos gombák azonosítása*

A lehetőségekhez mérten igyekeztünk minden esetben friss termőtestet vizsgálni, mivel a száraz termőtestek metszési-szövetvizsgálatainak eredményessége meghatározási nehézségekhez vezethetnek (Bratek és Zöld-Balogh, 2001, 2002; Zöld-Balogh et al., 2008). A termőtestek vizsgálatához használt kutatómikroszkópok – a Nikon Optiphot-2 valamint az Eclipse 800, mely utóbbinál

DIC feltétet is alkalmaztunk; ezeken kívül még a Nikon SMZ-U sztereomikroszkópot is felhasználtuk munkánk során.

A begyűjtött, elemzett aszkuszos gombák kollekcói a szerzők herbáriumában kerültek elhelyezésre.

Az aszkuszos gombák fajszerű azonosításához a következő irodalmakat használtuk fel: Dennis (1981), Breitenbach és Kränzlich (1984), Bánhegyi et al. (1985), Schumacher (1990), Lizoň (1992), Bratek és Zöld-Balogh (2001), Hengstmengel (1996) valamint Yao és Spooner (1996).

### **3.1.2. Egyes Kárpát – medencei úszólápi nagygombák molekuláris vizsgálata**

#### **3.1.2.1. Vitatott *Hygrocybe* taxonok molekuláris azonosítása**

##### **DNS kivonás és PCR**

A három vitatott, úszólápon fellelt *Hygrocybe* taxon, a *H. cantharellus*, a *H. coccineocrenata* és a *H. turunda* szárított, herbáriumi termőtesteiből kivontuk a teljes genomi DNS molekuláris taxonómiai vizsgálatok végzése céljából (Halász et al., 2003; Babos et al., 2011), melynek leírása megtalálható a 4. 6. fejezet DNS kivonás és PCR című részében.

A három bazídiumos gomba fajszerű azonosítása céljából a teljes 18S-ITS1–5.8S-ITS2 régió PCR reakcióval történő felszaporításával, majd szekvenálásával történt.

A 200 µl-es PCR csövekbe mért reakcióelegy 25 µl-nyi tétfogatának tartalma; 5,0 µl reakciópuffer (10X RB); 5,0 µl (2-2-2-2mM minden egyes dNTP típus keverékének oldatából); 1,0 µl mindkét primerből (10 µM); 4,0 µl MgCl<sub>2</sub> (25mM); 8,75 µl steril MilliQ víz. Végül a 0,25 µl (5 U/ µl) AmliTaq Gold polimeráz.

A templát DNS kiegészítve steril MilliQ vízzel 25 µl- re, hozzáadva a fenti oldatot értük el az 50 µl reakciótérfogatot. Rövid vortexelést követően GeneAmp PCRSystem 2400 (Perkin Elmer) készülékbe helyeztük.

A PCR programja: 7 perc 30 másodperc előzetes denaturáció 94°C-on; majd 30 cikluson át a következő lépések követték egymást: 30 másodperc denaturáció 94°C-on, 30 másodperc primerkötés (anelláció) 50°C-on, 30 másodperc DNS lánchosszabbítás (extenzió) 72°C-on; minden ciklust 7 perc végső szintézis követett 72°C-on. A DNS szintézis ideje minden ciklusban 1 másodperccel növekedett.

A gélelektroforézishez a Gibco BRL cég Horizon 11-14 típusú futtató rendszerét használva 90 V feszültség mellett 30 percig futtattuk a DNS mintákat az 1,0 % - os agaróz gélen. Ezt követte a gélfotó elkészítése (UV fényvel átvilágítva; szűrő: 595 ± 50 nm hullámhosszon áteresztő; hűtött CCD kamerás fényképezés; WinView/32, Image – pro Plus kameravezérlő és képfeldolgozó programokkal, majd a gélkiértékelés (szabad szemmel és Phoretix-1D programmal). Ez alapján lett megállapítva, hogy a PCR termékekből mekkora mennyiséget szükséges felhasználni a továbbiakban.

## A PCR termékek tisztítása és szekvenáló reakció

A centrifuga cső mintatartójába 350-450 µl vizet pipetázva (a tisztítót PCR termék mennyiségének megfelelően), hozzáadva 1-3 adag, egyenként 50 µl PCR reakcióelegyet, majd centrifugálás (1000g, 15 perc) után a megfordított mintatartóba 50 µl víz hozzáadásával visszanyert PCR termékek tisztaságát gélelektroforézissel ellenőriztük.

A szekvenáló reakcióhoz a következő elegy 20 µl-es végtérfogatát használtuk:

3 µl BigDye™ Terminator Cycle 3.1 Sequencing Kit (Perkin Elmer), 3 µl hígítópuffer, 5-9 µl steril Milli-Q víz, 1 µl primer (ITS1, ITS4), 4-8 µl DNS templát. Utóbbi mennyisége a gélelektroforézistől függően arányosan hozzáadott steril víz mennyiségét is meghatározta. majd a DNS szakasz amplifikálása következett a PCR készülékben.

A PCR programja: 28 cikluson át a következő lépések követték egymást: 10 másodperc denaturáció 96°C-on, 5 másodperc primerkötés (anelláció) 50°C-on, 4 perc DNS lánchosszabbítás (extenzió) 60°C-on; eltartás 4°C.

A szekvenáló reakció 20 µl térfogatú termékeihez adtunk: 50 µl 96%-os etanolt, 2 µl 3M Na-acetátot, amit rövid vortex, majd 20 perc állás követett szobahőmérsékleten. Centrifugálást (14000 rpm, 20 percig) követően elöntöttük a felülúszót, majd a DNS mosását végeztük el: 250 µl 70%-os etanollal, majd ismét centrifugáltuk a mintákat (14000 rpm, 5 percig). A felülúszót eltávolítva megismételtük az etanos mosást és a centrifugálást, majd a PCR készülékben 90 °C-on a csapadékot kiszárítottuk. A mintákat felvettük 17 µl TSR-pufferben (Template Supression Reagent, PE Applied Biosystems), majd rövid keverés után denaturálás következett (95°C, 3 percig). A szekvenálás a Gödöllői Biotechnológiai Központ automata ABI PRISM 2000 Genetic Analyser készülékével történt.

## Filogenetikai vizsgálatok

A törzsfák a PHYLIP programcsomag (Felsenstein, 1989) alkalmazásával) és a ClustalW illesztését felhasználva készültek. Neighbour-joining, Maximum Composite Likelihood és parszimonía módszerrel is történt analízis (Halász et al., 2003; Babos et al., 2011).

## 3.2. Úszólápi AM - gombák morfológiai vizsgálata

### 3.2.1. AM – gombák kolonizációjának vizsgálata

#### 3.2.1.1. AM - gombák mintavételi területei

A következő fejezetben felsorolt gyűjtőhelyek közül három olyan nyugat-magyarországi élőhelyet (1. térkép; 3. táblázat) jelöltünk ki kutatásra, melyek vízkémiai összetételük és ennél fogva növényzetük tekintetében egyaránt eltérőek, s egyben képviselik is a hazai úszóláp-típusokat. A három élőhely (nevük után a térképi, táblázati sorszám) leírását részletesebben adjuk meg

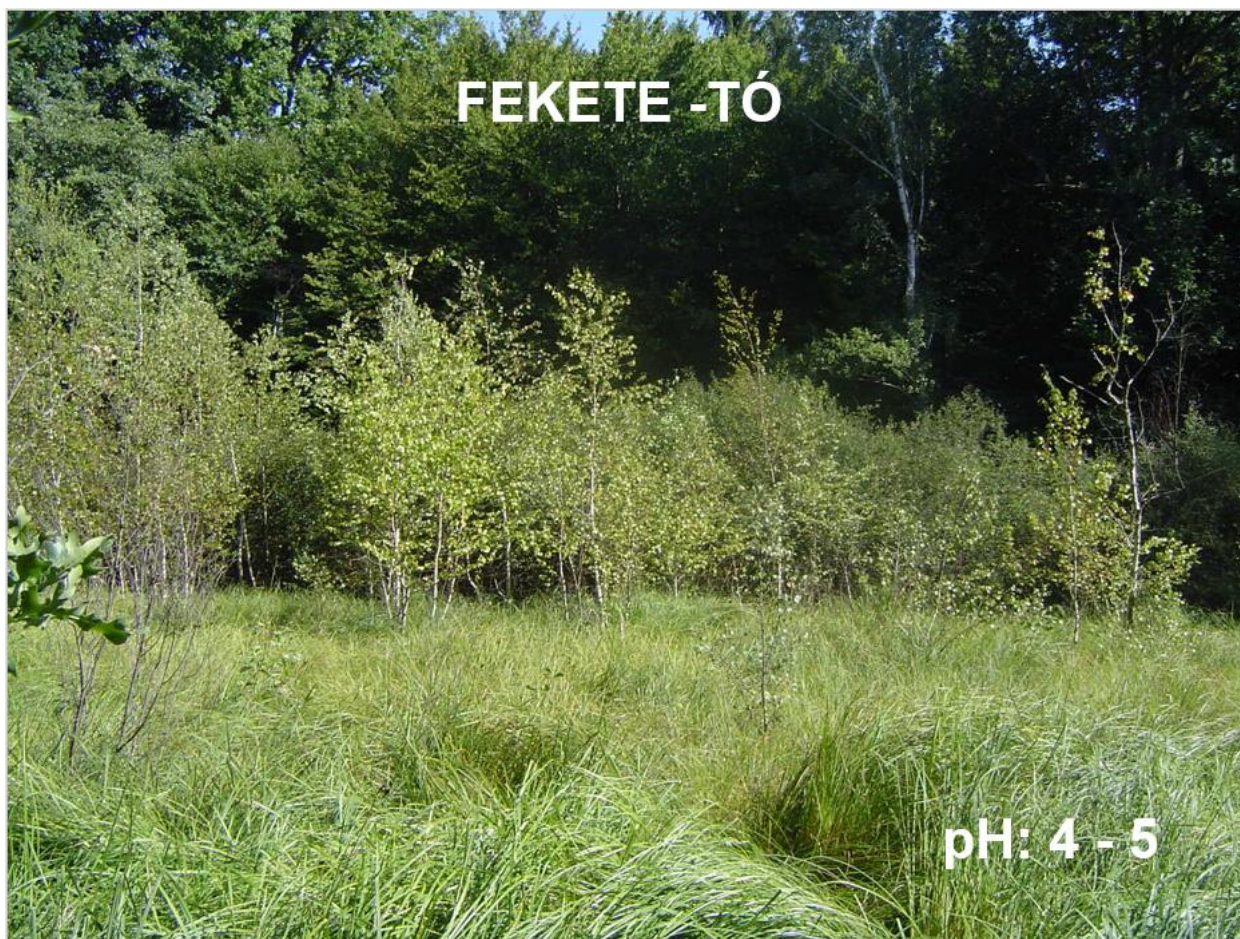
az alábbiakban, tekintettel az AM vizsgálatok sokoldalúságára, ami több irányú megalapozást igényel.

### (1) A Fekete-tó úszólápja

Az Őrségi Nemzeti Park fennhatósága alá tartozó Fekete-tó (FEK) úszólápja (~1000 m<sup>2</sup>) az Alpok lábainál elterülő Őrségben, 300 m tengerszint feletti magasságon található.

Unikális, oligotróf dagadólápja *Sphagnum* fajokat is szép számmal tartalmazó tőzegének felhalmozódását az óceáni és alpin klímahatás (makro-szinten) mellett regionális (mezoléptékű) szinten a savanyú, karbonátmentes alapkőzet (kvarcban dús kavics, homokos, agyagos fekképződmény), valamint a helyi (mikroszintű) mélyebb, hideg, párás mikroklímájú völgyekkel tagolt felszín hatásainak kombinálódása eredményezi (Sümegei, 2000).

Korábban ez a terület sokkal humidabb klímájú volt egész éven át. Látszólag ellentmond ennek az a tény, hogy az utóbbi húsz évben az ország egyik legszárazabb területévé vált - a klímaváltozás következtében (Bodor és Nemes, 2013).



Az oligotróf dagadóláp (pH~4) számos hazánkban ritka növényfajnak (Balogh, 2002), pl.: *Eriophorum angustifolium*, *Drosera rotundifolia*, *Menyanthes trifoliata* nyújt otthont. *Sphagnum*-fajok valamint *Carex* fajok: közöttük a *Carex echinata* a *Molinia arundinacea* - val együtt tekinthetők a növénytársulás domináns tagjainak; ugyanakkor a fás szárúak közül a *Betula pendula*, *B.*



*pubescens*, a *Salix aurita*, *S. cinerea* és a *Pinus sylvestris* térhódítása is megfigyelhető (M. 2 Melléklet, 4. táblázat). Az úszóláp tőzegének átlagos mélysége 1m.

A másik két részletesebben elemzett úszóláp, - melyek a Duna-Ipoly Nemzeti Park fenntartósága alá tartoznak - az Alföld nyugati részén helyezkednek el.

### (21) A Ráckeve-Soroksári-Dunaág szigetcsépi holtágának úszólápja

A szigetcsépi úszóláp (RSD) a Csepel-sziget Ráckeve-Soroksári- Dunaágához tartozó, szigetcsépi Csupics – sziget melletti holtágának úszólápja (~1000 m<sup>2</sup>) 103m tengerszint feletti magasságon terül el.



Az 1980-as években *Sphagnum* fajok nélküli, eutróf fűzlápként írta le Balogh (ed. 1989).

Manapság három fő részre különül: az egyik része geomorfológiailag egy *S. cinerea* bokorerdővel, *T. palustris* állománnyal és *Sphagnum* foltokkal tarkított, vastag dagadólápnak tekinthető, a dagadólápra legjellemzőbb növényfajok jelenléte nélkül. Második része: *Phragmites australis* állományból képződött, kisebb, foltoszerű *Sphagnum* előfordulásokkal. Az úszóláp utolsó harmada gyékényállományokból képződött. Itt általában csak a lápszemekben gyűlik össze a lópvíz, olykor azonban a teljes felszínt ellepi, ahol megél az *Utricularia bremii* is. Ezen az úszólápon a következő orchideák egyre növekvő számú jelenléte tapasztalható: az úszólápi nádasban a *L. loeselii* és az *Epipactis palustris*; a dagadólápi részen az utóbb említett faj mellett pedig még a *Dactylorhiza incarnata* is előkerült.

Egyes részeinek dagadóláp jellege ellenére a lpvz pH 5~6 rtekai alapján a mezotrf (tmeneti) lpok kz sorolhat, ahol a tzveg tlagos vastagsga nem haladja meg a fel mtert. A trsulst leginkbb meghatroz szlpalkot egyszik nvnyei: a *Phragmites australis*, a klnbz *Carex* s *Typha* fajok; emellett a *Salix cinerea* bokorerdvel trten, fokozd beerdslssel jellemezhet (M. 2 Mellklet, 4. tblzat).

### (19) A Kerk-vizek szlpja a Velencei-tavon

A harmadik rszletesebben tanulmnyozott szlp a Velencei-tavon feltrt terület. A t, mely Magyarorszg harmadik legnagyobb llvize – a Mezfld szaki rszn, 103m tengerszintfeletti magassgon fekszik. A t vize sekly, rszben lecsapoltk, rszben elszikesegett. ghajlata nagyobbrszt kontinentlis, ami bizonyos vekben szubmediterrn csapdekeloszlssal jellemezhet (Balogh, 1983a).



Az elszikesegett Velencei-t egyik relictum acidofil szlpjn (~1000 m<sup>2</sup>) vgeztk megfigyelseinket, mely a t nyugati medencjnek a Kerk-vizek nev, nyltviz tisztsa mellett tllhat.

Ez az eutrf szlp (pH~7), dnten *Ph. australis*, *Carex pseudocyperus* s *Thelypteris palustris* llomnyaibl kpzdtt; helyenknt *S. cinerea* bokorerdvel valamint kipusztulban lv *Populus alba* szlerd foltokkal. A *Sphagnum* – takar 20 ve tart erteljes visszahzdsval egytt a *Salix cinerea* bokorfzesek trfoglalsa is megfigyelhet.

Kisebb *Sphagnum* foltok mellett a *Liparis loeselii* előfordulása is az élőhely jellegzetesége. (M. 2 Melléklet, 4. táblázat) (Balogh, 1983a; Balogh, ed. 1989). Az úszóláp tőzegének vastagsága 40 cm - 100 cm között változik.

### 3.2.1.2. AM - gombák mintavétele

A három úszólápról begyűjtöttük a jellemző növényfajokat; a FEK-ről 16, az RSD-ről 22 és a VEL-ről 25 növényfaj egyedeit, melyek a három élőhely AM-gomba kolonizációjának összehasonlító vizsgálatára válogattunk ki (Zöld-Balogh et al., 2020).

Az előzetes, tájékoztató vizsgálatokhoz 2006-ban, majd e tanulmány elkészítéséhez 2008-ban ismételtén három évszakban - május, augusztus és november -, egymást követő napokon elvégeztük a minták begyűjtését. A mintavételek során a kijelölt lágyszárú növényfajok 3-3 egyedét gyűjtöttük be teljes gyökérzetükkel együtt, valamint az érintett fászszerű növények elérhető gyökérzetét. Az úszólápokon a fitocönológiai felvételezést követően a vizsgálathoz az 50 m x 50 m-es kijelölt terület úgy lett megállapítva, hogy azok jellemző növényfajai képviseljék a növénytársulás mozaikos mintázatát (Szabó, 1998). Így mindhárom élőhelyen *Salix* sp. bokorerdővel körülvéve a társulásnak mind a zártabb része, mind a nyitottabb zombék-semlyék komplexek egyaránt képviselve vannak a vizsgálatra került növényfajok által.

A mintákat tartalmazó (30 cm x 30 cm x mélység) méretű tőzeg monolitok éles macsetával lettek kivágva. A gyökérminták mindhárom úszólápon a tőzeg réteges szerkezetéből adódó négy gyökerezési szintből lettek begyűjtve (1. ábra)

- I. Gyökerezési szint - az úszólápkötő növényekből;** egyszikűek összekuszálódott, víz alatti gyökérzetei és gyöktörzsei az érett tőzegben; **-50-60 cm** mélyről;
- II. Gyökerezési szint – fás szárú növények gyökerei az érett tőzegben;** -30-50 cm mélyről;
- III. Gyökerezési szint–mélyebben gyökerező,** lágyszárú növények a fiatal tőzegben; -20-30 cm mélyről;
- IV. Gyökerezési szint- felszínen gyökerező,** gyepszíni növényfajok, melyek gyökerei átszövik az avart az úszóláp felszínén; **0 – 10 cm** mélyről.

Morfológiai vizsgálatok céljából a mintavételt a gyökérzetek helyszínen, lúpvízben történő megtisztítása követte. Ezután a gyökérzeteket lúpvízet tartalmazó edényben a laboratóriumba szállítottuk, ahol a teljes gyökérzetek csapvizes mosása után 50%-os etanolban lettek fixálva. A mintavételi helyszíneken a fentebb említett gyökérmintákból gyökérdarabokat választottunk ki –véletlenszerűen- a molekuláris filogenetikai vizsgálatokra, majd desztillált vizes mosás és fixálás következett etanol/TE pufferoldatban. Felhasználásukig mindkét minta kollekción +4 °C-on tároltuk.

### 3.2.1.3. **Vízminavétel**

A gyökérminták begyűjtésével párhuzamosan megmértük a terepi vízminták pH értékeit. A vizsgálatokhoz hordozható HACH One Portable pH Meter (43800)-t használtunk, Hach Company (1992) kézikönyve alapján.

Az úszólápok vizsgált területeiről Bragazza et al. (2003) útmutatója alapján, évszakonként 10-10 vízminta vételezése és egyben helyszíni elemzése is megtörtént; a felszíni lápszemek vizéből éppúgy, mint a tőzeg monolitokból (30 cm x 30 cm x 50 cm) kinyomott tőzegvíz esetében is (Zöld-Balogh et al., 2020).

### 3.2.1.4. **Hazai úszólápi AM-gomba kolonizációk morfológiái vizsgálata**

#### **A. AM gombák előkészítése a morfológiai vizsgálatokra**

Az úszólápi növények gyökereit az AM-gombák objektív feltárása céljából következő lépések során tettük alkalmassá a festésre (Zöld-Balogh et al., 2002a, 2020):

1. A mintavétel helyszínén a lópvízben történő lendületes mosással eltávolítottuk a mintanövények ép gyökérszeteiből az idegen növényegyedek gyökérszeteinek maradványait;
2. Az úszólápi növények gyökereinek KOH-oldatban történő főzési idejét a növényfaj állagát figyelembe véve állapítottuk meg: 1-2 perctől akár 1-2-3-órán át;
3. A lúgban (15%-os KOH- oldat) történő főzést követő mosás után a pigmentált gyökereket 30% - os H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> oldatban áztattuk; olykor rázatással; alkalmanként oldatváltással értük el azok elszíntelenedését.

#### **B. Kolonizáció becslése fénymikroszkóppal**

A mikorrhiza kolonizáció festését (Zöld-Balogh et al., 2002a, 2020): anilin-kékkel végeztük Krjueger (1968), a festett gyökerekben az **AMF** kolonizáció paramétereinek becslését pedig Trouvelot et al. (1986) módszere szerint. Utóbbiak módszere alapján a megfestett, teljes gyökérszettek 1 cm-es darabokra aprítása, majd növényegyedenként 30-30 gyökérdarab véletlenszerű kiválasztása. A 30 gyökérdarab tárgylemezre helyezése következett, melyek féltartós preparátumként rögzítve kerültek elemzése Nikon Optiphot 2 fénymikroszkóp segítségével a következő szempontok szerint;

#### **A kéreg AM-gombák általi kolonizáltságának szintjei**

A gyökér kolonizáltsága akkor mondható 100%-nak, ha a látómezőben kéreg mindkét oldalán látható valamilyen **AMF** képlet. 50%-osnak mondható a kolonizáció, ha pl.: a gyökérekéreg egyik oldalán fut csak **AMF** képlet és a másik oldal üres.

#### **A kolonizáció szintjeinek megállapítása**

- 0. szint** - nincs kolonizáció,
- 1. szint** - nyomokban van kolonizáció,
- 2. szint** - a kolonizáció kevesebb, mint 10%,

- 3. szint** - 11% és 50% közötti,
- 4. szint** - 51% és 90% közötti,
- 5. szint** - 90% feletti szintű a kolonizáció.

### **Kolonizáltsági szint az A-ok és V-ok gyakorisága alapján**

Ez a becslés nem az A-ot tartalmazó sejtek összeszámlálásával történik. 100%-osnak tekinthető a kolonizáció, ha 4-5 sejtenként található egy-egy A. Schwab et al. (1991) szerint a kolonizált gyökérterületeken általában a kéregsejtek 10%-a tartalmaz A-t. Toth et al. (1990) az intercelluláris hifák és az arbuszkulumok arányának állandóságáról számoltak be.

- A<sub>0</sub>** - nincs A,
- A<sub>1</sub>** - kevés A, 30% alatti,
- A<sub>2</sub>** - közepes mennyiségű A, 31-70% közötti,
- A<sub>3</sub>** - sok A, 71% fölött van előfordulásuk.

Ennek megfelelően a V-ok gyakorisága alapján a kolonizáció V<sub>0</sub>, V<sub>1</sub>, V<sub>2</sub> és V<sub>3</sub> szintekbe sorolható.

A féltartós preparátumok gyökérmintáin elvégzett mikroszkópos becslések eredményeit növényegyedenként 1-1 adatlapon rögzítettük.

### **C. A mikorrhizáltság számolt paraméterei**

#### **A mikorrhizáltság gyakorisága (F%)**

$F\% = 100 \cdot (N - n_0) / N$ , ahol

N=összes vizsgált gyökérdarab száma (N=30)

n<sub>0</sub>= az AMF kolonizációt nem tartalmazó gyökérdarabok száma;

#### **A mikorrhizáltság intenzitása (M%)**

$M\% = (95 \cdot n_5 + 70 \cdot n_4 + 30 \cdot n_3 + 5 \cdot n_2 - n_1) / N$ , ahol

n<sub>1</sub>... n<sub>5</sub>= az adott kolonizáltsági kategóriákba (1...5) eső gyökérdarabok száma;

#### **A mikorrhizált terület A tartalma (a%)**

$a\% = (100 \cdot mA_3 + 50 \cdot mA_2 + 10 \cdot mA_1) / 100$ , ahol

$mA_1 = (95 \cdot n_5A_1 + 70 \cdot n_4A_1 + 30 \cdot n_3A_1 + 5 \cdot n_2A_1 + n_1A_1) \cdot F\% / M\% \cdot (N - n_0)$ , ahol

n<sub>5</sub>A<sub>1</sub>...n<sub>1</sub>A<sub>1</sub> = az 1.-5. kolonizáltsági kategóriába tartozó, A<sub>1</sub> gyakoriságú, A-ot tartalmazó gyökérdarabok száma.

Hasonlóképpen számolható ki mA<sub>2</sub> és mA<sub>3</sub> értéke is.

#### **A teljes gyökér A tartalma (A%)**

$A\% = a\% \cdot M\% / 100$

**A mikorrhizált terület V tartalma (v%), valamint**

**A teljes gyökér V tartalma (V%), tehát**

a v% és a V% a fentiekben az a% és A% meghatározásához felhasznált képletek valamint a becslés során alkalmazható  $V_0$ ,  $V_1$ ,  $V_2$  és  $V_3$  kategóriák alapján kiszámítható.

Ezen mikorrhizáltsági paraméterek kiszámolása a 4.3.3. fejezetben említett adatlapokon feltüntetett, mikroszkóppal becsült kolonizációs értékekből a MycoCalc program felhasználásával történt <https://www2.dijon.inra.fr/mychintec/MycoCalc-prg/download.html>. (Zöld-Balogh et al., 2002a, 2020).

#### ***D. Mikroszkópos felvételek az AM szerkezetéről***

##### **Fénymikroszkópos felvételek**

Egyes úszólápi növényekben megtalált AM-gombák különböző szerkezeti elemeinek bemutatása céljából Nikon Optiphot-2 fénymikroszkópos felvételek készültek a **féltartós preparátumok** alapján az 4.3.3. fejezetben leírt eljárásokat követően (Zöld-Balogh et al., 2020).

Az AM két fenotípusának (Arum - és Paris – típusok) bemutatása céljából, belőlük üvegkéssel készített, **félvékony** -1  $\mu\text{m}$  – es, 0.1% - os Toluidine kézzel megfestett **metszetekről** is készültek felvételek Nikon Eclipse 80i fénymikroszkóppal.

##### **Elektronmikroszkópos felvételek**

Az AM mikorrhiza két fenotípusáról készített félvékony metszetek szerkezetét mélyebb feltárását transzmissziós elektronmikroszkópos felvételek is segítették.

A minták megfelelő előkészítése során (Zöld-Balogh et al., 2020) az ultravékony - 80 – nm -es metszetek gyémánt késsel készültek, majd festés következett 1% -os metanolban oldott uranil acetát és led citrát (Reynolds, 1963) felhasználásával. A képalkotás Hitachi 7100 transzmissziós elektronmikroszkóppal történt 75 kV – os gyorsító feszültségen.

### **3.3. Úszólápi AM – gombák molekuláris – taxonómiai vizsgálata**

#### **DNS kivonás és PCR**

A molekuláris taxonómiai vizsgálatok során először az AM-gombákat tartalmazó gyökérdarabokból kivontuk a teljes genomi DNS-t (Zöld-Balogh et al., 2020).

Az úszólápi növények 1 cm-es darabokra felaprított gyökérzetéből találmra kiválasztott 11-11 db volt felhasználva növény egyedenként a DNS kivonására. Ehhez a D Neasy Plant Mini Kit (Quiagen, Hilden, Germany) került felhasználásra a gyártó utasításait követve.

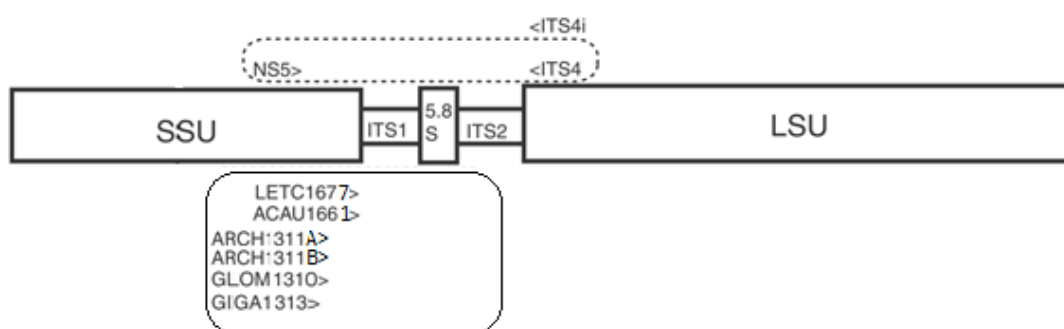
A sejtfalak lizálásához a gyökereket folyékony  $\text{N}_2$  és kevés kvarchomok hozzáadásával steril dörzsözősárban eldörzsöltük, majd az összetört gyökérszövetet 700  $\mu\text{l}$  CTAB lízispuffer (2% CTAB, 100 mM Trisz-HCl, 4 M NaCl, 20 mM EDTA) hozzáadása után 1,5 ml-es Eppendorf – csőbe mostuk át.

A 40-60 percre vízfürdőbe helyezett mintákban negyedóránként finoman megmozgatva fokoztuk a lízispuffer működését. A 65°C hőmérséklet elősegítette a mintákban a DNS tartalom ép-ségének megőrzését a DN-áz enzimek működőképességének megszüntetése által. Az inkubációs idő leteltével a szobahőmérsékleten történő 10 perces centrifugálás (20000g) eredményeképpen szilárd sejttörmelék ülepedett le, majd a fehérjék kicsapása következett a felülúszóból kloroform (1 térfogategységnyi) segítségével, egy új Eppendorf – csőbe áttöltve. Ez 15 perces centrifugálás (20000g) hatására szétvált alul kloroformos, fehérjetartalmú, felette lipid rétegre, valamint a felülúszóban lévő nukleinsavak vizes oldatára. A DNS-t tartalmazó vizes fázist új Eppendorf –csőbe pipettáztuk át.

Utóbbi fázis újabb tisztítása (1 térfogategységnyi kloroformmal) következett egy új csőbe történő átvitel után. Újabb centrifugálást, a felülúszó vizes fázis újabb Eppendorf –csőbe történő áthelyezését követően, másfél térfogat jéghideg (-20°C) abszolút etanol hozzáadásával megtörtént a DNS kicsapása, majd a minták 30 percig -20°C –on tartása következett.

A kiülepített DNS-csapadék (30 perces centrifugálás 20000 g) a hozzáadott 200 µl 70%-os, -20 °C-os etanollal 5 percig tartó centrifugálását (5000 g), majd a felülúszó elöntése után újabb 70%-os etanolos tisztítását a felülúszó ismételt elöntése követte. Az Eppendorf – cső falára tapadó DNS csapadék kiszáritása lefelé fújó steril fülkében a légáramlás segítségével történt (kb. 20 perc), amit a csapadék kis méretének megfelelően 30 µl steril MilliQ-vízben oldottuk fel.

A gyökereket kolonizáló AM-gombák azonosítása a rDNS részleges 18S-ITS1–5.8S-ITS2 régió nested PCR reakcióval történő felszaporításával, majd szekvenálásával történt Redecker (2000) útmutatója alapján, kisebb változtatásokkal. A DNS kivonatot PCR előtt 1:10 arányban felhígítottuk.



3. ábra: Az ITS régió felépítése és a használt primerek kötőhelyei.

(Redecker, 2006 alapján)

A DNS kivonatok 1:10 arányú hígítását a nrITS régiójának felszaporítása követte kétlépes, ún. semi-nested polimeráz láncreakció (PCR) alkalmazásával, melynek első lépésében a gombaszpecifikus NS5/ITS4, az eukariótákban általánosan alkalmazható indító szekvencia (primer) pár került felhasználásra (Redecker et al., 2003):

NS5 - AACTTAAAGGAATTGACGGAAG (White et al., 1990)

ITS4 - TCCTCCGCTTATTGATATGC (White et al., 1990)

A 200 µl-es PCR csövekbe mért reakcióelegy 25 µl-nyi térfogatának tartalma: 1 µl templát DNS, 2,5 µl puffer (10X Dream Taq Green buffer (10 mM Tris-HCl, 50 mM KCl, pH 8,3 25°C-on Fermentas), 2,5 µl a 2-2-2mM minden egyes dNTP típusú keverék oldatából (Fermentas), mindkét primerből (50 µM) 0,25 µl, Taq-polimeráz 0,125 µl (5 U/ µl) (Fermentas), steril MilliQ víz 18,375 µl. Rövid vortexelést követően Techne TC-312 PCR készülékbe helyeztük. A nested PCR első lépésének programja: 3 perc előzetes denaturáció 95°C-on; majd 35 cikluson át a következő lépések követték egymást: 30 másodperc denaturáció 95°C-on, 30 másodperc primerkötés (anelláció) 51°C-on, 2 perc DNS lánchosszabbítás (extenzió) 72°C-on; minden ciklust 5 perc végső szintézis követett 72°C-on. A DNS szintézis ideje minden ciklusban 1 másodperccel növekedett.

Az első PCR termékeit 1:100 hígításban használtuk fel templátként a második amplifikációhoz, mely ITS4i - TTGATATGCTTAAGTTCAGCG (Redecker, 2003) univerzális primer és Glomeromycota-specifikus primerek felhasználásával valósult meg (Redecker, 2000; Redecker et al., 2003).

Munkánk során a következő AMF specifikus primerek kerültek kipróbálásra:

ACAU1661 - TGAGACTCTCGGATCGGG (Redecker et al., 2003),

ARCH1311A – szekv (Appoloni et al., 2008).

ARCH1311B – szekv (Appoloni et al., 2008).

GIGA1313 - (CTAAATAGTCAGGCTAwTCTT) (Redecker, 2006; nem publikált)

GLOM1310 - AGCTAGGYCTAACATTGTTA (Redecker, 2000),

LETC1677 - CGGTGAGTAGCAATATTCG (LETC1670 jav. verziója; Redecker, 2000).

PARA1313, – szekv (Appoloni et al., 2008).

Ebben a második PCR reakcióban az első PCR reakció termékének 1 µl-e, a 2mM dNTP 1,25 µl-e és a MilliQ víz 19,625 µl-e jelentett változást az első PCR reakcióelegyének összetételéhez képest.

A nested PCR második lépésének programja: 3 perc denaturáció 95°C-on; majd 31 cikluson át 30 másodperc denaturáció 95°C-on, azután 30 másodperc anelláció 61°C-on, 2 perc lánchosszabbítás 72°C-on; minden ciklust 5 perc végső extenzió követett 72°C-on. A DNS szintézis ideje minden ciklusban 1 másodperccel növekedett.

Az I. PCR 51°C anellációs hőmérsékletének a II. PCR-nél 61°C-ra történő emelése növelte a reakció specifikusságát, csökkentve a melléktermékek keletkezésének lehetőségét.

### **A PCR termékek értékelése**

A PCR reakciók során keletkezett termékek mennyiségi és minőségi ellenőrzését etídium bromidot tartalmazó, 1%-os agaróz gélen futtatással végeztük (Zöld-Balogh et al., 2020). A futtató



puffer 0,5x Trisz-bórsav-EDTA-ból (TBE) állt, és ugyanezt a puffert tartalmazta az 1%-os agaróz gél is. A 7mg/ml koncentrációjú etidium-bromidot az előzőleg felmelegített, majd 60°C-ra lehűtött agaróz gélbe tettük, még a gélnak a géltartóba öntése előtt. A minták 6 – 6 µl-éhez 1-1 µl 33%-os festett glicerint adtunk, majd a géلزsebekbe pipettáztuk.

Az elektroforézishez a GibcoBRL cég Horizon 11.14 típusú futtató rendszerét használtuk, mellyel 45-60 percen át 90 V feszültséggel futtattuk mintáinkat. Ezt követően Alpha Multiimage Light Cabinet UV-kamrában (UVP Inc., San Gabriel, CA, USA) végzett gélvizsgálat során a gélen láthatóvá vált keskeny csíkok minden esetben PCR termék jelenlétét igazolták. Ennek során 595+\_50 nm-en áteresztő szűrőt alkalmazva, digitális hűtött kamerával fényképeztük le a Win-View/32 és az Image-Pro Plus kameravezérlő és képfeldolgozó programok segítségével.

A PCR termékeket a további tisztítás során 450 µl steril MilliQ vízzel együtt a Millipore Montage mintatartó csöveiben 15 percen át centrifugáltuk (2500 g), ami a DNS adszorpcióját eredményezte a csövek szűrőjén. A Montage PCR csövön fordított állásban, 20 µl steril MilliQ víz hozzáadásával töményítettük a PCR terméket, majd 5 percnyi centrifugálást (2500 g) követően a szűrőn maradt DNS-t átmostuk egy másik Eppendorf- csőbe.

### **Klónozás és RFLP**

Mivel a PCR reakciók során több terméket is kaptunk, ezek szétválasztása klónozással történt (Zöld-Balogh et al., 2020). A vektorba történő ligálás előtt a megsokszorozott, friss PCR terméket Microcon centrifuga cső (Millipore) segítségével megtisztítottuk. A termékek ligálása következett a pGEM-T Easy Vektor System II rendszer vektorába (Promega, Madison, WI, USA). A ligálási reakcióelegy összetétele: 5 µl puffer, 1 µl ligáz enzim, 1 µl vektor, 3 µl tisztított és a tisztítás során töményített PCR termék, ami egy éjszakán át +8°C-on inkubálódott.

Ezután a ligált PCR termékeket tartalmazó vektorok kompetens *Escherichia coli* DH5α (Promega, Madison, WI, USA) sejtekbe lettek transzformálva. Ennek során a -70°C-on tárolt sejteket jégen 5 percig olvadni hagytuk, majd 50 µl-nyi mennyiségét 1,5 ml-es Eppendorf-csőbe raktuk a ligációs reakcióelegy 2 µl – jéhez. Óvatos keverést követően az elegy 20 percig jégen állt. A baktériumok a vektorfelvételhez szükséges 45-50 másodpercig tartó 42°C-os hő sokkot követően visszakerültek a jégre, amihez 2 perces várakozás után 450 µl szobahőmérsékletű SOC médiumot adtunk. Az elegyet +37°C-on 90 percig rázattuk (150 rpm), majd 150-200 µl-jét táptalajra (LB/ampicillin/IPTG/X-Gal) szélesztettük, ami 16-18 órán át +37°C-on inkubálódott. (Az SOC médium 100 ml-ének összetétele: 2 g tripton, 0,5 g élesztő kivonat, 1 ml 1M Na Cl, 0,25 ml 1M KCl, 1 ml 2M Mg<sup>2+</sup> és 1 ml 2M glükóz.)

Az LB táptalaj 100 µg/ml ampicillint tartalmazott. Az IPTG és az X-Gal (5-bromo-4-kloro-3-indolil-β-D-galaktozid N,N-dimetil-formamidban oldva) a táptalaj felhasználása előtt néhány órával lettek szélesztve: az 1M IPTG-ből 10 µl, az 50 mg/ml-es X-Gal-ból pedig 20 µl. E két

komponens szélesztése után a steril fülkében az X-Gal baktérium sejtekre mérgező oldószerét elpárologtattuk.

A mintákból a sikeres ligálást és transzformálást igazoló fehér és világoskék telepeket steril fogpiszkálóval 40 µl steril MilliQ-vízbe helyeztük. A plazmidok kivonása Hotprep Plasmid Mini Preparation Kit (Zymo Research, Orange, CA, USA) segítségével történt. Az insertek meglétének ellenőrzése, újra sokszorozása az eredeti primer kombinációt felhasználó PCR reakció révén valósult meg.

A PCR termékek közötti hasonlóság megállapítása céljából a klónokból készült sikeres PCR termékek RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism) elemzése következett. Ennek során a termékek 8 µl-jeit tartalmazó, 15 µl-es aliquot-ok emésztése következett *MboI* és *Hinf I* (Fermentas, Vilnius, Lithuania) restrikciós endonukleáz enzimek felhasználásával, 37°C-on, egy éjszakán át.

Ezt követően a restrikciós fragment mintázatok kerültek megfuttatásra 3%-os RESponze agaróz gélen (Byozim group, Landgraaf, The Netherlands), az RFLP adatbázis megszerkesztése és elemzése pedig Phoretix 1D Advanced szoftver 5.20 változatának (Nonlinear Dynamics Ltd., Newcastle-upon-Tyne, UK) felhasználásával történt. Ezt követte az RFLP mintázatok összes restrikciós típusát képviselő egy-egy klón megsokszorozása (PCR), aztán tisztítás a Microcon centrifuga cső (Milipore) segítségével, majd a mindkét oldali szekvenálás.

### Szekvenálás

A szekvenáláshoz (Zöld-Balogh et al., 2020) a PCR csövekbe mért anyagok teljes térfogata 20 µl : benne 3 µl ITS4i vagy a megfelelő AMF specifikus primer, 8 µl tisztított PCR termék, 3 µl 5x BigDye hígító puffer, 2 µl szekvenáló mix (ABI Prism BigDye™ Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction Kit (3.1. változat, Applied Biosystems, Foster City, CA, USA), 4 µl steril MilliQ víz. A Techne TC-312 PCR készülék 28 ciklus lebonyolítását végezte el a szekvenáló reakció során, bennük 10 másodperc denaturáció 96°C-on, 5 másodperc primerkötés 50°C-on, 4 perc szintézis 60°C-on.

Ezt követően 0,5 ml-es Eppendorf- csövekbe lett belemérve: a szekvenáló reakcióelegy teljes 20 µl-e, 60 µl abszolút etanol, 3 µl 3 M NaOAc-oldat, melyben rövid vortexelés után 20 perc állás (szobahőmérsékleten) alatt teljesen kicsapódott a DNS, amit 20 perces centrifugálás követett (20000 g). Elöntve a felülúszót a kicsapódott DNS mosása történt -20°C hőmérsékletű 70%-os etanollal (250 µl), majd 5 perces centrifugálást (20000 g) követően az etanolos mosás megismétlődött.

A felülúszó ismételt elöntését a DNS szárítása követte: először a lefelé fújó steril fülkében pár percen át, majd a PCR készülékben 90°C-on, 1 percen át, nyitott tetővel. A teljesen kiszáritott

mintákat tartalmazó, lezárt, feliratozott csövek kapilláris elektroforézisét ABI PRISM 310 (Bio-systems) típusú, automata kapilláris szekvenátorral a Gödöllői Mezőgazdasági Biotechnológiai Kutatóközpontban végezték.

A kész szekvenciák kromatogramjait ellenőriztük és javítottuk.

Az újonnan kapott úszólápi szekvenciákat a GenBank EMBL adatbázisában KU878874 - KU878945 azonosítóval (Zöld-Balogh et al., 2020) elhelyeztük, melyek a 10. táblázatban megtekinthetők.

### 3.3.1. Úszólápi AM-gombák filogenetikai vizsgálatai

Minden újonnan kinyert, nem kimérikus szekvenciánk filogenetikai fájnak elkészítéséhez, a filogenetikai távolságok megállapításához – azonosításához - a BLAST (**B**asic **L**ocal **A**lignment **S**earc **T**ool = szekvenciák hasonlóságára épülő keresés; <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/BLAST/>) (Altschul et al., 1997) keresőprogram segítségével töltöttünk le az NCBI (National Center for Biotechnology Information) nyilvános adatbázisából a leghasonlóbb szekvenciákat. (Amennyiben az újonnan kinyert gombatorzs hasonlósága az adatbázisbeli taxonhoz meghaladta a 90%-ot, elmondható, hogy az új szekvencia a legnagyobb fokú hasonlóság alapján - maximal genus - mely rendszertani csoporthoz áll legközelebb).

A szekvenciák illesztése a MAFFT 7 verzió server (<https://mafft.cbrc.jp/alignment/server>) és PRANK (Löytynoja, 2014), Krüger et al. (2012) referencia szekvenciáinak felhasználásával történt. Maximum likelihood (ML) algoritmus MEGA 7.0.26., Tamura-3 paraméter model és RAxML-HPC Blackbox, GTR substitution mátrix alkalmazásával végeztük a filogenetikai elemzést. A filogenetikai fák szerkesztése a GAMMA model révén végső optimalizációval zárult (CIPRES Science Gateway portal (<http://www.phylo.org>)). A filogenetikai fák elágazásai megbízhatóságának kimutatására bootstrap analízis alkalmaztuk (1000 replikáció).

A filotípusok meghatározása a kladogramok, mint világosan elkülönülő, monofiletikus taxonok alapján történt. A törzsfák elkészítése során az új filotípusoknak a már ismert, az adatbázisokban megtalálható Glomeromycotyna subphyllum nemzetségeihez vagy morfortípusok filogenetikai pozícióihoz való kapcsolódását jelenítettük meg. A különböző nemzetségekhez vagy fajokhoz közelálló filotípusokhoz Redecker filotípusaihoz hasonlóan római számokkal és betűkkel jelölt kódneveket rendeltünk.

Az AM-gombák elemzése során a Közép-Európában jelenleg elfogadott, Baltruschat et al. (2019) és Corazon-Guivin et al. (2019) rendszerét és nevezéktanát (M. 3 Melléklet) követtük.

### 3.3.2. Úszólápi AM-gombák ökológiai vizsgálatai

#### A. Shannon-index

A filotípusok diverzitását egy adott úszóláp és mindhárom úszólápra együttesen Shannon-index segítségével határoztuk meg. A Shannon és Weaver (1948) által publikált diverzitás mutató ( $H'$ ) kiszámítása esetén információhoz jutunk a vizsgált úszólápokon fellelt filotípusok gazdagságáról és egyenletességéről (Mueller et al., 2004).

Ez a mutató ( $H'$ ) a következőképpen számítható:

$$H'_i = -\sum[(n_i/N) \times \ln(n_i/N)];$$

ahol  $i$  =  $i$ -dik filotípus,  $n_i$  = annak száma, hogy az  $i$ -dik filotípust mennyi növényfajban találtuk meg,  $N$  = úszólápokban található összes növényfaj mennyisége.

#### B. Főkoordináta-elemzés: PCoA

Az úszólápokon igazolt AM gombaközösségek kolonizációjának és molekuláris diverzitásának elemzéséhez többváltozós módszereket is alkalmaztunk a SYN-TAX 2000 programcsomag (Podani, 2001) felhasználásával. A 3 úszólápon vizsgált 8-8 növényfaj különböző egyede(i) között Jaccard hasonlósági index értéket számoltunk a gyökerekből kinyert AM-gomba szekvenciák alapján, melyek eredményeit főkoordináta-elemzés segítségével ábrázoltuk (principal coordinates analysis, PCoA). A PCoA elemzést abból a célból vettük igénybe, hogy a növényfajok gyökerében kolonizáló AM-gombák filotípusai alapján a három vizsgált úszólápi élőhely közötti hasonlóságra fényt derítsünk.

#### C. CVA - A kanonikus változó elemzés (diszkriminancia elemzés több csoportra)

Úszólápi növényeink mikorrhizáltságát több csoportra vonatkozó diszkriminancia-elemzésnek vettük alá (más néven kanonikus változó elemzés- Canonical Variates Analysis, CVA) SYN-TAX 2000 programcsomag (Podani, 2001) felhasználásával. Az elemzésekhez úszólápi növényfajok 3-3 egyedének átlagos, AM-gomba kolonizációs adatait használtuk fel a három úszólápra, és ezen belül a gyökerezési zónákra vonatkozóan. Az oligotróf úszólápon (FEK) három, az eutróf és a mezotróf úszólápon (RSD, VEL) négy gyökerezési zóna volt. A CVA elemzéshez a vizsgált növényegyedek következő változóit használtuk fel: mikorrhiza gyakoriság (F%), mikorrhiza intenzitás (M%), A-ok (A%) és V-ok (V%) becsült értékeit. Diszkriminancia elemzést végeztünk egyrészt a három úszóláp három illetve négy gyökérzónája között, másrészt pedig a felső három gyökerezési zónára vonatkozóan a három úszóláp között.

## 4. EREDMÉNYEK

### 4.1. Hazai úszólápi nagyombák morfológiai vizsgálatának eredményei és tárgyalásuk

Összefoglaltuk az elmúlt 50 év egyes Kárpát-medencei élőhelyeken kutatócsoportunk által gyűjtött és elemzett úszólápi kalaposgombák adatait és együtt közöljük a korábban ilyen élőhelyről publikált eredményekkel egy átfogó kép kialakítása céljából (Albert et al., 2004; Zöld-Balogh et al., 2008).

Az 1. térképen feltüntetett 34 mintavételi hely felsorolását a 3. táblázat tartalmazza. Az élőhelyi jellemzőket, a szubsztrát illetve a gazdanövény szimbionta nevét rövidítve, valamint a szerző nevét publikált adataival együtt a következő megosztásban közöljük; az M. 4 Melléklet foglalja össze a magyarországi *Sph*-ok bazídiumos gombáinak adatait, míg a magyarországi *nSph*-okról származókat az M. 5 Melléklet tartalmazza. Ezekhez kapcsolódik az 6. táblázat, melyben megtaláljuk az úszólápi bazídiumos gombák mikorrhiza-gazdanövényeinek, valamint a szubsztrátot biztosító növényfajok neveinek felsorolását illetve azok rövidítését. A 7. táblázatban a begyűjtött bazídiumos gomba-kollekciók havonkénti, míg a 8. táblázatban az előbbieket évszakonkénti megoszlását tüntettük fel.

#### 4.1.1. Tőzegmohás úszólápok bazídiumos gombaközösségének összetétele

A feltárt Kárpát-medencei *Sph*-okról (Albert et al., 2004; Zöld-Balogh et al., 2008) 76 bazídiumos taxon - 282 gyűjtésből - származik, melyek 3 rendbe - Agaricales, Boletales, Russulales - 15 családba és 25 nemzetségbe sorolhatók (M. 4 Melléklet). Az adatok 22 helyszínről származnak: közülük 5 a Keleti-Kárpátokban, 3 pedig az Alacsony –Tátrában található (3. táblázat, 1. térkép, M. 4 Melléklet).

A *Sph*-ok közül a következőkről került elő a legtöbb adat: Kis-Mohos – 53, Lucs – 46, valamint a Mohos – 44.

A *Sph*-okon 7 hónapon (h) át sikeres volt a bazídiumos gombák gyűjtése, melyeknek 60%-a 8.-9. h-ban volt fellelhető. A nyári gyűjtések száma magasabb, mint az őszi gyűjtéseké (7. és 8. táblázat). A tavaszi gyűjtések száma elenyészőnek mondható.

103 gyűjtés igazolja *Betula pubescens* dominanciáját a *Sph*-ok -gazdanövényei között.

A *Sph*-okon a *Sphagnum*-fajok biztosították a legtöbb szubsztrátot.

Nyáron a *Sph*-okon a *Galerina paludosa*, *Lactarius helvus* és a *Russula emetica* a leggyakoribb, míg ősszel a *Leccinum variicolor* (M. 4 Melléklet). A viszonylag alacsony mintaszámra való tekintettel ezek nem sorolhatók a *Sph*-ok gyakori fajai közé.

A *Sph*-okról előkerült bazídiumos gombáknak 66%-a mikorrhizásnak és 34%-a szaprotrófnak bizonyult (M. 4 Melléklet).

A *Lactarius helvus*, *Leccinum variicolor* és a *Russula laccata* tekinthetők a hazai *Sph*-okon a legszélesebb körben elterjedt mikorrhizás gombáinak, míg a *Hypholoma elongatum*, *Galerina paludosa* és a *G. tibiicystis* (1. tábla felső képei) a leggyakoribb szaprobiotáknak.

#### 4.1.2. Tőzegmoha takaró nélküli úszólápok bazídiumos gombaközösségének összetétele

A vizsgált Kárpát-medencei *nSph*-okról származó 77 gyűjtés 33 faja 4 rendbe sorolható: a *Sph*-on fellelt három rendbe: az Agaricales, Boletales, a Russulales és ezen kívül még a Cantarellales rendbe (Albert et al., 2004; Zöld-Balogh et al., 2008). A begyűjtött 33 faj 18 nemzetséget képvisel (M. 5 Melléklet). A 17 *nSph*-i gyűjtőhely közül 2 a Keleti Kárpátokban található (3. táblázat, 1. térkép; M. 5 Melléklet).

A *nSph*-ok közül az öcsi Nagy tó – 15 mintája, a Velencei-tó Kerék-vizeiről származó 14 mintával együtt szolgáltatott ezen élőhelytípusról a legtöbb adatot. Az őszi gyűjtések meghaladják a nyáriakat (7. és 8. táblázat). Tavasszal az alacsony fajsza ellenére nagyszámú kollektiók kerültek begyűjtésre. 8 h-on át voltak gyűjthetők a bazídiumos gombák a *nSph*-okon, ahol az adatok közel fele a 9.-10. h-ban került elő.

A *nSph*-okon 22 adat igazolja a *Salix cinerea* domináns gazdanövény szerepét, míg a *Phragmites* volt a leggyakoribb szubsztrát.

A *nSph*-okról begyűjtött bazídiumos gombáknak több mint a fele, 55%-a a mikorrhizások közé tartozik, míg 45%-ban a szaprotrófok közé. Utóbbi csoportból a *Mycena belliae* bizonyult a hazai *nSph*-ok leggyakoribb szaprotróf bazídiumos gombájának.

#### Közös jelenségek a *Sph* és *nSph*-okon

A bazídiumos gombák előfordulása egy jellegzetes évszakos ritmust mutat, mely szerint 12. h - 3. h között egyik úszólápon sem volt fellelhető termőtestük (7. és 8. táblázat).

**Mindössze 3 faj fordult elő egyaránt az úszólápok mindkét típusán: a *Cortinarius uliginosus* (1. tábla), *Psathyrella typhae* és a *Russula laccata*.**

**Az úszólápok mindkét vizsgált típusán egyaránt ugyanazon gazdanövények alatt - *Betula spp.*, *Salix spp.*, *Picea abies* és *Pinus sylvestris* - voltak fellelhetők a mikorrhizás gombák.**

**Mindkét úszóláp típuson a legnagyobb számban az Agaricales rend képviselői kerültek begyűjtésre, ezt követik létszámuk alapján a Russulales rendbe tartozó fajok.**

**Mindkét úszólápon megközelítőleg kiegyenlített a mikorrhizás és a szaprotróf fajok aránya** (kissé gyakoribb mikorrhizás gomba előfordulással).

A hazai úszólápon a bazídiumos gombafajok életmód szerinti megoszlása hasonlóan kiegyenlítettnek mutatkozik finnországi lápokon tapasztalt arányokhoz (Salo, 1993).

#### Általánosan jellemzők az úszólápi bazidiomikótákra

Általánosan elmondható, hogy lényeges különbség tapasztalható az úszólápok peremzónájának higrofil jellegű fajainak, illetve a lápok belsejében gyűjtött fajok megoszlásában (Albert et

al., 2004; Zöld-Balogh et al., 2008). Ez összefügghet a belső terület nagyobb fokú védettségével és kiegyenlítettebb mikroklímájával is. Bizonyos *Sph*-ok belső részén élő gombafajok többsége kifejezetten montán elterjedésű.

Az úszóláp szélén a *Salix* fajok dominálnak és alattuk a *Cortinarius cinnamomeoluteus*, *C. helobius*, *C. uliginosus*, *Hebeloma pusillum*, *Inocybe salicis* és *Russula laccata*. A *Betula* fajok és jellemző mikorrhizás partnereik a láp közepén és a szélén egyaránt jelen vannak, ezek: a *Cortinarius pholideus*, *C. tubarius*, *Leccinum cyaneobasileucum*, *L. holopus*, *L. variicolor* és *Russula betularum*.

*Picea abies* többnyire csak a montán lápokon fordul elő, helyenként csak a láp szegélyén. Alatta szárazföldi lápokra szintén jellemző mikorrhizás fajok gyakoriak: pl.: *Cortinarius huronensis*, *Suillus bovinus*, *Suillus variegatus*, stb.

A *Pinus sylvestris* egyedei és alatta mikorrhizás fajai, pl.: *Cortinarius huronensis*, *Suillus bovinus*, *S. variegatus* stb. főképpen az úszólápok belső területét foglalják el.

Ubiquista mikorrhizás gombák az úszólápokon: a *Laccaria proxima* alkalmanként a *Betula*-, a *Salix*- de éppúgy a *Pinus* fajok alatt is gyakorivá válik. Más úszólápi ubiquisták még az *Amanita fulva*, *Cortinarius semisanguineus* és *Paxillus involutus*.

Mivel a vizes élőhelyek nagyomba közösségeit részletesen és átfogóan egyaránt feltáró munkák kezdete régi múltra tekint vissza, feltűnő volt az úszólápi élőhelyekről származó adatok elenyésző száma. Nemzetközi irodalmak tanulmányozásából arra következtetünk, hogy sok kutatómunka során nem történt meg annak a felismerése, hogy a vizes élőhelyek egyik típusán, az úszólápon történt a feltárás.

A Kárpát-medencében eddig feltárt *Sph*-okon és a *nSph*-okon feltárt gombaközösségek vizsgálatainak (Albert et al., 2004; Zöld-Balogh et al., 2008) összegzéseként megállapíthatjuk, hogy a viszonylagos fajszegénységgel és ezzel kapcsolatosan a „funga paradoxonnal” is jellemezhető úszólápok természetvédelmi jelentőségét még tovább növeli az a tény is, hogy a következő hét magyarországi bazídiumos gombafaj eddig csak úszólápokról került elő: *Cortinarius tubarius*, *C. uliginosus* (1. tábla), *Hygrocybe coccineocrenata*, *Inocybe salicis*, *I. lacera* var. *helobia*, *Omphalina gerardiana* (2. tábla), *Russula. betularum* és *R. laccata*.



*Galerina paludosa*



*Galerina tibii cystis*



*Cortinarius uliginosus*



*Omphalina gerardiana*

Leggyakoribb hazai úszólápi szaprobioták (felső képek). Két, ezidáig Magyarországon csak úszólápokról előkerült faj (alsó képek).

1. tábla



#### 4.1.3. Az úszólápi aszkuszos gombák közösségének összetétele

Az M. 6 Melléklet, a 7. és 8. táblázatok magukba foglalják a magyarországi úszólápokról eddig előkerült aszkuszos gombák adatait (Bratek és Zöld-Balogh, 2002; Zöld-Balogh et al., 2008), beleértve legfontosabb jellemzőiket is. Az M. 6 Mellékleten feljegyzésre kerültek a szerzők nevei mellett közölt adatok is; szaprobionta gombák esetében a szubsztrát, mikorrhizas kapcsolatok esetén a szimbionta növénypartner neve (ezek rövidítése az 6. táblázatban látható). A 7. táblázat tartalmazza az aszkuszos gomba kollektiók fellelésének h-ok szerinti, a 8. táblázatban pedig előbbiek összegzéseként azok évszakos megoszlását. (A 7. és 8. táblázatban az aszkuszos gombákon kívül az úszólápi bazídiumos gombák hasonló jellegű adatait is megtalálhatók).

13 Kárpát-medencei gyűjtőhelyről 38 gyűjtés alkalmával előkerült 69 kollektióból 27 aszkuszos gomba-faj került bemutatásra, A M. 6 Melléklet /3. táblázatban látható, hogy a legtöbb adat – 19 - a Velencei-tó Kerék-vizének úszólápjáról származik; ezt követi a Szigetcsépen fellelt 16 kollektió.

A *Mitruła paludosa* kivételével a többi aszkuszos gomba minden esetben az úszólápok *Sphagnum*-mentes foltjairól kerültek begyűjtésre vagy a tőzeg felszínéről, vagy növények bomló maradványairól.

Az úszólápi bazídiumos gombákhoz hasonlóan aszkuszosok sem voltak fellelhetők a 12. h - 2. h közötti időszakban (7. és 8. táblázat). A legtöbb példány 10. h-ban került begyűjtésre, ezt követi a 6. h-i 14 kollektió. A 8. táblázat bemutatja, hogy tavasztól ősziig hasonló számú egyed került elő, igazolva az úszólápoknak a vegetációs időszakban végig kiegyenlített hűvös mikroklímáját.

Nyáron a *Geopora tenuis* és a *Lachnum virgineum* (2. tábla) került leggyakrabban elő, tavasszal a *Scutellinia crinita* (2. tábla), a *Mollisia ligni* őszi fordult elő többször. A *Scutellinia crinita* három évszakban öt élőhelyről került begyűjtésre. A *Geopora tenuis* bár csak három élőhelyről és két évszakban lett begyűjtve, mégis úgy tűnik, hogy a leggyakoribb úszólápi aszkuszos gombák közé tartozik.

Az aszkuszos gombák fellelt példányainak 70%-a fás szárú növények maradványairól került elő, 19%-a lágyszárú növények korhadékáról, 3 %-uk pedig a talajon lett begyűjtve.

A *Geopora tenuis* és a *Morchella elata* az úszólápok feltételezett mikorrhizaképzői..

#### Az úszólápok aszkuszos gombaközösségeiről kialakult kép

A *Geopora tenuis* és a *Morchella elata* esetében a következő irodalmak alapján a közel rokon fajok tanulmányozása során (Agerer 1987–2002; Buscot és Kottke, 1990; Duchesne és Weber, 1993; Dahlstrom et al., 2000; Reinoso et al., 2005; Tedersoo et al., 2006) arra a következtetésre jutottunk, hogy nagy valószínűséggel mikorrhizaképző fajok. Ezt a feltevést erősíti Illyés (2006) orchid-mikorrhizas vizsgálatai is (Bratek, Zöld-Balogh, 2002; Zöld-Balogh et al., 2008). A

szaprotróf aszkuszosok 92%-a az elhalt levelek, száraz, vagy korhadó fásszárú növények bomlódékán élnek. Az úszólápokon fellelt aszkuszos fajok közel fele (43%) fűzzel kapcsolódott-akár gazdanövényként, akár szubsztrátként.

A következő aszkuszos fajok gyakorinak tekinthetők az úszólápi ökoszisztémákban: *Geopora tenuis*, *Lachnum virgineum*, *Mollisia ligni*, *Orbilina luteorubella* és *Scutellinia crinita*. Ezen fajok példányai adják e tanulmány összes adatának felét. Feltáró munkánk során kifejezetten az úszólápokra specializálódott aszkuszos gombát eddig nem találtunk.



*Lachnum virgineum*



*Scutellinia crinita*



*Tapesia retincola*



*Peziza limnae*

Leggyakoribb úszólápi aszkuszosok Magyarországon (felső képek). Legritkább hazai úszólápi aszkuszos gombák (alsó képek).

2. tábla

6. táblázat: Úszólápi gazdanövények és szubsztrátok nevei rövidítéssel.

Növényfajok	Rövidítések
<i>Alnus glutinosa</i>	<i>Aln. glu.</i>
<i>Betula pendula</i>	<i>Bet. pen.</i>
<i>Betula pubescens</i>	<i>Bet. pub.</i>
<i>Betula verrucosa</i>	<i>Bet. ver.</i>
<i>Betula sp.</i>	<i>Bet.</i>
<i>Carex sp.</i>	<i>Car.</i>
<i>Frangula alnus</i>	<i>Fra. aln.</i>
<i>Mentha aquatica</i>	<i>Men. aqu.</i>
<i>Picea abies</i>	<i>Pic. abi.</i>
<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pin. syl.</i>
<i>Polytrichum commune</i>	<i>Pol. com.</i>
<i>Populus alba</i>	<i>Pop. alb.</i>
<i>Populus sp.</i>	<i>Pop.</i>
<i>Phragmites australis</i>	<i>Phr. aus.</i>
<i>Quercus petraea</i>	<i>Que. pet.</i>
<i>Salix aurita</i>	<i>Sal. aur.</i>
<i>Salix cinerea</i>	<i>Sal. cin.</i>
<i>Salix sp.</i>	<i>Sal.</i>
<i>Sphagnum sp.</i>	<i>Sph.</i>
<i>Thelypteris palustris</i>	<i>The. pal.</i>
<i>Typha angustifolia</i>	<i>Typ. ang.</i>
<i>Typha laxmannii</i>	<i>Typ. lax.</i>
<i>Typha sp.</i>	<i>Typ.</i>
<i>Viburnum opulus</i>	<i>Vib. opu.</i>

7. táblázat: A gyűjtések hónaponkénti megoszlása (*Sph*=*Sphagnumos* úszólápok; *nSph*=nem *Sphagnumos* úszólápok).

Hónapok	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Össz.
Basidiomycetes <i>Sph</i> úszólápo- kon	0	0	0	0	3	6	51	92	80	42	8	0	282
Basidiomycetes <i>nSph</i> úszólápo- kon	0	0	0	1	10	5	9	13	17	18	4	0	77
Ascomycetes úszólápo- kon	0	0	3	4	8	14	9	1	8	16	6	0	69

8. táblázat: A gyűjtések évszakok szerinti megoszlása (*Sph*=*Sphagnumos* úszólápok; *nSph*=nem *Sphagnumos* úszólápok).

Évszakok	Tél	Tavas	Nyár	Ősz	Összes
Basidiomycetes <i>Sph</i> úszólápo- kon	0	3	149	130	282
Basidiomycetes <i>nSph</i> úszólápo- kon	0	11	27	39	77
Ascomycetes úszólápo- kon	0	15	24	30	69

## 4.2. Vitatott úszólápi Hygrocybe taxonok molekuláris azonosításának eredményei és tárgyalásuk

9. táblázat: Úszólápi Hygrocybe fajok: élőhely, gyűjtő, NCBI azonosító. (Babos et al., 2011)

	Boertmann (1995)	Candusso (1997)	Krieglsteiner (2001)	Locality	In Herbaria	Acc. numb
H1	<i>persistens</i> var. <i>persistens</i> (Britzelm.) Singer (1940)	<i>acutoconica</i> (Clem.) Singer (1951)	<i>persistens</i> (Britzelm.) Singer (1940)	Kétvölgy	T. Zagyva	FM208852
H2	<i>citrinovirens</i> (J.E. Lange) Jul. Schäff. (1947)	<i>citrinovirens</i> (J.E. Lange) Jul. Schäff. (1947)	<i>citrinovirens</i> (J.E. Lange) Jul. Schäff. (1947)	Felsőszőlőnk	T. Zagyva	FM208853
H3	<i>calyptiformis</i> (Berk.) Fayod (1889)	<i>calyptiformis</i> (Berk.) Fayod (1889)	<i>calyptiformis</i> (Berk.) Fayod (1889)	Kétvölgy	T. Zagyva	FM208854
H4	<i>chlorophana</i> (Fr.) Wünsche (1877)	<i>chlorophana</i> (Fr.) Wünsche (1877)	<i>chlorophana</i> (Fr.) Wünsche (1877)	Felsőszőlőnk	T. Zagyva	FM208855
H5	<i>chlorophana</i> (Fr.) Wünsche (1877)	<i>chlorophana</i> (Fr.) Wünsche (1877)	<i>chlorophana</i> (Fr.) Wünsche (1877)	Felsőszőlőnk	T. Zagyva	FM208856
H6	<i>chlorophana</i> (Fr.) Wünsche (1877)	<i>chlorophana</i> (Fr.) Wünsche (1877)	<i>chlorophana</i> (Fr.) Wünsche (1877)	Kétvölgy	T. Zagyva	FM208857
H7	<i>chlorophana</i> (Fr.) Wünsche (1877)	<i>chlorophana</i> (Fr.) Wünsche (1877)	<i>chlorophana</i> (Fr.) Wünsche (1877)	Kétvölgy	T. Zagyva	FM208858
H8	<i>coccinea</i> (Schaeff.) P. Kumm. (1871)	<i>coccinea</i> var. <i>coccinea</i> (Schaeff.) P. Kumm. (1871)	<i>coccinea</i> var. <i>coccinea</i> (Schaeff.) P. Kumm. (1871)	Kétvölgy	T. Zagyva	FM208859
H9	<i>conica</i> var. <i>conicoides</i> (P.D. Orton) Boertm. (1995)	<i>conicoides</i> (P.D. Orton) P.D. Orton & Watling (1969)	<i>conica</i> var. <i>conicoides</i> (P.D. Orton) Boertm. (1995)	Székesfehérvár	T. Zagyva	FM208860
H10	<i>conica</i> var. <i>conicoides</i> (P.D. Orton) Boertm. (1995)	<i>conicoides</i> (P.D. Orton) P.D. Orton & Watling (1969)	<i>conica</i> var. <i>conicoides</i> (P.D. Orton) Boertm. (1995)	Székesfehérvár	T. Zagyva	FM208861
H11	<i>conica</i> var. <i>conicoides</i> (P.D. Orton) Boertm. (1995)	<i>conicoides</i> (P.D. Orton) P.D. Orton & Watling (1969)	<i>conica</i> var. <i>conicoides</i> (P.D. Orton) Boertm. (1995)	Székesfehérvár	T. Zagyva	FM208862
H12	<i>coccinea</i> (Schaeff.) P. Kumm. (1871)	<i>coccinea</i> var. <i>coccinea</i> (Schaeff.) P. Kumm. (1871)	<i>coccinea</i> var. <i>coccinea</i> (Schaeff.) P. Kumm. (1871)	Felsőszőlőnk	T. Zagyva	FM208863
H13	<i>quieta</i> (Kühner) Singer (1951)	<i>obrussea</i> (Fr.) Wünsche (1877)	<i>obrussea</i> (Fr.) Wünsche (1877)	Felsőszőlőnk	T. Zagyva	FM208864
H16	<i>cantharellus</i> (Schwein.) Murrill (1911)	<i>cantharellus</i> (Schwein.) Murrill (1911)	<i>cantharellus</i> (Schwein.) Murrill (1911)	Farkasfa	T. Zagyva	FM208865
H17	<i>miniata</i> (Fr.) P. Kumm.	<i>miniata</i> (Fr.) P. Kumm.	<i>miniata</i> (Fr.) P. Kumm.	Pilisszentkereszt	T. Zagyva	FM208866
H18	<i>miniata</i> (Fr.) P. Kumm.	<i>miniata</i> (Fr.) P. Kumm.	<i>miniata</i> (Fr.) P. Kumm.	Budakeszi	T. Zagyva	FM208867
H19	<i>virginea</i> var. <i>fuscescens</i> (Bres.) Arnolds (1986)	<i>fuscescens</i> (Bres.) P.D. Orton & Watling (1969)	<i>virginea</i> var. <i>fuscescens</i> (Bres.) Arnolds (1986)	Székesfehérvár	T. Zagyva	FM208868
H20	<i>virginea</i> var. <i>virginea</i> (Wulfen) P.D. Orton & Watling (1969)	<i>virginea</i> (Wulfen) P.D. Orton & Watling (1969)	<i>virginea</i> (Wulfen) P.D. Orton & Watling (1969)	Székesfehérvár	T. Zagyva	FM208869
H21	<i>virginea</i> var. <i>ochraceopallida</i> (P.D. Orton) Boertm. (1995)	<i>virginea</i> var. <i>ochraceopallida</i> (P.D. Orton) Boertm. (1995)	<i>virginea</i> var. <i>fuscescens</i> (Bres.) Arnolds (1986)	Budapest	T. Zagyva	FM208870
H22	<i>persistens</i> var. <i>persistens</i> (Britzelm.) Singer (1940)	<i>acutoconica</i> (Clem.) Singer (1951)	<i>persistens</i> (Britzelm.) Singer (1940)	Székesfehérvár	T. Zagyva	FM208871
H23	<i>persistens</i> var. <i>persistens</i> (Britzelm.) Singer (1940)	<i>acutoconica</i> (Clem.) Singer (1951)	<i>persistens</i> (Britzelm.) Singer (1940)	Kétvölgy	T. Zagyva	FM208872
H24	<i>virginea</i> var. <i>ochraceopallida</i> (P.D. Orton) Boertm. (1995)	<i>virginea</i> var. <i>ochraceopallida</i> (P.D. Orton) Boertm. (1995)	<i>virginea</i> var. <i>fuscescens</i> (Bres.) Arnolds (1986)	Kétvölgy	T. Zagyva	FM208873
H26	<i>pratensis</i> var. <i>pratensis</i> (Pers.) Bon (1976)	<i>pratensis</i> var. <i>pratensis</i> (Pers.) Bon (1976)	<i>pratensis</i> (Pers.) Bon (1976)	Kétvölgy	T. Zagyva	FM208874
H27	<i>psittacina</i> var. <i>psittacina</i> (Schaeff.) P. Kumm. (1871)	<i>psittacina</i> (Schaeff.) P. Kumm. (1871)	<i>psittacina</i> var. <i>psittacina</i> (Schaeff.) P. Kumm. (1871)	Kétvölgy	T. Zagyva	FM208875
H29	<i>punicea</i> (Fr.) P. Kumm. (1871)	<i>punicea</i> (Fr.) P. Kumm. (1871)	<i>punicea</i> var. <i>punicea</i> (Fr.) P. Kumm. (1871)	Apátistvánfalva	T. Zagyva	FM208876
H30	<i>quieta</i> (Kühner) Singer (1951)	<i>obrussea</i> (Fr.) Wünsche (1877)	<i>obrussea</i> (Fr.) Wünsche (1877)	Bükkszentkereszt	T. Zagyva	FM208877
H31	<i>conica</i> var. <i>conica</i> (Scop.) P. Kumm. (1871)	<i>conica</i> var. <i>conica</i> (Scop.) P. Kumm. (1871)	<i>conica</i> var. <i>conica</i> (Scop.) P. Kumm. (1871)	Székesfehérvár	T. Zagyva	FM208878
H32	<i>spadicea</i> var. <i>spadicea</i> (Scop.) P. Karst. (1879)	<i>spadicea</i> (Scop.) P. Karst. (1879)	<i>spadicea</i> (Scop.) P. Karst. (1879)	Kétvölgy	T. Zagyva	FM208879
H34	<i>conica</i> var. <i>conica</i> (Scop.) P. Kumm. (1871)	<i>conica</i> var. <i>conica</i> (Scop.) P. Kumm. (1871)	<i>conica</i> var. <i>conica</i> (Scop.) P. Kumm. (1871)	Kétvölgy	T. Zagyva	FM208880
H35	<i>irrigata</i> (Pers.) Bon (1976)	<i>irrigata</i> (Pers.) Bon (1976)	<i>irrigata</i> (Pers.) Bon (1976)	Kétvölgy	T. Zagyva	FM208881
H36	<i>conica</i> var. <i>conica</i> (Scop.) P. Kumm. (1871)	<i>conica</i> var. <i>conica</i> (Scop.) P. Kumm. (1871)	<i>conica</i> var. <i>conica</i> (Scop.) P. Kumm. (1871)	Székesfehérvár	T. Zagyva	FM208882
H37	<i>ceracea</i> (Wulfen) P. Kumm. (1871)	<i>ceracea</i> (Wulfen) P. Kumm. (1871)	<i>ceracea</i> (Wulfen) P. Kumm. (1871)	Budakalász	L. Albert	FM208883
H38	<i>cantharellus</i> (Schwein.) Murrill (1911)	<i>cantharellus</i> (Schwein.) Murrill (1911)	<i>cantharellus</i> (Schwein.) Murrill (1911)	Lászlótanya	L. Albert	FM208884
H39	<i>nitrat</i> (Pers.) Wünsche (1877)	<i>murinacea</i> (Bull.) M.M. Moser (1967)	<i>nitrat</i> (Pers.) Wünsche (1877)	Lászlótanya	L. Albert	FM208885
H40	<i>miniata</i> (Fr.) P. Kumm.	<i>miniata</i> (Fr.) P. Kumm.	<i>miniata</i> (Fr.) P. Kumm.	Budakalász	L. Albert	FM208886
H41	<i>laeta</i> var. <i>laeta</i> (Pers.)	<i>laeta</i> var. <i>laeta</i> (Pers.)	<i>laeta</i> (Pers.) P. Kumm. (1871)	Budakalász	L. Albert	FM208887

H43	<i>intermedia</i> (Pass.) Fayod (1889)	<i>intermedia</i> (Pass.) Fayod (1889)	<i>intermedia</i> (Pass.) Fayod (1889)	Perecse	L. Albert	FM208888
H44	<i>citrinovirens</i> (J.E. Lange) Jul. Schäff. (1947)	<i>citrinovirens</i> (J.E. Lange) Jul. Schäff. (1947)	<i>citrinovirens</i> (J.E. Lange) Jul. Schäff. (1947)	Perecse	L. Albert	FM208889
H47	<i>laeta</i> var. <i>laeta</i> (Pers.) P. Kumm. (1871)	<i>laeta</i> var. <i>laeta</i> (Pers.) P. Kumm. (1871)	<i>laeta</i> (Pers.) P. Kumm. (1871)	Feldbach	L. Albert	FM208890
H48	<i>lacmus</i> (Schumach.) P.D. Orton & Watling (1969)	<i>lacmus</i> (Schumach.) P.D. Orton & Watling (1969)	<i>lacmus</i> (Schumach.) P.D. Orton & Watling (1969)	Feldbach	L. Albert	FM208891
H49*	<i>splendidissima</i> (P.D. Orton) M.M. Moser (1967)	<i>splendidissima</i> (P.D. Orton) M.M. Moser (1967)	<i>punicea</i> var. <i>splendidissima</i> (P.D. Orton) Krieglst. (1992)	Felsőszőlőnk	L. Albert	FM208892
H51	<i>persistens</i> var. <i>konradii</i> (R. Haller Aar.) Boertm. (1995)	<i>konradii</i> R. Haller Aar. (1955)	<i>persistens</i> (Britzelm.) Singer (1940)	Kunbaracs	K. Halász	FM208893
H52	<i>pratensis</i> var. <i>pallida</i> (Cooke) Arnolds (1985)	<i>berkeleyi</i> P.D. Orton & Watling (1969)	<i>pratensis</i> (Pers.) Bon (1976)	Kétvölgy	T. Zagyva	FM208894
H53	<i>psittacina</i> var. <i>psittacina</i> (Schaeff.) P. Kumm. (1871)	<i>psittacina</i> (Schaeff.) P. Kumm. (1871)	<i>psittacina</i> var. <i>psittacina</i> (Schaeff.) P. Kumm. (1871)	Apátistvánfalva	T. Zagyva	FM208895
H54	<i>flavipes</i> (Britzelm.) Arnolds (1989)	<i>flavipes</i> (Britzelm.) Arnolds (1989)	<i>lacmus</i> (Schumach.) P.D. Orton & Watling (1969)	Puchberg	H. Pidlich- Aigener	FM208896
H55	<i>colemanniana</i> (A. Bloxam) P.D. Orton & Watling (1969)	<i>colemanniana</i> (A. Bloxam) P.D. Orton & Watling (1969)	<i>lacmus</i> (Schumach.) P.D. Orton & Watling (1969)	Puchberg	H. Pidlich- Aigener	FM208897
H57	<i>punicea</i> (Fr.) P. Kumm. (1871)	<i>punicea</i> (Fr.) P. Kumm. (1871)	<i>punicea</i> var. <i>punicea</i> (Fr.) P. Kumm. (1871)	Felsőszőlőnk	T. Zagyva	FM208898
H58	<i>turunda</i> sensu Lange [Fl. Ag. Dan. 5: 27 & pl. 168H (1940)] <i>Hygrocybe canescens</i> (A.H. Sm. & Hesler) P.D. Orton <i>Humidicutis marginata</i> (Peck) Singer outg. <i>Lactarius semisanguifluus</i> R. Heim & Leclair outg. <i>Lactarius scrobiculatus</i> (Scop.) Fr. outg. <i>Lactarius quieticolor</i> Romagn. outg. <i>Pleurotus ostreatus</i> (Jacq.) P. Kumm.	<i>turunda</i> sensu Lange [Fl. Ag. Dan. 5: 27 & pl. 168H (1940)]	<i>coccineocrenata</i> (P.D. Orton) M.M. Moser (1967)	Farkasfa	Á. Zöld-Balogh	FM208899
				GenBank		DQ486685
				GenBank		DQ490625
				GenBank		AF140268
				GenBank		AF140263
				GenBank		AF140269
				GenBank		EF514248

Ebben az átfogó, nagyszámú *Hygrocybe* taxon molekuláris elemzésének eredményeit bemutató 8. táblázatban H16 és H58 lajstromszám alatt megtalálhatók a vitatott úszólapi *Hygrocybe* taxonok - génbanki azonosító számaik feltüntetésével.

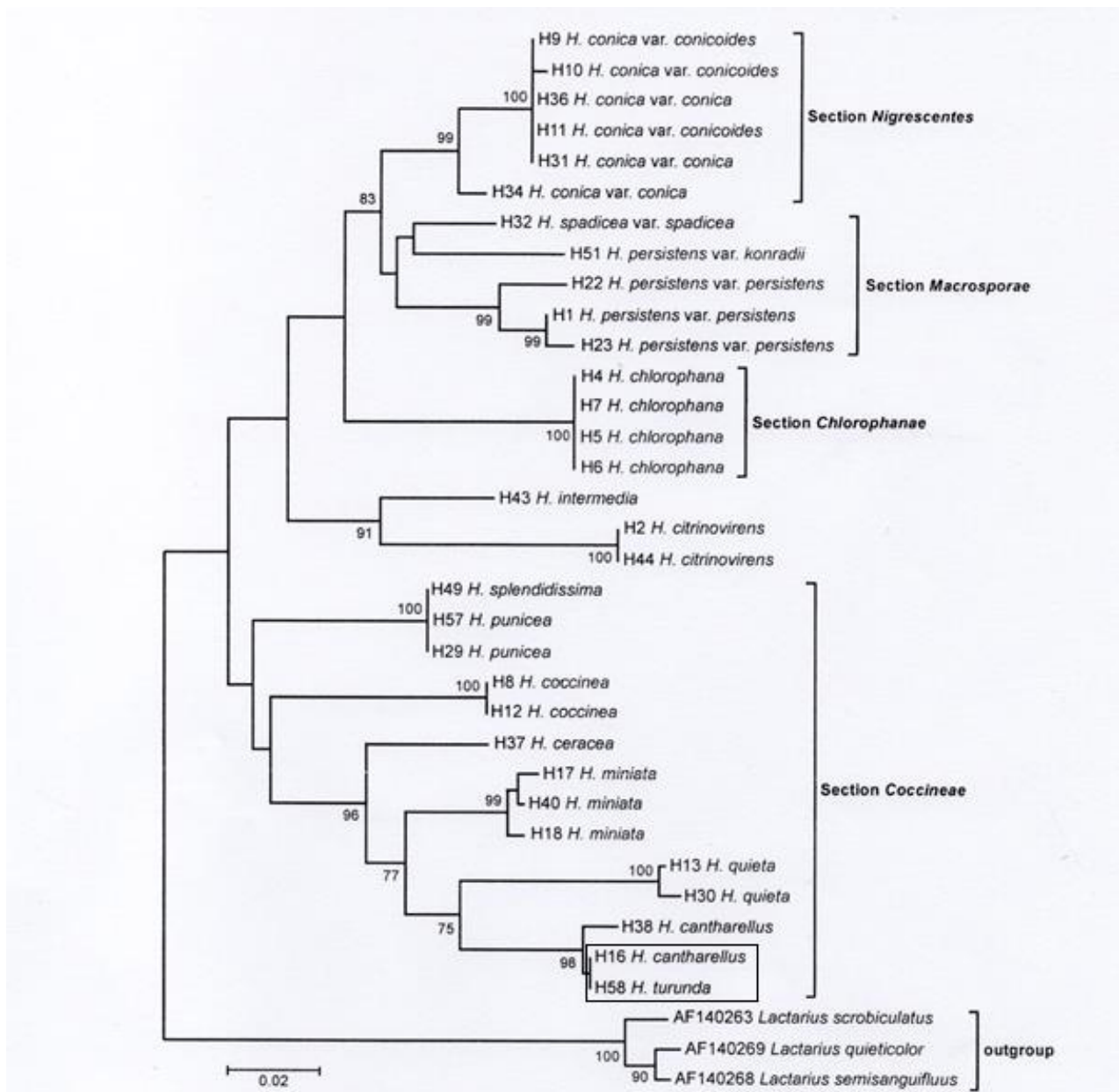
A 4. ábra 35 *Hygrocybe* taxon evolúciós kapcsolatait mutatja. A molekuláris elemzések eredményeinek figyelembe vételével a teljes ITS szekvenciák felhasználásával készített Neighbour-joining filogenetikai fa által bebizonyosodott, hogy a két bekarikázott szekvenciánk a *H. turunda* és a *H. cantharellus* világosan azonos fajba tartozóak. Ezen egy faj intraspecifikus variációinak fotói az 3. tábla két alsó képén láthatók. Míg a *H. turunda* ezidáig kizárólag úszólápon jelent meg hazánkban, addig a *H. cantharellus* már több hazai élőhelyen is fellelhető volt.

A szekvenciák filogenetikai elemzése során többféle phylogram is elkészült (NJ, ML). A filogenetikai fák minden módszerrel ugyanolyan eredményre vezettek; valószínűsíthető, hogy a filofák elágazásai valós elágazások.

Mindezek igazolják, hogy a taxonok tudományos igényű, exakt elkülönítéséhez a hagyományos morfológiai alapú fajmeghatározások sok esetben megerősíthetők, de egyetlen esetben sem nélkülözhetik a fajok molekuláris/filogenetikai alapon történő elkülönítését.

Ezen munkák befejezése azonban még várat magára. Ugyanis ebben a 3 intraspecifikus variáció tisztázását célzó tanulmányban a harmadik kérdéses taxon, a hihetetlenül élénkpiros *H. coccineocrenata* (3. tábla felső képe) molekuláris azonosítása nem volt kivitelezhető. Ennek a taxonnak,- mely a *H. turunda* mellett ezidáig a Kárpát-medencében szintén csak úszólápon jött elő,-

termőtestjeiből hol a DNS kivonása, hol pedig a PCR-ek kivitelezése többszöri próbálkozásunk ellenére sem vezetett eredményre. Mivel a vizsgálatok során herbáriumunkból minden termőtestet felhasználunk, így az elemzés befejezésére az újabb termőtestek megjelenéséig várunk kell. Erre az eltelt 18 év alatt nem került sor; mint ahogy 2001-2002. előtt sem jelezték ezidáig hazánkban ennek a taxonnak a felbukkanását.



4. ábra: A vitatott úszólápi *Hygrocybe* fajok (bekeretezett) azonosítása.



*Hygrocybe coccineocrenata*



*Hygrocybe turunda*



*Hygrocybe cantharellus*

3. tábla: Intraspecifikus variációk az őrségi Fekete-tó úszólápján (Babos et al., 2011)



### 4.3. Hazai úszólápi AM-gomba kolonizációk morfológiai vizsgálatainak eredményei és tárgyalásuk

#### 4.3.1. Az úszólápok vízminőség-vizsgálatának eredményei

A három évszaktól származó, kétféle vízmélységből vett úszólápi vízminták minőségi adatai (4. táblázat) jellegzetes különbségeket tártak fel a három vizsgált úszóláp víztereinek esetében (Zöld-Balogh et al., 2020).

A pH értékek jellegzetes különbségei mutatkoznak meg az acid FEK, a semleges közeli RSD és a lúgosabb VEL között (Zöld-Balogh et al., 2020). Emellett azonban mindhárom élőhely az egyes lápokon belül megmutatkozó azonos tendenciával is jellemezhető: a redukív tőzegvizek pH értékei minden esetben alacsonyabbak, mint a felszíni lápszemekben mért értékek (4. táblázat). Hasonló jelenség volt megfigyelhető Bellamy és Rieley (1967) vizsgálata során, ahol átmeneti lápon a felszíntől függőlegesen lefelé mért pH értékek néhány cm-en belüli gyors eséséről számoltak be.

4. táblázat: A három vizsgált úszóláp vizeinek pH adatai (Zöld-Balogh et al., 2020).

	FEK		RSD		VEL	
	Tőzeg víz	Lápszem víz	Tőzeg víz	Lápszem víz	Tőzeg víz	Lápszem víz
Átlag	3,74	4,50	5,85	6,90	6,62	7,63
Standard error	0,05	0,03	0,04	0,09	0,03	0,07
Minimum	3,34	4,10	5,44	6,11	6,32	7,03
Maximum	4,23	4,83	6,17	8,62	6,95	8,60

Az úszólápi vízmintákat a tőzegvizekből (tőzegmonolitokból kifacsart vizek) és a felszíni lápszemek vizéből gyűjtöttük. Statisztikailag igazolódott, hogy a felszíni lápszem vizekben mért pH értékek ugyanúgy különböznek a tőzegből facsart vizek pH értékeitől ugyanazon úszólápokon belül is, mint a vizsgált három élőhelyen mért értékek között (Fischer LSD test,  $p < 0,001$ ).

#### 4.3.2. Úszólápi AM-gomba kolonizációk morfológiai vizsgálatainak eredményei és tárgyalásuk

##### 4.3.2.1. Az AM-gombák kolonizációjának összegzése

Az M. 2 Melléklet mindhárom vizsgált úszóláp esetében külön-külön táblázatban foglalja össze azok jellemző növényfajaiban feltárt AM-gombák kolonizációs adatait, melyek növényfajonként és évszakonként a 3-3 egyedből vett minták átlagértékeit mutatják (Zöld-Balogh et al., 2020). A táblázatok tartalmazzák még a vizsgált növényfajok F, M, A és V értékeit évszakok szerint megoszlásban a gyökerezési szint feltüntetésével együtt.

A 5. táblázat az úszólápi növényfajok évszakos kolonizációs adatait és a filotípusok évszakos adatait egyaránt összesítve mutatja be. Az összevonást az indokolta, hogy több növényfaj képviselője nem volt fellelhető bizonyos évszakokban a mintavétel idején, így az összevont adatok több információt nyújthatnak adott esetben, mint az elmaradt adatok hiánya (Zöld-Balogh et al., 2020).

A három, összehasonlító vizsgálatokba bevont úszóláp növényei közül a FEK-on vizsgált 16 fajból 9, az RSD elemzett 22 fajból 17, míg a VEL-on gyűjtött 25 fajból 24 növényfaj egyedeinek gyökérzetében mutattuk ki az AM-gombák jelenlétét (5. táblázat, M. 2 Melléklet). Összegezve: három eltérő trofitású úszólápról, összesen 45 úszólápi növényfajból 32 növényfaj egyedeinek gyökerében kimutattuk az AM-gomba szimbionták jelenlétét (Zöld-Balogh et al., 2020).

Míg mindhárom vizsgált úszóláp AM-gombával kolonizált fás szárú növényfajai, a mélyebben gyökerező és a felszínen gyökerező fajok (a II., III. és a IV. gyökerezési szintekből) (1. ábra) az oligotróf FEK-ról származó *Eriophorum angustifolium* (Cyperaceae) valamint az eutróf VEL-i *Calamagrostis canescens* (Poaceae) kivételével mind a kétszikűek közé sorolhatók, addig az összes úszólápalkotó (I. gyökerezési szint) növény egyszikűekhez tartozó. (Zöld-Balogh et al., 2002a,b, 2003, 2020).

Az AM-kolonizáció mintázatának elhelyezkedése jelentős különbséget mutat a vizsgált úszólápok réteges szerkezetű tőzegében (1. ábra) (5. táblázat, M. 2 Melléklet). Míg a mezotróf és az eutróf úszólápi növényeknek mind a négy gyökerezési szintjében egyaránt igazolódott az AM-gomba közösségek jelenléte, addig az oligotróf FEK általunk vizsgált, lápfelszínen gyökerező növényeiben, - az úszóláp IV. gyökerezési szintjében - nem volt kimutatható AM-szimbionták kolonizációja (Zöld-Balogh et al., 2020).

Az oligotróf FEK I. gyökerezési szintjén a *Molinia arundinacea* magasabb kolonizációs értékei is meghatározó szerepet játszhatnak ebben a jelenségben, amit a *Carex echinata* kolonizációjának jelentősebb intenzitása (M%) is erősíthet. A két másik élőhelyen a *Carex* fajok egyedeiben alacsonyabb értékek igazolódtak a kolonizáció elemzések során; hasonlóképpen általánosan alacsony kolonizációs szintet mutattak a FEK-on nem állományalkotó *Typha* és *Phragmites* fajok is (5. táblázat, M. 2 Melléklet) (Zöld-Balogh et al., 2020).

Søndergaard és Laegaard (1977) első leírásainak megjelenése a vízi növényekben élő AM-gombák kolonizációjáról egybeesik a vizes élőhelyeken folytatott AM-kutatások fellendülésének kezdeteivel. Zhouying et al. (2016) összefoglalták vizes élőhelyek 31 különböző típusáról származó AM-gomba kolonizáció adatait, még azokból a fajokból is, melyek korábban nem mikorrhizás fajként kerültek bemutatásra.

Az AM-kutatások tekintetében az úszólápok rendkívül elenyésző adattal szerepeltek ebben a vizes élőhelyek amúgy nagyszámú típusáról, nagyszámú adatot közlő, áttekintő munkában.

Mindössze Stendlund és Charvat (1994) által publikált három úszólápkotó *Typha* faj gyökereiben feltárt igen alacsony (<6%) becsült értékek képviselték az úszólápkokra jellemző AM-gomba-közösségek kolonizációját.

Zhouying et al. (2016) által közölt több mint 300 vizes élőhelyekről származó, AM-szimbiontával élő növényfaj közül mindössze 7 növényfaj AM-gomba kolonizációja került bemutatásra ezen értekezés során is. Ez a 7 faj: *Mentha aquatica*, *Lycopus europaeus*, *Lythrum salicaria*, *Phragmites australis*, *Lysimachia vulgaris*, *Typha angustifolia* és a *T. latifolia*.

A többi 25 úszólápi növényfaj itt bemutatott AM-gomba kolonizációja szintén első ízben került publikálásra az úszólápi ökoszisztéma kategóriában (5. táblázat, M. 2 Melléklet) (Zöld-Balogh et al., 2020).

Mukerji és Mandeep (1998) vizes élőhelyeken az AM-gombák megoszlásának függőleges irányú változásáról számol be, hasonlóan az úszólápkokhoz, tőzeg függőlegesen rétegzett szerkezetének megfelelően.

Az arbuskuláris mikorrhiza-gombák irodalma egymásnak sokszor igen ellentmondó kolonizációs szintekről számol be a vízi ökoszisztémák állományalkotó növényeinek esetében éppúgy, mint a szárazföldi élőhelyeken. Például a Cyperaceae család fajairól korábban úgy számoltak be, mint nem mikorrhizás fajok (pl.: Powell, 1975; habár számos esetben kolonizálnak mutatkoztak (pl. Miller és Bever, 1999; Muthukumar et al., 2004).

Úszólápi elemzéseink során a szóban forgó család képviselője, az *Eriophorum angustifolium* esetében az alacsony kolonizációs szint ellenére mindhárom évszakban igazolódott az AM-gombák jelenléte (Zöld-Balogh et al., 2020). az oligotróf FEK III. gyökerezési szintjében (5. táblázat, M. 2 Melléklet).

Összehasonlítva az úszólápkotó, egyszikű növényfajok AM-gomba kolonizációját az úszólápi kétszikűek kolonizáltságával Cornwell et al. (2001) valamint Weishampel és Bedford (2006) eredményeivel megegyezően az egyszikűekben minden esetben alacsonyabb kolonizációs ráta volt igazolható, mint a kétszikű fajok gyökereiben (5. táblázat, M. 2 Melléklet). A vizsgált úszólápkokon a Cyperaceae család képviselőjével, valamint az egyszikűek, kétszikűek kolonizáltsági arányaival kapcsolatosan publikált jelenségeket előzetes becslési eredményeink is megerősítik.

### **Az AM-kolonizáció láthatóvá tétele az úszólápi növényekben**

Jelen értekezésben bemutatott eredmények megszületésében alapvetően meghatározóak a közölt mintafeldolgozási módszerek, melyek kidolgozását többszöri gyökérminta vétel, főzés, festés és előzetes becslések sorozata is megelőzte (4 évben, évszakonként); ezek eredményeit nem tartalmazza ez a publikáció. Vizsgálataink eredményessége rávilágít az úszólápkok AM kolonizá-

ciós adatait bemutató irodalmi adatok csekély számának okára. Az AM-gomba a gyökerek túlfőzése során elvész, alulfőzés esetén nem festődik. Csak szelektív főzési idő alkalmazása biztosítja az úszólápi minták esetében az AM kolonizáció láthatóvá tételét; a vékony, nagy víztartalmú gyökerek olykor főzés nélkül, egyéb száraz, "vaskosabb" hajszálgyökereket esetenként több órás főzés teszi alkalmassá a festődésre. Utóbbi kivitelezését olykor egy hatékony szintelenítés (rázatás, szintelenítő oldat cseréje) kell, hogy megelőzze, ellenkező esetben az AM-struktúra teljessége nem mérhető fel a pigmentek fedése miatt.

## **O<sub>2</sub> és az úszólápi AM-gomba kolonizáció**

Számos szerző nem tartja a lápi növények számára elérhetőnek a tőzegben az O<sub>2</sub>-t (pl.: Keeley, 1980; Mukerji és Mandeep, 1998). Rydin és Jeglum (2006) szerint a vízzel átitatott tőzeg az oxigén hiánya következtében gátolja a mikorrhiza kialakulását. Ennek következményének tartják a lápi mikorrhizás növényfajok alacsony számát éppúgy, mint a gombák túlnyomó többségének felszíni rétegekben történő túlélését.

Ezen állítások nem igazolódtak az úszólápi vizsgálataink során.

1. Az úszólápi növények gyökereinek AM vizsgálatához a tőzeg szerkezetét követő 4 gyökerezési szintből (1. ábra) vett minták elemzése során a két tápanyagban gazdagabb úszólápnak mind a négy gyökerezési szintjében (az alsó három szint redukív) igazolódtott az AM-gombák kolonizációja, az oligotróf úszólápnak pedig a három alsó gyökerezési szintje (mindhárom redukív közeg) mutatkozott kolonizáltnak (5. táblázat; M. 2 Melléklet).

2. Az oligotróf FEK-on a vastag, acid *Sphagnum*-takaró és a beleágyazódott többi, felszínen gyökerező (I. gyökerezési szint), oxigénnel bőven ellátott növényfajainak vizsgált egyedeiben csak az AM-gombák kolonizációjának hiányát tudtuk megállapítani (5. táblázat, M. 2 Melléklet).

Balogh és Frenyó (1980) tőzeglégzés vizsgálatai bizonyították az eutróf úszólápok felső (IV. gyökerezési szint) rétegének aerob (az úszóláp felső, könnyen leváló része), alatta pedig (I., II., és III. gyökerezési szintek) tőzegrétegeinek redukív jellegét (1. ábra). Ugyanígy jellemezhető a mezotróf úszóláp is, szemben a harmadik, *Sphagnum* borítású oligotróf úszóláp teljességgel (felszínétől az aljáig) redukív közegével.

Ezen értekezés eredményeképpen az úszólápok – nagyjából redukív közegük ellenére - az AM-gombák kolonizációjának jelentős kiterjedésével jellemezhetők. Ennek oka is ismert, többek között Justin és Armstrong (1987) és Blom et al. (1996) beszámolóiból, miszerint a vizes élőhelyek növényei az aerenchima révén képesek oxigént juttatni a redukív közegben kiterjedő gyökerekhez. Egyes, az úszólápokon általunk vizsgált növényfajokban is kimutatták az oxigén szállítását: Metsävainio által (1931) lápi *Eriophorum angustifolium* és *Phragmites australis*; Saarinen (1996) *Carex rostrata* egyedeiben; Rydin és Jeglum (2006) *Peucedanum palustre*, *Molinia*

*caerulea* és *Carex* spp. gyökereiben igazolta az oxigén szállítását- bár ilyen jellegű, úszólápokról származó adatok nem ismertek.

Blom et al. (1996) szerint az aerenchima befolyásolja a mikorrhiza kiterjedését. Brundett (2002) a vizes élőhelyek aerenchimával rendelkező növényeiben nem talált AM-gombát ([www.ffp.csiro.au/research/mycorrhizae/](http://www.ffp.csiro.au/research/mycorrhizae/)). Ezek a levegővel megtelt, nagy, tágas üregekkel jellemezhető növényi szövetek, melyek résztvesznek az úszólápok víz felszínén történő kialakításában és lebegve fenntartásában is, ezáltal szűkebb hely marad az AM-gombák kiterjedésére. Ez is oka lehet az AM-gombák kolonizációjának olykor csak nyomnyi mennyisége az úszólápok I. gyökerezési szintjén az egyszikű, úszólápokotó *Typha*, *Phragmites* és *Carex* nemzetségek fajainak egyedeiben.

Az AM-gombák obligát aerob jellegét igazolja az oligotróf FEK felszínen gyökerező (I. gyökerezési szint) *Sphagnum*-takarójának éppúgy, mint a beleágyazódott többi növényfaj vizsgált egyedeiben az AM-gombák kolonizációjának teljes hiánya (5. táblázat, M. 2 Melléklet). Ugyanis a rendkívül unikális tőzegmohák, tökéletesen alkalmazkodva élőhelyük savanyú, redukív, tápelemhiányos és vízzel borított körülményeihez képesek maguknak megteremteni és fenntartani a redukív közeget, melyben tökéletesen ellenállnak a lebontó folyamatoknak (Clymo és Hayward, 1982. Így az oligotróf úszóláp növényeinek ezen legfelső –elméletileg aerob – gyökerezési szintje nem megfelelő közeg az AM-gombák megtelepedéséhez, ami vizsgálati eredményeinkben is megmutatkozott.

### **P és az úszólápi AM-gombák kolonizációjának dinamikája**

Míg a szárazföldi ökoszisztémákban a **N**, addig a lápokon a **P** és a **K** is limitáló tápelemnek tekinthető a **N** mellett a növények számára (Rydin és Jeglum, 2006).

A vizsgált úszólápokon az AM-gombák kolonizációjának mintázata és dinamikája igen változatos képet mutat. Lápokon végzett vizsgálatait alapján Bohrer et al. (2004) valamint Stenlund és Charvat (1994) úszólápokon szerzett tapasztalataiknak megfelelően úgy tartják, hogy az AM-gombák kolonizációja szezonálisan, a fenológiával, a növények változó **P** igényeivel kapcsolatban változik.

Stefanovits (1963) megállapítása szerint a lápokon egyidejűleg egy általános **P** gazdagság (a tőzeg raktározó kapacitása miatt), ugyanakkor a **P** nehéz elérhetősége miatt annak hiánya is megmutatkozik. Stefanovits (1963) valamint Boström et al. (1982) egyaránt rámutattak arra, hogy a **P** mobilizációja és felvehetősége számos környezeti tényező függvénye, mint pl.: a redox potenciál, a hőmérséklet és a pH.

Lukas és Davis (1961) igazolták, hogy szerves talajokban a növények számára a **P** elérhetősége 4,5 pH alatt csökken, 5 - 6,5 pH körül optimális, ennél magasabb pH értékeknél ismét csökken. Stefanovits (1981) megerősíti a semleges körüli pH érték kedvező hatását a növények

táplálékfelvételére és a talaj mikroorganizmusainak élettevékenységére. Következésképpen: a növény gyökerei számára a lúpvízből a  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  és a  $\text{HPO}_4$  felvehetősége a pH – tól függ. Kellogg és Bridgham (2003) szerint a pH jobban meghatározza a felvehető **P** mennyiségét, mint annak teljes mennyisége.

Az **A** – ok jelentős helyszínei a **P** felvételnek, melyeket Cantlemo és Ehrenfeld (1999) ritkán előforduló AM elemeknek tartanak a hidrofítákban. Mennyiségük az általunk vizsgált úszólápi növényekben változó; olykor rendkívül magas, míg máskor elenyésző (5. táblázat, M. 2 Melléklet).

Az úszólápi I. gyökerezési szint növényeiben fordított arány mutatkozott a pH és az **A** – ok száma között. A három vizsgált úszóláp közül a mezotróf úszólápot alkotó növények gyökerei voltak átítatva a leginkább semleges körüli a pH - jú (3. táblázat) lúpvízzel a tőzegben; ezek jellemezhetők a legalacsonyabb **A** számmal (5. táblázat, M. 2 Melléklet). Az **A** – ok legmagasabb száma az acid tőzegvízű, oligotróf úszólápon mutatkozott, míg a közepes **A** szám a lúgosabb, eutróf úszóláp becslési értékeiben volt tapasztalható (Zöld-Balogh et al., 2020).

5. táblázat: Úszólápi AM-gombák kolonizációs paramétereit és filotípusait (Zöld-Balogh et al., 2020).

Gyűjtő-hely	Gyökerezési szint	Növény-fajok	Évszak	Filo-típusok	Mikorrhiza kolonizációs adatok			
					F%	M%	A%	V%
RSD	I.	<i>Carex acutiformis</i>	<i>t, ő</i>		16,1±3,9	1,8±0,8	0	0
		<i>Carex pseudocyperus</i>	<i>t, ny, ő</i>		66,7±5,3	7,4±1,4	0,6±0,1	0
		<i>Phragmites australis</i>	<i>t, ny, ő</i>		36,6±11,4	1,2±0,4	0	2,2±1,8
		<i>Typha angustifolia</i>	<i>t, ny, ő</i>		18,5±2,6	0,3±0,1	0	0
		<i>Typha latifolia</i>	<i>t, ny, ő</i>		33,7±4,3	1,1±0,4	0	0
II.		<i>Frangula alnus</i>	<i>t, ny, ő</i>	A-I./VI.	97,0±1,2	62,6±4,0	30,2±6,3	14,6±4,8
		<i>Rubus caesius</i>	<i>ny</i>		94,4±4,0	50,8±5,9	24,6±3,6	15,5±6,5
		<i>Salix cinerea</i>	<i>t, ny, ő</i>	A-VI.	49,5±10,2	12,7±7,0	5,8±3,3	5,5±1,9
III.		<i>Eupatorium cannabinum</i>	<i>t</i>	A-I. B-II.	84,4±1,1	38,8±2,2	12,9±2,6	13,8±3,7
		<i>Lycopus europaeus</i>	<i>t</i>	A-I.	87,7±2,2	47,7±9,0	35,2±9,5	13,2±5,0
		<i>Lysimachia vulgaris</i>	<i>t, ny, ő</i>		87,4±4,2	36,4±4,7	19,9±3,6	7,5±3,2
		<i>Lythrum salicaria</i>	<i>ny</i>		92,2±4,0	23,4±0,7	11,8±3,3	4,8±1,1
		<i>Solanum dulcamara</i>	<i>t</i>	A-I./VIII. B-II.	92,3±3,9	53,8±5,2	25,76±3,9	8,1±2,9
		<i>Thelypteris palustris</i>	<i>t, ny, ő</i>		0	0	0	0
IV.		<i>Epilobium palustre</i>	<i>ny</i>		71,1±4,0	10,6±2,1	0,1±0,1	0,2±0,1
		<i>Galium palustre</i>	<i>t, ő</i>	A-I. B-II.	72,3±5,7	26,7±7,2	30,9±13,7	7,6±3,8
		<i>Mentha aquatica</i>	<i>t</i>	A-VI.	71,7±2,8	37,4±9,4	23,1±9,8	10,4±2,0
		<i>Sphagnum squarrosum</i>	<i>t, ny, ő</i>		0	0	0	0
		<i>Sphagnum teres</i>	<i>t, ny, ő</i>		0	0	0	0
		<i>Sphagnum fimbriatum</i>	<i>t, ny, ő</i>		0	0	0	0
		<i>Pellia endiviaefolia</i>	<i>t, ny, ő</i>		0	0	0	0
		<i>Valeriana dioica</i>	<i>t, ny, ő</i>	A-I.	78,1±6,5	41,7±8,7	29,4±9,0	8,3±9,0
VEL	I.	<i>Carex acutiformis</i>	<i>ny</i>		93,3±5,0	25,8±14,2	0,9±0,5	0,2±0,1

Gyűjtő-hely	Gyökerezési szint	Növény-fajok	Évszak	Filo-típusok	Mikorrhiza kolonizációs adatok			
					F%	M%	A%	V%
		<i>Carex appropinquata</i>	<i>t, ny, ő</i>		64,4±7,2	16,0±5,3	2,9±1,9	4,1±2,1
		<i>Carex pseudocyperus</i>	<i>t</i>		44,4±21,6	11,6±8,5	4,3±2,5	3,9±3,8
		<i>Carex riparia</i>	<i>ő</i>		28,8±20,5	4,0±3,4	1,1±1,1	0
		<i>Phragmites australis</i>	<i>t, ny, ő</i>		72,2±9,9	7,5±2,6	1,1±0,5	2,7±1,7
		<i>Typha angustifolia</i>	<i>t, ny</i>		44,4±13,1	2,4±1,1	0	0,4±0,3
II.		<i>Frangula alnus</i>	<i>t, ny, ő</i>		77,0±2,0	35,6±4,2	11,5±2,7	6,6±1,5
		<i>S. cinerea</i>	<i>t, ny, ő</i>	A-I. B-I.	66,5±10,0	20,5±4,8	2,2±1,2	1,7±0,7
III.		<i>Calamagrostis canescens</i>	<i>ő</i>		27,7±8,0	2,7±0,9	0	0,2±0,1
		<i>Cirsium palustre</i>	<i>ny</i>		98,8±1,1	81,5±3,4	44,5±21,1	20,8±7,6
		<i>Eupatorium cannabinum</i>	<i>t, ny, ő</i>	A-I. C-II.	88,8±3,2	37,8±6,1	19,4±5,5	8,0±2,7
		<i>Lycopus europaeus</i>	<i>t, ny, ő</i>	A-I.	89,9±3,0	54,5±6,0	28,1±7,0	14,9±5,2
		<i>Lysimachia vulgaris</i>	<i>t, ny, ő</i>	A-III./IX. B-I./IV. C-II.	95,5±2,2	35,7±6,0	12,8±3,0	1,8±0,7
		<i>Rumex hydro-lapathum</i>	<i>ny</i>		88,8±5,8	66,3±14,9	26,3±9,2	5,7±1,6
		<i>Solanum dulcamara</i>	<i>ny, ő</i>	A-VII.A- VIII. C-II.	87,7±5,4	52,5±7,2	26,2±6,9	8,2±1,6
		<i>Sium latifolium</i>	<i>t</i>		84,4±1,1	29,7±2,6	14,8±1,5	2,8±0,8
		<i>Sonchus oleraceus</i>	<i>t, ny</i>		89,4±4,0	45,5±9,1	13,8±4,0	15,8±4,1
		<i>Stachys palustris</i>	<i>t, ny, ő</i>		93,3±2,7	67,6±8,0	33,7±7,5	33,7±6,1
		<i>Thelypteris palustris</i>	<i>t, ny, ő</i>		0	0	0	0
		<i>Urtica kioviensis</i>	<i>t</i>		40,0±9,6	3,0±1,3	0,1±0,1	0,3±0
IV.		<i>Calistegia sepium</i>	<i>t, ny</i>		99,4±0,5	72,1±6,5	44,8±9,6	42,4±6,0
		<i>Galium palustre</i>	<i>ő</i>	A-I.	90,0±5,0	38,4±3,8	21,3±5,2	0,9±0,3



Gyűjtő- hely	Gyökere- zési szint	Növény- fajok	Év- szak	Filo- típusok	Mikorrhiza kolonizációs adatok			
					F%	M%	A%	V%
		<i>Mentha aquatica</i>	<i>t, ny, ő</i>	A-I. A-III. A-VIII. B-III.	95,1±2,0	69,0±5,5	40,9±6,7	34,0±7,3
		<i>Scutellaria galericulata</i>	<i>t</i>		81,1±5,5	42,2±7	22,2±5,9	8,2±1,3
		<i>Valeriana dioica</i>	<i>t, ny, ő</i>	A-I.	97,7±0,9	78,0±4,0	70,7±6,3	28,2±6,7
FEK	I.	<i>Carex echinata</i>	<i>t, ny, ő</i>	A-II.	59,4±8,9	21,6±5,8	7,7±2,8	0,7±0,2
		<i>Molinia arundinacea</i>	<i>t, ny, ő</i>	A-II.	89,2±3,9	36,1±4,5	18,8±3,1	3,1±1,3
	II.	<i>Frangula alnus</i>	<i>t, ny, ő</i>	A-IV.	88,8±3,2	70,2±5,7	65,3±6,8	9,3±2,2
		<i>Populus sp.</i>	<i>t, ny, ő</i>		0	0	0	0
		<i>Salix aurita</i>	<i>t, ny, ő</i>	C-I.	22,9±6,0	0,9±0,3	0	0
		<i>Salix cinerea</i>	<i>t, ny, ő</i>	C-I.	32,1±7,9	3,1±1,0	1,8±0,5	1,8±0,7
	III.	<i>Eriophorum angustifolium</i>	<i>t, ny, ő</i>	A-IV.	31,4±4,6	3,8±1,2	0	0,1±0,1
		<i>Lysimachia vulgaris</i>	<i>t, ny, ő</i>	A-IV. C-I.	87,7±3,9	40,6±6,3	33,1±7,4	1,2±0,5
		<i>Lythrum salicaria</i>	<i>ny</i>		73,3±1,9	13,3±4,4	0,7±0,2	0,2±0,1
		<i>Peucedanum palustre</i>	<i>t, ny, ő</i>	A-IV./V. C-I.	86,6±2,4	57,0±5,4	47,2±6,6	19,4±8,0
	IV.	<i>Drosera rotundifolia</i>	<i>t, ny, ő</i>		0	0	0	0
		<i>Menyanthes trifoliata</i>	<i>t, ny, ő</i>		0	0	0	0
		<i>Polytrichum commune</i>	<i>t, ny, ő</i>		0	0	0	0
		<i>Sphagnum subsecundum</i>	<i>t, ny, ő</i>		0	0	0	0
		<i>Sphagnum recurvum</i>	<i>t, ny, ő</i>		0	0	0	0
		<i>Sphagnum palustre</i>	<i>t, ny, ő</i>		0	0	0	0

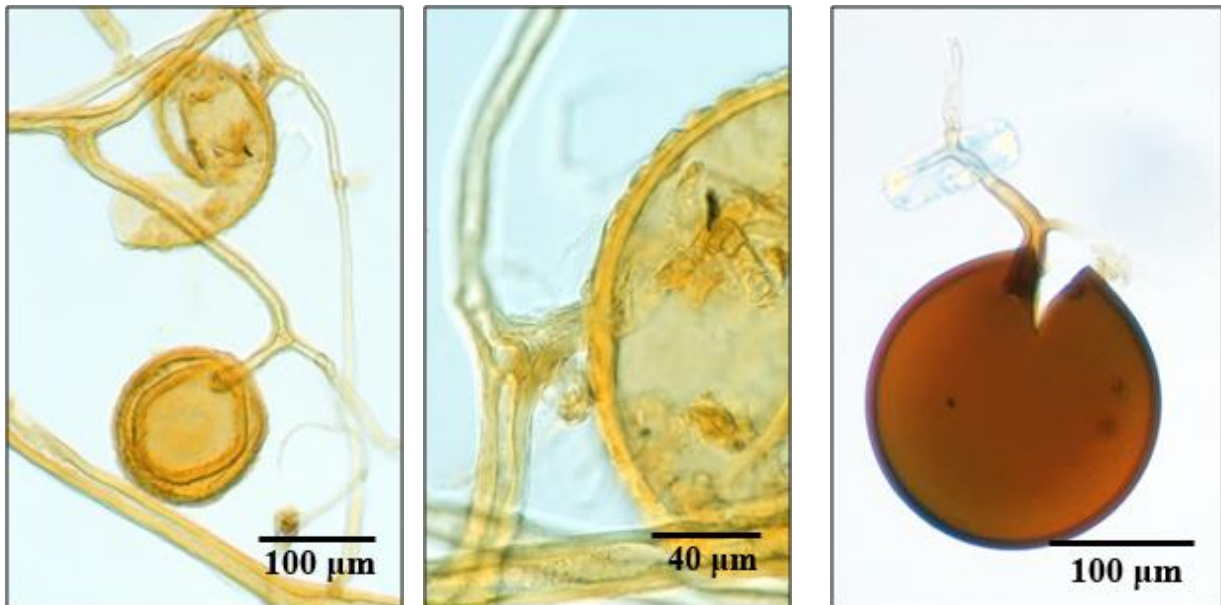
A három vizsgált úszóláp AM-gombáinak adatai az élőhelyek, a növények gyökerezési szintjei és a gazdanövény fajok szerint kerültek csoportosításra. Az évszakos előfordulás jelölése: t = tavasz, ny = nyár, ő = ősz. Az évszakos kolonizációs adatok összevonásra kerültek; 3, 6 vagy 9 növény adatai, évszakos jelenlétük függvényében; (mintavétel: évszak/3-3 egyed/növényfaj). A kolonizációs adatok az átlag és standard error értékeket is magukba foglalják. A molekuláris elemzés során is 3-3 egyesített, párhuzamos minta gyökereiből történt a DNS kivonása. A filocsoportok szintén három évszak egyesített adatait mutatják. (Zöld-Balogh et al., 2002a, 2002b, 2003, 2020)

#### 4.3.3. Az AM-kolonizáció fényképfelvételeken

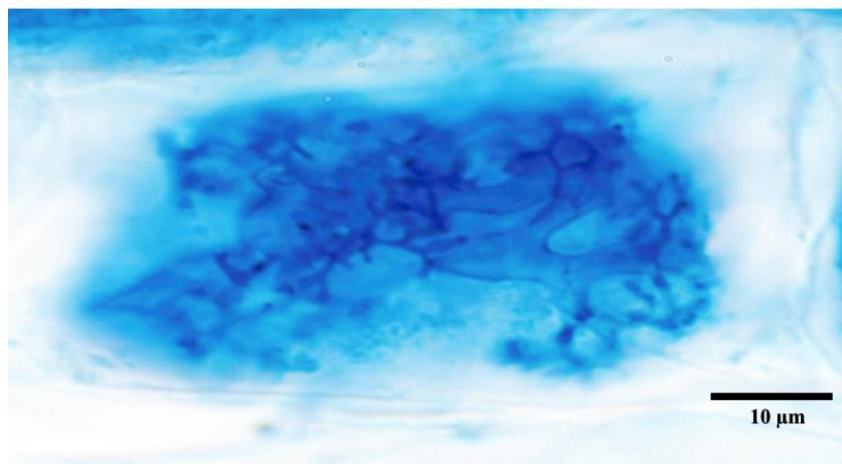
A három vizsgált úszólápon a gyökerek kolonizációjának mikroszkópos becslési és matematikai módszeres értékelése mellett képfelvételek formájában is rögzítettük eredményeinket (Zöld-Balogh et al., 2020). Az úszólápi AM-struktúráját és jellegzetes elemeit: a gombaspórákat, az extraradikális hifákat, az **A**-ot az 1. táblán mutatjuk be. Az AM-gombák két fenotípusának – *Paris* és *Arum* – a *Frangula alnus* valamint a *Lysimachia vulgaris* szerkezetében megmutatkozó különbségei a 2. táblán kerültek megörökítésre, mégpedig három féle felbontásban.

A *Frangula alnus Paris* típusú (2. tábla: A1, A2, A3) kolonizációjában a hifák intracellulárisan haladva **A**-okat, **V**-okat és nagyszámú hifahurkot is képeznek. A *Lysimachia vulgaris*ban látható *Arum* típusú kolonizációban (2. tábla: B1, B2, B3) az AM-gomba hifái intercellulárisan futnak; az **A**-ok és **V**-ok a sejtekbe hatoló oldalsó elágazásaikon képződnek (Smith és Smith, 1997).

A nyári, erősen kolonizált gyökerekről készült féltartós preparátumokról (2. tábla: A3 és B3) és a félvékony metszetekről (2. tábla: A2 és B2) készített fénymikroszkópos felvételeket kiegészítik az őszi, degradáltabb struktúrát bemutató, ultravékony metszetekről készített elektronmikroszkópos felvételek (2. tábla: A1 és B1).



Úszólápi AM-gombák spórái és hifái

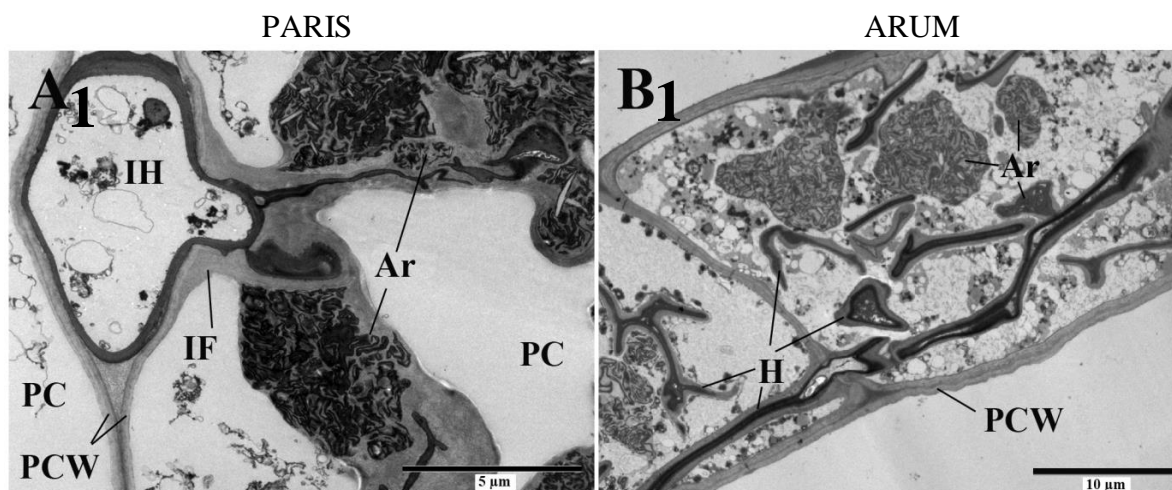


Arbuszkulum

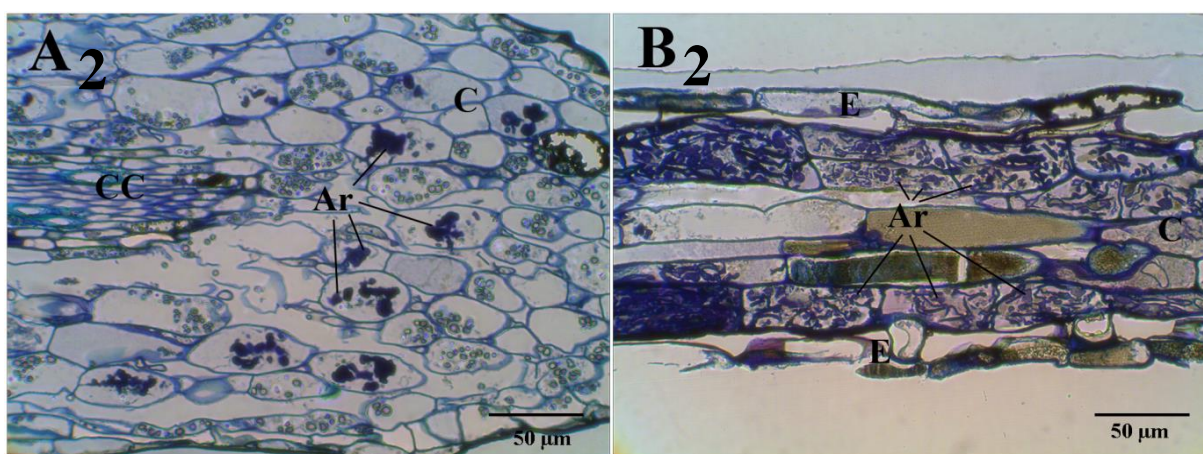


Extraradikális hifák spórával

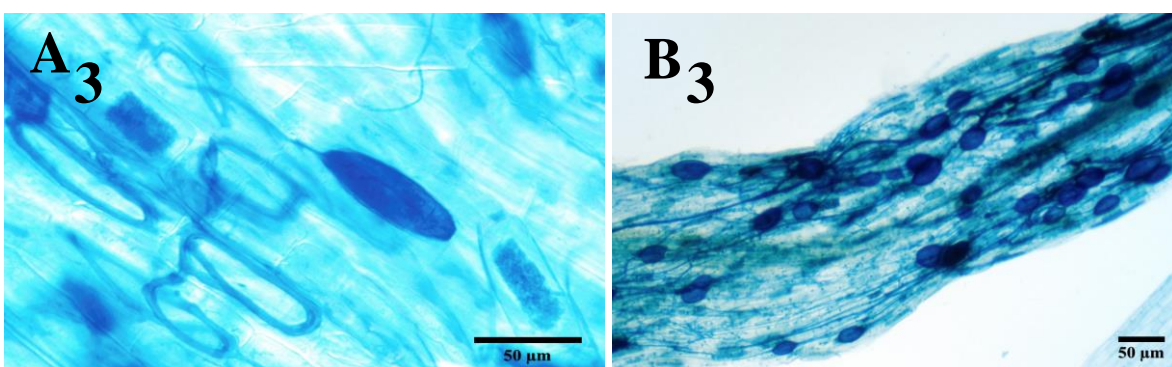
4. tábla: Az AM - gombák formakincse (Zöld-Balogh et al., 2020)



Ultravékony metszetek



Félvékony metszetek



Féltartós preparátumok

*Frangula alnus**Lysimachia vulgaris*

5. tábla: Az AM-gombák fenotípusai: *Paris* (A) és *Arum* (B) különböző felbontásban és háromféle metszetben (Zöld-Balogh et al., 2020).

## 4.4. Úszólápi AM-gombák molekuláris taxonómiai vizsgálatainak eredményei és tárgyalásuk

### 4.4.1. Molekuláris vizsgálatok eredményei

Jelen tanulmány elsőként mutatja be mérsékelt éghajlati övbeli úszólápok 3 fő típusán molekuláris módszerekkel feltárt AM-gombák diverzitását (Zöld-Balogh et al., 2020).

Összesen 77 DNS mintát izoláltunk a három vizsgált úszóláp 8-8 növényfajának egyedeiből (4. és 10. táblázat) (Zöld-Balogh et al., 2020).

A gyökérminták molekuláris elemzés során 7 speciálisan, AM-gombák kimutatását szolgáló primer (GLOM1310, LETC1677, ACAU1661, PARA1313, ARCH1311A, ARCH1311B és GIGA1313) lett kipróbálva, közülük az ACAU1661, a LETC1677 és a GLOM1310 bizonyult sikeresnek az ITS4i-vel kombinálva.

A Glomeromycota-klónok elemzése során az utóbb említett 3 AM specifikus primer és az ITS4i együttesének általános eredményességi rátája 64% (148 PCR termékre nézve), melynek 21%-a, azaz 31 PCR termékéből származott Glomeromycota-törzsbe tartozó klón.

Az RFLP mintázat elemzése a FEK 9 mintájából 65 pozitív klónt, az RSD 10 mintájából 56, míg a VEL- ról származó 12 mintából 98 pozitív klónt igazolt.

Mindhárom úszólápról egyaránt 8-8 növényfajban, összesen 15 eltérő szekvencia filotípust sikerült azonosítani, melyek közül 9 filotípus a Glomeraceae, 4 a Entrophosporaceae, 2 pedig az Acaulosporaceae családhoz tartozónak bizonyult (5. és 10. táblázat).

A három úszóláp közül a VEL jellemezhető a legváltozatosabb és legtöbb, számszerint 9 filotípussal, melyek közül kettő az RSD-on egyaránt megtalálható volt. Az RSD-hez hasonlóan a FEK-on is 4 filotípus került kimutatásra. A négy FEK-i filotípus kizárólag csak az oligotróf FEK úszólápjára jellemzők (5. és 10. táblázat).

Az **A-I.** filotípus hiánya is tükrözi az oligotróf FEK elkülönülését, mely filotípus a legelterjedtebbnek bizonyult a mezotróf és az eutróf úszólápokon: az összes 219 klónból 71 klón révén. Habár a három vizsgált élőhely úszólápkötő növényeinek I. gyökerezési szintjei közül csak az oligotróf úszóláp ezen rétegéből sikerült izolálni AM-gombák szekvenciáit, mely úszóláp felszínen gyökerező növényeinek IV. szintjében ugyanakkor az AM-gombáknak csak a teljes hiányát tudtuk megállapítani (5. táblázat).

A Entrophosporaceae és Acaulosporaceae családokba tartozó filotípusok megoszlása az élőhelyek között arányosnak mondható, amint ezt az elsőként említett AM-gomba család képviselőinek FEK-i, az utóbbinak RSD-beli hiánya is alátámasztja.

Mindhárom vizsgált úszólápi növénytársulás esetében a *Lysimachia vulgaris* egyedei jellemezhetők az AM-gombák legmagasabb fokú kolonizációjával, úgyszintén a kinyert filotípusok legmagasabb számával (5. és 10. táblázat) annak ellenére, hogy a mezotróf úszólápon

élő *L. vulgaris* egyedekből nem sikerült AM-gomba szekvenciákat kinyerni. Ezt követi a *Solanum dulcamara* és a *Mentha aquatica*, melyek szintén jelentős számú filotípusnak „otthont nyújtó” gazdanövénynek bizonyultak – annak ellenére, hogy nem alkotóelemei az oligotróf élőhely növénytársulásának.

Zhouying et al. (2016) publikációja 31 vizes élőhelytípus több mint 300 növényfajában élő AM-gomba szimbionta jelenlétéről szolgáltat információt, de AM-gombák közösségét feltáró filogenetikai analízis eredményeiről csak 27 növényfaj esetében.

Ezen adatokhoz kiegészítőként kapcsolódik jelen tanulmány 14 úszólápi növényfaj egyedeiből származó 77 DNS izolátuma, mely molekuláris adatok első ízben kerültek publikálásra a wetland/úszóláp molekuláris ökológia témakörében (5. táblázat, 10. táblázat) (Zöld-Balogh et al., 2020).

A fentebb említett vizes élőhelyekről származó 27 növényfaj filogenetikai adatai közül csak a *Phragmites australis*-ből származó molekuláris adat (Glomus, Diversisporaceae) érint bennünket, annak ellenére, hogy tanulmányunk nem tud felmutatni ezen úszólápkötő, I. gyökerezési szinten élő növényfajra jellemző molekuláris adatot. Pedig a *Phragmites australis* a vizsgált, két tápanyagban gazdagabb úszólápon is lápkötőként szerepel.

#### 4.4.2. Úszólápi AM-gombák filogenetikai vizsgálatának eredményei és tárgyalásuk

##### A filogenetikai fák elemzése

A molekuláris elemzések eredményeinek, az ITS szekvenciáknak a felhasználásával filogenetikai fákat készítettünk: a 18S- ITS2 alapon GLOM primerekkel, az 5,8S –ITS2 alapon ACAU és LETC primerekkel nyert szekvenciák vizsgálatához (Zöld-Balogh et al., 2020).

Az adatbázisban az azonosításhoz szükséges leghasonlóbb szekvenciák a következő taxonokhoz tartoznak (10. táblázat): *Rhizoglosum*, *Septoglosum* és *Sclerocystis* nemzetségek, *Dominkia aurea* (GLOM primer), *Acaulospora koskei*, *A. delicata* és *A. mellea* csoport (ACAU primer) és a *Claroideoglosum claroideum* (LETC) (Zöld-Balogh et al., 2020).

Glomeraceae: az **A-I.** globális filotípus (*Rhizoglosum intraradices/fasciculatum* csoport); megegyezett a GLOM A-1 (Hijri et al., 2006) filotípussal; az eutróf és a mezotróf úszólápon a leggyakoribb filotípus; a legkülönbözőbb élőhelyeken (Hijri et al., 2006; Sýkorová et al., 2007a, b; Appoloni et al., 2008; Galván et al., 2009) globálisnak tartott elterjedésük ellenére az oligotróf lápon nem találtuk (M. 7 és M. 8 Mellékletek).

Felvetődik, hogy az alacsony pH (4. táblázat) állhat-e esetleg a *F. mosseae* csoport FEK-i távolmaradása mögött, de egy, a Yellowstone Nemzeti Parkból származó adat megválaszolja ezt a kérdést.

A nemzeti park *Dichantelium lanuginosum* (Poaceae) példányainak gyökeréből kimutatták a *F. mosseae* csoport képviselőjét. Ez a hőrezisztens növényfaj a gejzírmező legmelegebb területén

(a talaj hőmérséklete eléri az 57°C-ot) él, ahol a talaj pH-t 3,4-4,8 közötti értékek jellemzik (Appoloni et al., 2008).

**A-II. filotípusba** sorolható szekvenciák csak az oligotróf FEK I. gyökerezési szintjének úszólápkotó növényeiből lettek kimutatva. Ezen tanulmány **A-II.** filotípusához legjobban hasonlító szekvencia a datolyapálmából származó, GLOM A-34 filotípusba tartozó GQ406118 (Al-Yahya'ei et al., 2011), mely feltételezhetően Dél-Arábia egyik AM-gomba specialistája. Az **A-II.** filotípushoz még szintén közeli, hasonló, afrikai szekvenciák az AY856456 *Glomus* sp. és a AY350311 namíbiai (Poaceae).

Az **A-II** filotípusának 18S-ITS2 elemzése során az ITS2 törzsfán mintáinkhoz a JN195140 szekvencia mutatkozott leghasonlóbbnak, melyet egy mexikói bioszféra rezervátum szemiárid völgyében (380 mm/év a csapadék mennyisége, 21°C az évi középhőmérséklet), félsivatagi, kaktuszos cserjés, alacsony P tartalmú (2-19 mg/kg) talajában élő növényfaj gyökeréből izoláltak (Montesinos-Navarro et al., 2012).

**A-III.** filotípusunk csak az eutróf VEL-ről származó szekvenciái a GLOM A-25 (*Rhizoglossum proliferum*), svájci magashegyi rétek (pH=6,6; alacsony P-tartalom: 9 ng/g) növényeiből kinyert filotípushoz hasonlítanak a legjobban (Sýkorová et al., 2007b).

**A-IV.** és **A-V.** filotípusok csak az oligotróf FEK-ről kerültek elő.

Az **A-IV.** filotípusba csak a FEK-ről származó szekvenciák tartoznak. Az ITS2 filofa elemzése nagyfokú azonosságot igazol egy csapadékos éghajlatú, erősen lelegettetett, chilei füves térség szekvenciájával (KC222880), (Montero Sommerfeld et al., 2013) míg a 18S alapú elemzés az AM942475 szekvencia révén a Yellowstone Nemzeti Park A-27 filotípusát mutatja a leghasonlóbbnak. Ez a szekvencia a hő-rezisztens *Dichanthelium lanuginosum* gyökereiből származik, melyek a nemzeti park legmelegebb geotermális térségéből kerültek begyűjtésre (Appoloni et al., 2008). A gejzír mezőn a 3,4-4,8 pH értéket mutató talaj állandó hőmérséklete 31-42°C közötti, de 57°C-ra is felmelegszik. Ez *Glomus coremioides*.

Az **A-V.** filotípus négy FEK – ről származó szekvenciája közül a 18S filofán megjelenő a legjobban a GLOM A-14 (*Rhizoglossum proliferum*) filotípushoz hasonlít, melyek szekvenciáit Sýkorová et al. (2007b) nyerték ki svájci magashegyek réti (talaj pH=6,6; alacsony P tartalom: 9 ng/g) növényeinek (AM384972: *Polygala vulgaris* és AM384912: *Gentiana verna*) gyökereiből. Az ITS2 filofán az **A-V.** filotípus szekvenciái nagyfokú hasonlóságot mutatnak egy skót, savanyú, tőzeges talajú felföldről, *Salix herbacea* egyedek mellől, gyökérből származó szekvenciával: FR772329 GenBank növényfaj (Krüger et al., 2011).

Az **A-VI.** filotípus csak a mezotróf RSD-ről származó nyolc szekvenciája megfelel a *Dominikia aurea*-nak (AJ871991: *Glomus aureum*), mely gyakran előfordul Európa füves térségeinek

változatos talajtípusaiban (Oehl et al., 2005). Ez a filotípus, mint Yellowstone nemzeti parki geotermális talajból kinyert szekvenciák GLOM A-11 filotípusa megtalálható Appoloni, et al., (2008) közlésében is. Az **A-VII.** filotípushoz legjobban hasonlító egyik referencia szekvencia AY285896 – 18S alapon) namíbiai szemiárid régióból származik (Uhlmann et al., 2006), az ITS2 filofa alapján leghasonlóbb egy mexikói szekvencia: a JN195701, mely az **A-II.** filotípusnál említett másik mexikói szekvenciához hasonló körülmények közötti Montesinos-Navarro et al., (2012) gyűjtésében is megtalálható.

Az **A-VIII.** filotípus alapvetően a *Septoglomus constrictum* homológja (AM743190), mely egyike a leggyakrabban megtalált AM-gombáknak. A 18S filofán szekvenciáinkhoz leghasonlóbbnak mutatkozik az EF393609 valamint AM384926 (*Gentiana verna*) a GLOM A-15 filotípusából Sýkorová et al. (2007b) svájci alpesi rétről származó szekvenciája. Az ITS2 fán a KF060320 *Septoglomus jasnowskae*-hez hasonló két szekvenciánkon kívül a többi nagyon hasonló a *Septoglomus constrictum*-hoz (AJ872068), valamint a AM495126 (*Origanum vulgare*, Lamiaceae) szekvencia révén Sýkorová et al. (2007a) GLOM A-15 filotípusához. (Utóbbi filotípusba tartozó szekvencia francia dombvidék fajgazdag, füves térségében gyűjtött növények gyökeréből származik, ahol a talaj pH=7,4; P=12 ng/g).

Az **A-IX. filotípus** csak egyetlen szekvenciát jelent az ITS2 fán, mely úgy tűnik, hogy **nem rendelhető leghasonlóbb szekvenciához.**

A **B-I.** filotípus (5. ábra) hasonló Sýkorová et al. (2007a,b) által elemzett B-5 filotípushoz.

Az úszólápi **B-II.** filotípus nagyfokú hasonlóságot mutat Qinghai-Tibeti Fennsík magashegyi réjtjének ökoszisztémájában kimutatott Yang et al. (2013) B-II. filotípusával.

A többi, szintén ebbe a csoportba tartozó szekvencia hasonló a *Claroideoglomus claroideum*hoz, éppúgy, mint a Sýkorová et al., (2007a,b) által elemzett **B-4** filotípushoz.

A **B-III.** filotípust külön filotípusként írtuk le a törzsfán látható elkülönése miatt, bár ezt a bootstrap elemzés nem erősítette meg.

A **C-I.** filotípus szekvenciái (6. ábra) többféle gazdanövényből és gyökerezési mélységből csak az oligotróf FEK-ről kerültek elő. Leghasonlóbbnak az *Acaulospora koskei*hez mutatkoztak, mely először morfológiai alapon lett meghatározva. Błaszkowski (1995) írta le, *Ammophila arenaria* rizoszférájában kolonizáló gomba spórájából, mely lengyel tengerparti, nedves homokdűne szárazabb üregéből került elő. Ez a spórkészlet később több, Földünk legkülönbözőbb élőhelyeiről izolált spórával egészült ki (Błaszkowski, 2012).

Viszont molekuláris eredmények alapján ezt a **C-I.** filotípust kizárólag egyféle élőhelyről mutatták ki; alacsony oldott P tartalmú, norvég édesvízű tavakból, vízi makrofitákból: *Littorella uniflora* (Baar et al., 2011) és *Lobelia dortmanna* (Kohout et al., 2012) egyedeiből.



A **C-II.** filotípust csak egyetlen eutróf helyről izolálták. Ez többek között hasonlított az Appoloni et al. (2008) által, geotermális talajból azonosított Acau 6 filotípushoz, mely mint *Acaulospora morrowiae* került meghatározásra és a C-I. – hez hasonlóan norvég édesvízi tóból (Baar et al., 2011) szintén előkerült

A 15 azonosított úszólápi filotípus számbelileg hasonlóan mutatkozik olyan tanulmányok során kinyert filotípusok számához, ahol a feltáró folyamatok a mi vizsgálatainkhoz hasonlóképpen zajlottak (Sýkorová et al., 2007a, b; Appoloni et al., 2008; Al-Yahya'ei et al., 2011). Ezenkívül úgy tűnik, hogy ezekben a filotípus számokban a vizsgálatban résztvevő növényfajok magas száma éppúgy tükröződik, mint a szóbanforgó élőhelyekre egyaránt jellemző viszonylagos fajszegénység. A felsorolt szerzők (említés sorrendjében) a következő élőhelytípusok növényfajaiban elemezték az AM-gombaközösségek diverzitását: svájci magashegyi rétek; Yellowstone Nemzeti Park gejzír környéki, olykor forró terület; valamint Dél-Arábia trópusi sivatagi éghajlatú, datolyapálma ültetvénye.

Az ubiquista, generalista, vizes élőhelyekre egyaránt jellemző *Funneliformis mosseae* csoport képviselői (Öpik et al., 2006) nem kerültek elő a három úszólápról.

Zhouying et al. (2016) a Glomeromycota törzs képviselőinek 31 vizes élőhely típusról származó kolonizációs információit összefoglaló tanulmányukban a vizes élőhelyek vízzel átitatott területeiről származó filotípusok molekuláris diverzitását leginkább a magashegyi filotípusokéhoz tartják hasonlóknak.

Ezen tanulmány szekvenciáikhoz legjobban hasonlító morfotípusok illetve referenciák szekvenciái, melyek az úszóláporól előkerült szekvenciák filofájának megalkotásakor felhasználásra kerültek meglehetősen különbözőek; abban viszont megegyeznek, hogy többnyire szélsőséges környezeti hatásoktól érintett élőhelyekről származnak.

Előbbieket összegezve megállapíthatjuk, hogy az úszólápi AM-gombák filotípusainak diverzitása a magashegyi rétek mellett egyéb extrém környezeti feltételekkel rendelkező élőhelyek diverzitásával is hasonlóan mutatkozott (Zöld-Balogh et al., 2020).

M. 7 Melléklet: Úszólápi AM-gombák filotípusainak (Glomeraceae) filogenetikai fája 18S rDNS alapú szekvenciáik alapján (Zöld-Balogh et al., 2020).

A filogenetikai fa ML eljárással készült *Scutellospora calospora* (NCBI azonosító: AJ306446) szekvenciából gyökereztetve. Az ágaknál szereplő számok az 50%-nál magasabb bootstrap értékeket jelölik. A mérce 100 bázispáronként 2 szubsztitúciónak megfelelő ághosszat jelöl. Jelen tanulmány során kinyert, saját szekvenciáink adatai vastag betűvel szedve láthatók a fán és a következőket tartalmazzák: taxonnév, NCBI azonosító száma, a szekvencia munka-kódja, az élőhely jele/gyökerezési szint arab számú jele.

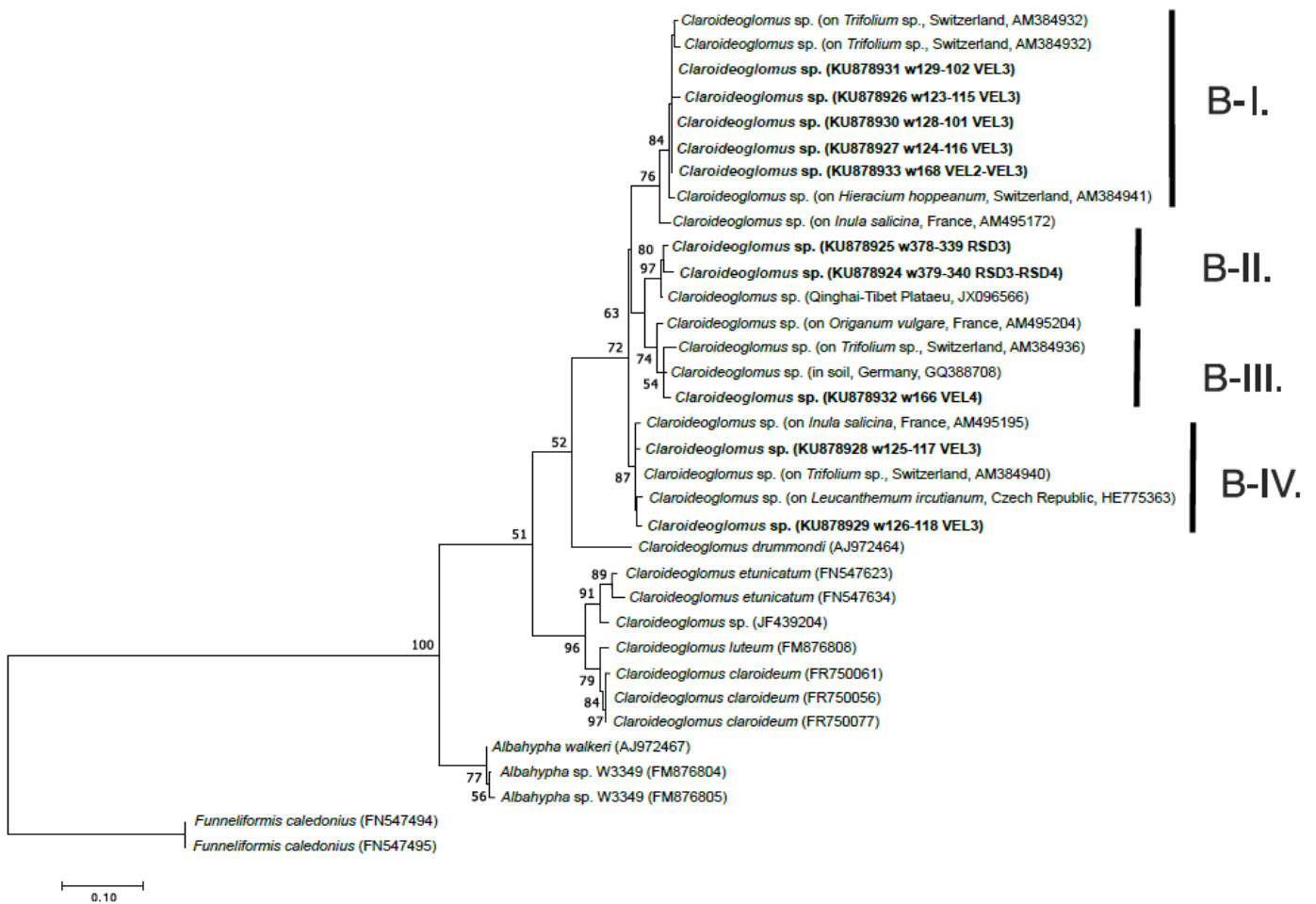
Az adatbázisból származó (spórákból izolált), referencia szekvenciák adatainak megjelenítése a fán: a gomba taxon neve, gazdanövény neve, élőhely, országnév és az NCBI azonosító száma. A filofa jobb oldalán függőleges vonalakkal határoltuk be azokat a filotípusokat (**A-I. – A-VIII.**), melyekbe jelen tanulmányból származó szekvenciáink tartoznak.

M. 8 Melléklet: Úszólápi AM-gombák filotípusainak (Glomeraceae) filogenetikai fája 5,8S - ITS2 rDNS alapú szekvenciáik alapján (Zöld-Balogh et al., 2020).

A filogenetikai fa ML eljárással készült *Claroideoglossum* sp. – ből (NCBI azonosító: FM876804) gyökereztetve. Az ágaknál szereplő számok az 50%-nál magasabb bootstrap értékeket jelölik. A mérce 100 bázispáronként 5 szubsztitúciónak megfelelő ághosszat jelöl. Jelen tanulmány során kinyer, saját szekvenciáink adatai vastag betűvel szedve láthatók a fán és a következőket tartalmazzák: taxonnév, az NCBI azonosító száma, a szekvencia munka-kódja, az élőhely jele/gyökerezési szint arab számú jele.

Az adatbázisból származó (spórákból izolált), referencia szekvenciák adatainak megjelenítése a fán: a gomba taxon neve, gazdanövény neve, élőhely, országnév és az NCBI azonosító száma.

A filofa jobb oldalán függőleges vonalakkal határoltuk be azokat a filotípusokat (**A-I.- A-IX.**), melyekbe jelen tanulmányból származó szekvenciáink tartoznak.



5. ábra: Úszólápi AM-gombák filotípusainak (Entrophosporaceae) filogenetikai fája 5,8S-ITS2 rDNS alapú szekvenciáik alapján (Zöld-Balogh et al., 2020).

Az 5. ábrán látható filogenetikai fa ML eljárással készült *Funneliformis caledonius* szekvenciából gyökereztetve (NCBI azonosító számok : FN547494, FN547495) (Zöld-Balogh et al., 2020).

Az ágaknál szereplő számok az 50%-nál magasabb bootstrap értékeket jelölik.

A mérce 100 bázispáronként 10 szubsztitúciónak megfelelő ághosszat jelöl. Jelen tanulmány során kinyert, saját szekvenciáink adatai vastag betűvel szedve láthatók a fán és a következőket tartalmazzák: taxonnév, az NCBI azonosító száma, a szekvencia munka-kódja, az élőhely jele/gyökerezési szint arab számú jele.

Az adatbázisból származó (spórákból izolált), referencia szekvenciák adatainak megjelenítése a fán: a gomba taxon neve, gazdanövény neve, lelőhely, országnév és az NCBI azonosító száma.

A filogenetikai fa jobb oldalán függőleges vonalakkal határoltuk be azokat a filotípusokat (**B-1.–B-IV.**), melyekbe jelen tanulmányból származó szekvenciáink tartoznak.

A 6. ábrán feltüntetett filogenetikai fa ML eljárással készült *Glomus versiforme* szekvenciából gyökereztetve (NCBI azonosító szám: FJ769327) (Zöld-Balogh et al., 2020).

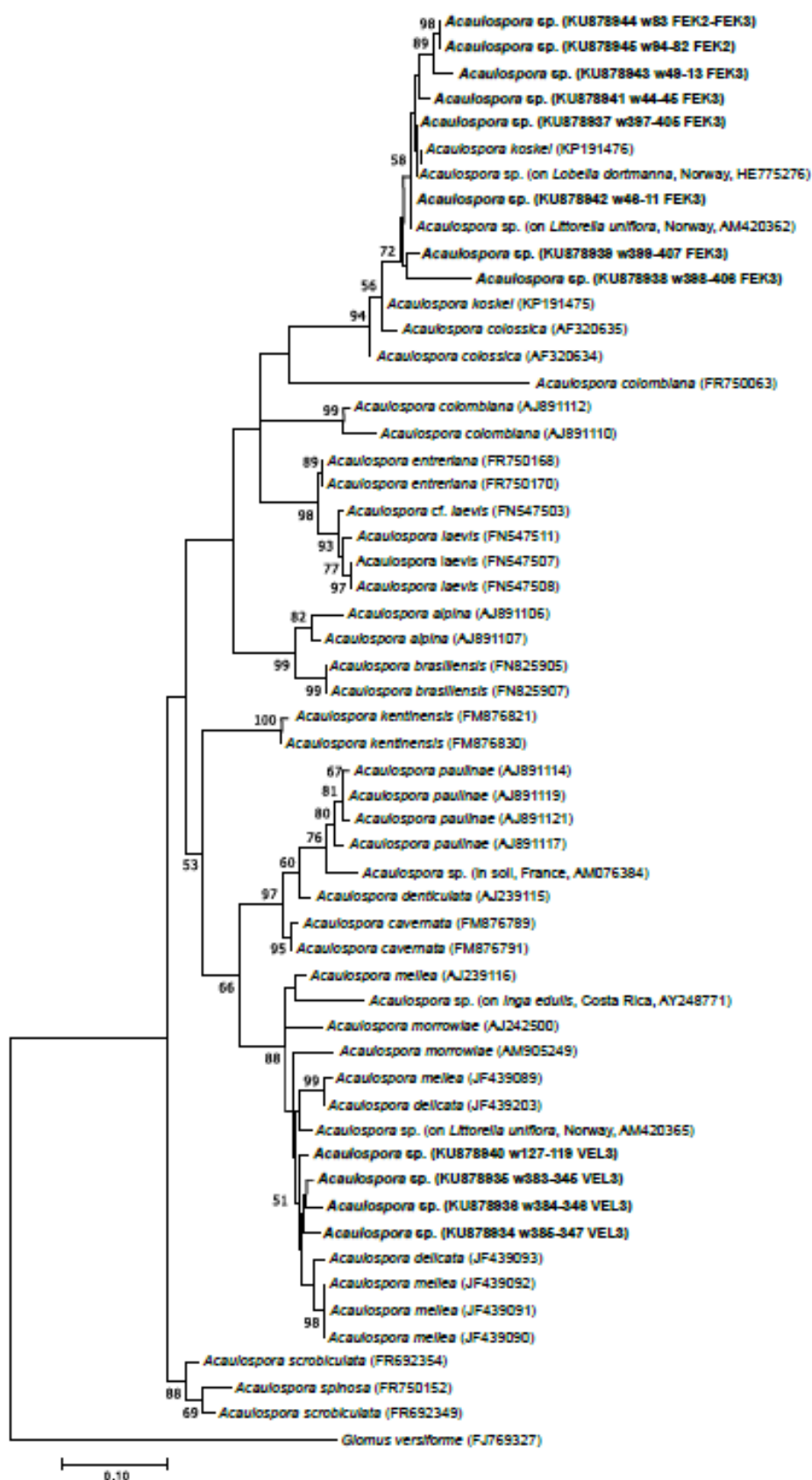
Az ágaknál szereplő számok az 50%-nál magasabb bootstrap értékeket jelölik.

A mérce 100 bázispáronként 10 szubsztitúciónak megfelelő ághosszat jelöl.

Jelen tanulmány során kinyert, saját szekvenciáink adatai vastag betűvel szedve láthatók a fán és a következőket tartalmazzák: taxonnév, az NCBI azonosító száma, a szekvencia munka-kódja, az élőhely jele/gyökerezési szint arab számú jele.

Az adatbázisból származó (spórákból izolált), referencia szekvenciák adatainak megjelenítése a fán: a gomba taxon neve, gazdanövény neve, lelőhely, országnév és az NCBI azonosító száma.

A filogenetikai fa jobb oldalán függőleges vonalakkal határoltuk be azokat a filotípusokat (**C-I.–C-II.**), melyekbe jelen tanulmányból származó szekvenciáink tartoznak.



6. ábra: Úszólápi AM-gombák filotípusainak (Acaulosporaceae) filogenetikai fája 5,8S-ITS2 rDNS alapú szekvenciáik alapján (Zöld-Balogh et al., 2020).

10. táblázat: A három úszóláp AM gomba filotípusainak összehasonlítása (szekvenciák, legközelebbi fajok, génbanki azonosítószámok, növényfajok, más leg hasonlított filotípusok, primerek)

Sor- szám	Filo- típus	Szekvencia- kód	RNS gén gyökerezési szint: 1,2,3,4	Úszóláp/ gyökerezési szint: 1,2,3,4	Leghasonlított faj	Azonosító szám	Növényfajok	Más azonos filotípusok	Primer
1	A-1	w133-132	18S - ITS2	RSD-2	<i>Rhizoglyphus intravadicus</i>	KU878903	<i>Frangula alnus</i>	A-1	GLOM1310
2	A-1	w131-130	18S	RSD-2	<i>Rhizoglyphus intravadicus</i>	KU878902	<i>Frangula alnus</i>	A-1	GLOM1310
3	A-1	w372-333	18S - ITS2	RSD-3	<i>Rhizoglyphus intravadicus</i>	KU878876	<i>Lycopus europaeus</i>	A-1	GLOM1310
4	A-1	w374-335	18S - ITS2	RSD-3	<i>Rhizoglyphus intravadicus</i>	KU878878	<i>Eupatorium cannabinum</i>	A-1	GLOM1310
5	A-1	w373-334	18S - ITS2	RSD-3	<i>Rhizoglyphus intravadicus</i>	KU878877	<i>Lycopus europaeus</i>	A-1	GLOM1310
6	A-1	w375-336	18S - ITS2	RSD-3	<i>Rhizoglyphus intravadicus</i>	KU878879	<i>Eupatorium cannabinum</i>	A-1	GLOM1310
7	A-1	w394-356	18S - ITS2	RSD-3	<i>Rhizophagus fasciculatus</i>	KU878875	<i>Eupatorium / Lycopus / Solanum</i>	A-1	GLOM1310
				RSD-4	<i>Rhizophagus fasciculatus</i>	KU878875	<i>Valeriana dioica</i>	A-1	GLOM1310
8	A-1	w389-351	18S - ITS2	VEL-3	<i>Rhizophagus fasciculatus</i>	KU878875	<i>Eupatorium / Lycopus</i>	A-1	GLOM1310
				VEL-3	<i>Rhizoglyphus intravadicus</i>	KU878884	<i>Eupatorium cannabinum</i>	A-1	GLOM1310
				VEL-4	<i>Rhizoglyphus intravadicus</i>	KU878884	<i>Mentha / Valeriana</i>	A-1	GLOM1310
9	A-1	w391-401	18S - ITS2	VEL-3	<i>Rhizoglyphus intravadicus</i>	KU878885	<i>Eupatorium cannabinum</i>	A-1	GLOM1310
				VEL-4	<i>Rhizoglyphus intravadicus</i>	KU878885	<i>Mentha / Valeriana</i>	A-1	GLOM1310
10	A-1	w390-352	18S - ITS2	VEL-3	<i>Rhizoglyphus intravadicus</i>	KU878886	<i>Eupatorium cannabinum</i>	A-1	GLOM1310
				RSD-3	<i>Rhizoglyphus intravadicus</i>	KU878874	<i>Eupatorium / Lycopus / Solanum</i>	A-1	GLOM1310
11	A-1	w408-332	18S - ITS2	RSD-4	<i>Rhizoglyphus intravadicus</i>	KU878874	<i>Valeriana dioica</i>	A-1	GLOM1310
				VEL-3	<i>Rhizoglyphus intravadicus</i>	KU878874	<i>Eupatorium / Lycopus</i>	A-1	GLOM1310
12	A-1	w387-349	18S - ITS2	RSD-4	<i>Rhizoglyphus intravadicus</i>	KU878890	<i>Valeriana dioica</i>	A-1	GLOM1310
13	A-1	w110-104	18S - ITS2	VEL-4	<i>Rhizoglyphus intravadicus</i>	KU878898	<i>Mentha aquatica</i>	A-1	GLOM1310
14	A-1	w106-99	18S - ITS2	VEL-4	<i>Rhizoglyphus intravadicus</i>	KU878896	<i>Mentha aquatica</i>	A-1	GLOM1310
15	A-1	w107-100	18S - ITS2	VEL-4	<i>Rhizoglyphus intravadicus</i>	KU878897	<i>Mentha aquatica</i>	A-1	GLOM1310
16	A-1	w120-112	18S - ITS2	VEL-4	<i>Rhizoglyphus intravadicus</i>	KU878899	<i>Mentha aquatica</i>	A-1	LETC 1677
17	A-1	w105-98	18S - ITS2	VEL-2	<i>Rhizophagus fasciculatus</i>	KU878895	<i>Salix cinerea</i>	A-1	GLOM1310
18	A-1	w388-400	18S - ITS2	VEL-4	<i>Rhizophagus fasciculatus</i>	KU878883	<i>Galium palustre</i>	A-1	GLOM1310
19	A-1	w164	ITS2	RSD-4	<i>Rhizoglyphus intravadicus</i>	KU878912	<i>Galium palustre</i>	A-1	GLOM1310

Sor- szám	Filo- típus	Szekvencia- kód	RNS gén gyökerezési szint: 1,2,3,4	Úszóláp/ gyökerezési szint: 1,2,3,4	Leghasonlóbb faj	Azonosító szám	Növényfajok	Más azonos filotípusok	Primer
1	A-2	w52-21	18S - ITS2	FEK-1	<i>Rh. fasciculatus</i>	KU878915	<i>Carex echinata</i>	Ø	GLOM1310
2	A-2	w53-22	18S - ITS2	FEK-1	<i>Rh. fasciculatus</i>	KU878916	<i>Molinia arundinacea</i>	Ø	GLOM1310
1	A-3	w121-113	18S - ITS2	VEL-4	<i>Sclerocystis sinuosum/Rh. intr.</i>	KU878900	<i>Mentha aquatica</i>	Ø	LETC 1677
2	A-3	w122-114	18S - ITS2	VEL-3	<i>Sclerocystis sinuosum/Rh. intr.</i>	KU878901	<i>Lysimachia vulgaris</i>	Ø	GLOM1310
1	A-4	w395-403	18S - ITS2	FEK-3	<i>Scler. coremioides/Rh. clarum</i>	KU878889	<i>Peucedanum palustre</i>	A-27	GLOM1310
2	A-4	w38-3	18S - ITS2	FEK-3	<i>Scler. coremioides/Rh. clarum</i>	KU878914	<i>Lysimachia vulgaris</i>	A-27	GLOM1310
3	A-4	w54-23	18S - ITS2	FEK-2	<i>Scler. coremioides/Rh. clarum</i>	KU878917	<i>Frangula alnus</i>	A-27	GLOM1310
4	A-4	w96-84	18S - ITS2	FEK-3	<i>Scler. coremioides/Rh. clarum</i>	KU878923	<i>Eriophorum angustifolium</i>	A-27	GLOM1310
5	A-4	w66	18S - ITS2	FEK-3	<i>Scler. coremioides/Rh. clarum</i>	KU878918	<i>Eriophorum angustifolium</i>	A-27	GLOM1310
6	A-4	w25	ITS2	FEK-2	<i>Scler. coremioides/Rh. clarum</i>	KU878913	<i>Frangula alnus</i>	A-27	GLOM1310
1	A-5	w92-91	18S - ITS2	FEK-3	<i>Rhizophagus proliferum</i>	KU878922	<i>Peucedanum palustre</i>	A-14	GLOM1310
2	A-5	w90-72	ITS2	FEK-3	<i>Rhizophagus proliferum</i>	KU878921	<i>Peucedanum palustre</i>	A-14	GLOM1310
3	A-5	w88	ITS2	FEK-3	<i>Rhizophagus proliferum</i>	KU878920	<i>Peucedanum palustre</i>	A-14	ARCH1311B
4	A-5	w85	ITS2	FEK-3	<i>Rhizophagus proliferum</i>	KU878919	<i>Peucedanum palustre</i>	A-14	ACAU1661
1	A-6	w149-148	18S - ITS2	RSD-4	<i>Dominikia aurea</i>	KU878910	<i>Mentha aquatica</i>	A-11	GLOM1310
2	A-6	w143-142	18S - ITS2	RSD-4	<i>Dominikia aurea</i>	KU878907	<i>Mentha aquatica</i>	A-11	GLOM1310
3	A-6	w137-136	18S - ITS2	RSD-2	<i>Dominikia aurea</i>	KU878904	<i>Frangula alnus</i>	A-11	GLOM1310
4	A-6	w145-144	18S - ITS2	RSD-4	<i>Dominikia aurea</i>	KU878908	<i>Mentha aquatica</i>	A-11	GLOM1310
5	A-6	w141-140	18S - ITS2	RSD-2	<i>Dominikia aurea</i>	KU878906	<i>Frangula alnus</i>	A-11	GLOM1310
6	A-6	w151	18S	RSD-2	<i>Dominikia aurea</i>	KU878911	<i>Salix cinerea</i>	A-11	GLOM1310
7	A-6	w147	18S	RSD-4	<i>Dominikia aurea</i>	KU878909	<i>Mentha aquatica</i>	A-11	GLOM1310
8	A-6	w139	18S	RSD-2	<i>Dominikia aurea</i>	KU878905	<i>Frangula alnus</i>	A-11	GLOM1310
1	A-7	w392-354	18S - ITS2	VEL-3	<i>Rhizophagus clarum</i>	KU878887	<i>Solanum dulcamara</i>	Ø	GLOM1310
1	A-8	w377-338	18S - ITS2	RSD-3	<i>Septoglomus constrictum</i>	KU878882	<i>Solanum dulcamara</i>	A-15	GLOM1310
2	A-8	w386-348	18S - ITS2	RSD-3	<i>Septoglomus constrictum</i>	KU878881	<i>Solanum dulcamara</i>	A-15	GLOM1310
3	A-8	w376-337	18S - ITS2	RSD-3	<i>Septoglomus constrictum</i>	KU878880	<i>Solanum dulcamara</i>	A-15	GLOM1310

Sor- szám	Filo- típus	Szekvencia- kód	RNS gén gyökerезési szint: 1,2,3,4	Úszóláp/ gyökerезési szint: 1,2,3,4	Leghasonlóbb faj	Azonosító szám	Növényfajok	Más azonos filotípusok	Primer
4	A-8	w393-402	18S - ITS2	VEL-3	<i>Septoglomus constrictum</i>	KU878888	<i>Solanum dulcamara</i>	A-15	GLOM1310
5	A-8	w382-344	ITS2	VEL-4	<i>Septoglomus jasnowskiae</i>	KU878892	<i>Mentha aquatica</i>	A-15	ACAU1661
6	A-8	w381-343	ITS2	VEL-4	<i>Septoglomus jasnowskiae</i>	KU878893	<i>Mentha aquatica</i>	A-15	ACAU1661
7	A-8	w341	ITS2	RSD-3	<i>Septoglomus constrictum</i>	KU878891	<i>Solanum dulcamara</i>	A-15	ACAU1661
1	A-9	w396-358	ITS2	VEL-3	<i>Rhizophagus</i>	KU878894	<i>Lysimachia vulgaris</i>	?	ACAU1661
1	B-1	w123-115	5,8S - ITS2	VEL-3	<i>Claroideoglossum claroideum</i>	KU878926	<i>Lysimachia vulgaris</i>	B-5	GLOM1310
2	B-1	w129-102	5,8S - ITS2	VEL-3	<i>Claroideoglossum claroideum</i>	KU878931	<i>Lysimachia vulgaris</i>	B-5	ACAU1661
3	B-1	w124-116	5,8S - ITS2	VEL-3	<i>Claroideoglossum claroideum</i>	KU878927	<i>Lysimachia vulgaris</i>	B-5	GLOM1310
4	B-1	w128-101	5,8S - ITS2	VEL-3	<i>Claroideoglossum claroideum</i>	KU878930	<i>Lysimachia vulgaris</i>	B-5	LETC 1677
5	B-1	w168	ITS2	VEL-2	<i>Claroideoglossum claroideum</i>	KU878933	<i>Salix cinerea</i>	B-5	LETC 1677
1	B-2	w378-339	5,8S - ITS2	RSD-3	<i>Claroideoglossum claroideum</i>	KU878925	<i>Eupatorium cannabinum</i>	Ø	LETC 1677
2	B-2	w379-340	5,8S - ITS2	RSD-3	<i>Claroideoglossum claroideum</i>	KU878924	<i>Eupatorium / Solanum</i>	Ø	LETC 1677
				RSD-4	<i>Claroideoglossum claroideum</i>	KU878924	<i>Galium palustre</i>	Ø	LETC 1677
1	B-3	w166	5,8S	VEL-4	<i>Claroideoglossum claroideum</i>	KU878932	<i>Mentha aquatica</i>	Ø	LETC 1677
1	B-4	w125-117	5,8S - ITS2	VEL-3	<i>Claroideoglossum claroideum</i>	KU878928	<i>Lysimachia vulgaris</i>	?	LETC 1677
2	B-4	w126-118	5,8S - ITS2	VEL-3	<i>Claroideoglossum claroideum</i>	KU878929	<i>Lysimachia vulgaris</i>	?	LETC 1677
1	C-1	W397-405	5,8S - ITS2	FEK-3	<i>Acaulospora koskei</i>	KU878937	<i>Peucedanum palustre</i>	Ø	ACAU1661
2	C-1	w44-45	5,8S - ITS2	FEK-3	<i>Acaulospora koskei</i>	KU878941	<i>Lysimachia vulgaris</i>	Ø	ACAU1661
3	C-1	W46-11	5,8S - ITS2	FEK-3	<i>Acaulospora koskei</i>	KU878942	<i>Lysimachia vulgaris</i>	Ø	ACAU1661
4	C-1	W399-407	5,8S - ITS2	FEK-3	<i>Acaulospora koskei</i>	KU878939	<i>Peucedanum palustre</i>	Ø	ACAU1661
5	C-1	W94-82	5,8S - ITS2	FEK-2	<i>Acaulospora koskei</i>	KU878945	<i>Salix aurita</i>	Ø	GLOM1310
6	C-1	w398-406	5,8S - ITS2	FEK-3	<i>Acaulospora koskei</i>	KU878938	<i>Peucedanum palustre</i>	Ø	ACAU1661
7	C-1	w49-13	5,8S - ITS2	FEK-3	<i>Acaulospora koskei</i>	KU878943	<i>Lysimachia vulgaris</i>	Ø	ACAU1661
8	C-1	w83	5,8S	FEK-2	<i>Acaulospora koskei</i>	KU878944	<i>Salix aurita / S. cinerea</i>	Ø	GLOM1310
				FEK-3	<i>Acaulospora koskei</i>	KU878944	<i>Peucedanum palustre</i>	Ø	GLOM1310
1	C-2	w127-119	5,8S - ITS2	VEL-3	<i>Acaulospora mellea/delicata</i>	KU878940	<i>Lysimachia vulgaris</i>	Ø	LETC 1677
2	C-2	w384-346	5,8S - ITS2	VEL-3	<i>Acaulospora mellea/delicata</i>	KU878936	<i>Solanum dulcamara</i>	Ø	ACAU1661
3	C-2	w383-345	5,8S - ITS2	VEL-3	<i>Acaulospora mellea/delicata</i>	KU878935	<i>Solanum dulcamara</i>	Ø	ACAU1661
4	C-2	w385-347	5,8S - ITS2	VEL-3	<i>Acaulospora mellea/delicata</i>	KU878934	<i>Solanum / Eupatorium</i>	Ø	ACAU1661



### 4.4.3. Úszólápi AM-gombák ökológiai vizsgálatának eredményei és tárgyalásuk

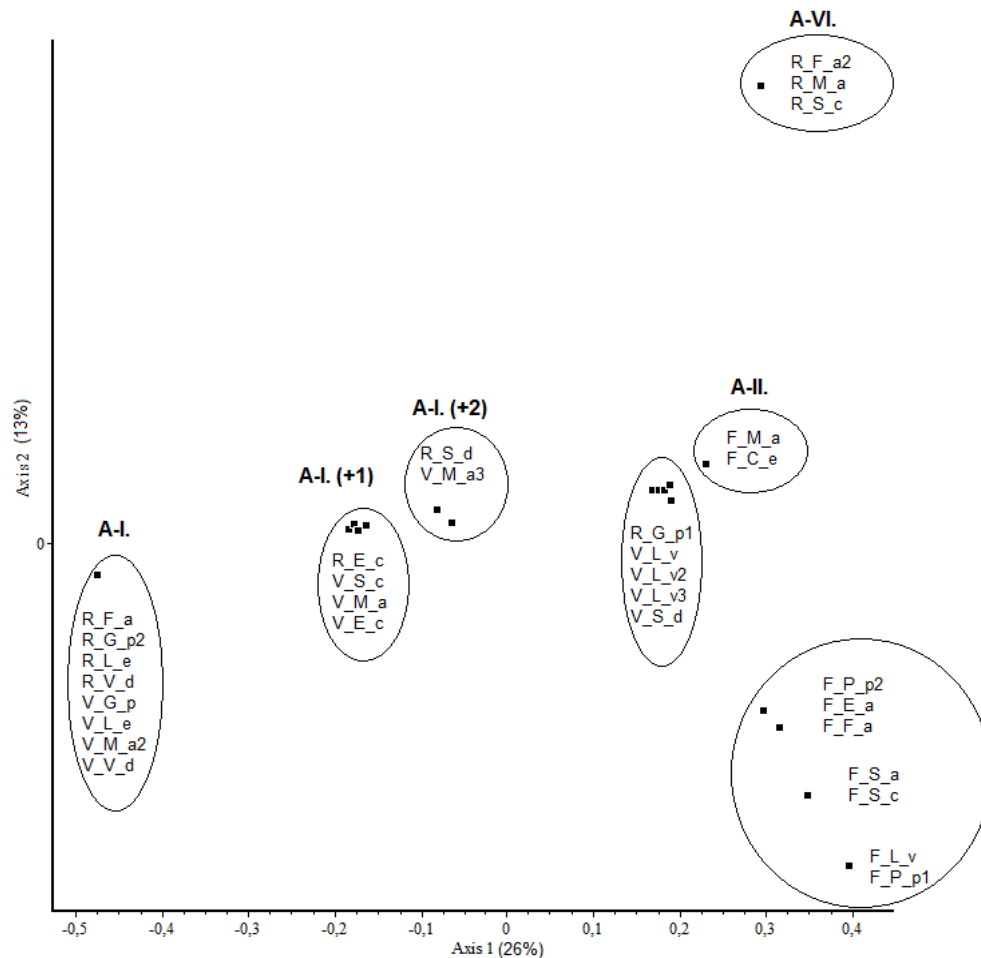
#### 4.4.3.1. Shannon diverzitás mutató

A három úszóláp Shannon diverzitás mutatói a következő képet mutatják: a FEK 1,19, az RSD 1,24, a VEL pedig 1,68; míg a teljes tanulmány összefoglalóan 2,22 értéket mutatott. Az oligotróf úszóláp mutatta tehát a legkisebb, az eutróf pedig a legmagasabb diverzitást (Zöld-Balogh et al., 2020).

#### 4.4.3.2. PCoA - Jaccard indexszel történő főkoordináta-elemzés

A PCoA elemzés feltárta a három vizsgált úszólápi növényfajok egyedeiben talált filotípusoknak a lápokon történő megjelenését, megoszlását, s az élőhelyek közötti hasonlóságot. Az oligotróf FEK (F) növényfajain élő AM-gombák filotípusai többségének megjelenése egyedülálló és teljesen elkülönülő a három láp filotípusainak viszonylatában; nagymértékben különböznek a többi úszóláp növényfajainak filotípusaitól (7. ábra). Ugyanezen az úszólápon az **A-II.** filotípus csak a *Molinia arundinacea* és a *Carex echinata* fajokban fordult elő (F\_M\_a, F\_C\_e) (M. 9 Melléklet, 10. táblázat).

Az RSD (R) és a VEL (V) filotípusainak megjelenésében és megoszlásában jelentős átfedés mutatkozik (10. táblázat). Ezen filotípusok megoszlása kisebb nagyobb csoportosulásokat eredményez a növényegyedek között, mivel az egy-egy csoportra jellemző közös filotípuson kívül egy vagy több filotípusuk egymástól eltérő. Az **A-I.** egyedüli filotípusként 5 növényfajban fordult elő (RSD+VEL: *Galium palustre*, *Lycopus europaeus*, *Valeriana dioica*; RSD: *Frangula alnus*; VEL: *Menta aquatica*). Az **A-I.** filotípus mellett további egy vagy két filotípus fordult elő a VEL és RSD további növényfajaiban. Az **A-VI.** filotípus egyedi módon csak az RSD három növényegyedében volt megtalálható (R\_F\_a2, R\_M\_a, R\_S\_c) (M.9 Melléklet) (Zöld-Balogh et al., 2020).



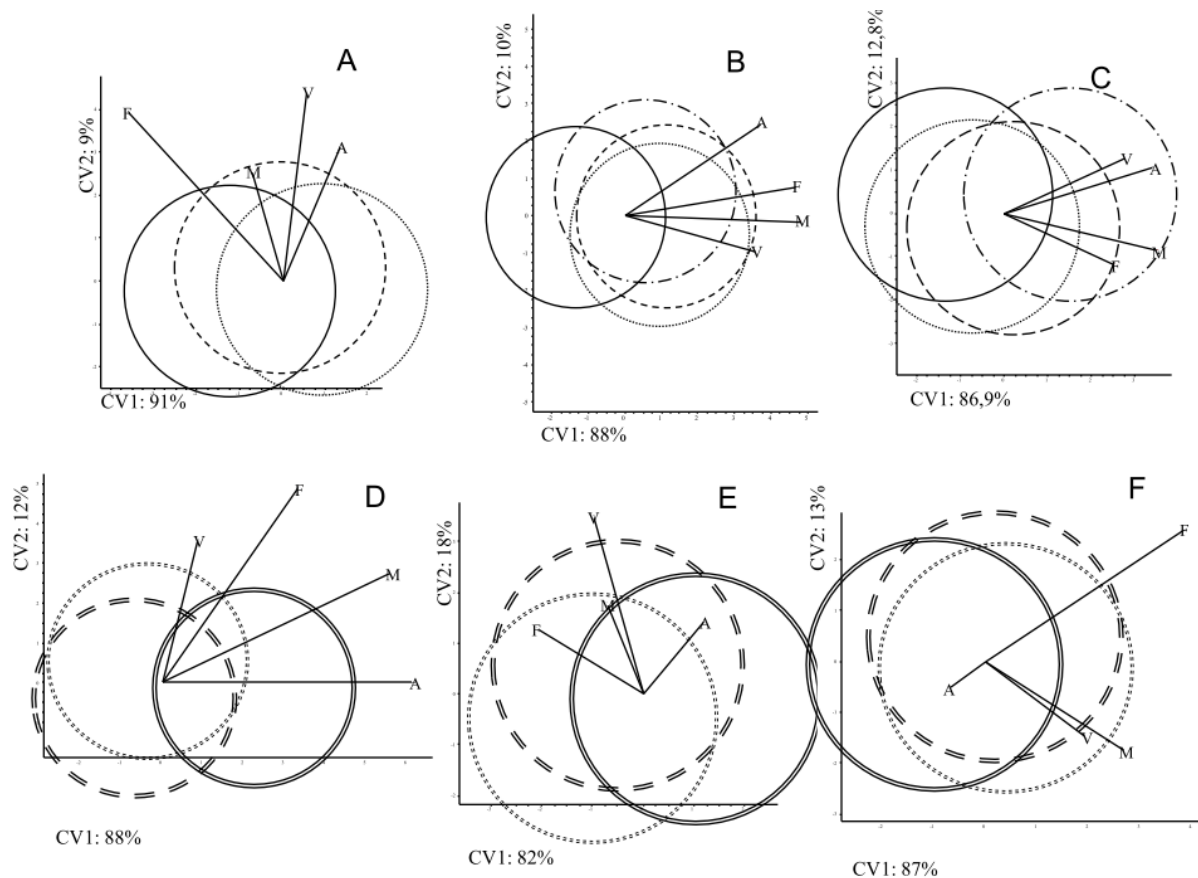
7. ábra: PCoA a három úszóláp növényegyedeiben az AM-gombaközösségek filotípus összetétele alapján Jaccard-indexszel. (Zöld-Balogh et al., 2020)

A bekarikázott csoportok közül, amelyekre csak egy közös filotípus volt jellemző, a filotípus kódja a csoport neve felett szerepel. Zárójelben a további közös filotípusok száma található.

(Rövidítések: F\_=FEK, R\_=RSD, V\_=VEL; (növények kódjai: M. 9 Melléklet).

#### 4.4.3.3. CVA - A kanonikus variancia elemzése

Az eutróf (VEL:C) és a mezotróf (RSD:B) úszólápot alkotó egyszikű fajok I. gyökerezési szintje kevésbé volt kolonizált, mint az oligotrófé (FEK:A) (8D ábra). Az RSD élőhelyen különül el leginkább az I. gyökerezési szint a többi szinttől (8B ábra). A FEK I. gyökerezési szintjének mintái voltak a legkiterjedtebben kolonizáltak a másik két élőhely ugyanezen rétegeihez képest (8D ábra), ugyanakkor a FEK mindhárom AM-gomba szimbionták jelenlétével jellemezhető rétegenek kolonizáltsága között nem mutatkozik lényegi különbség (8A ábra). A mezotróf és az eutróf úszólápot I. gyökerezési szintje hasonlóan alacsony, és a IV. gyökerezési szintjük hasonlóan magas kolonizációs értékeket mutat. A kettő között azonban eltérő, hogy míg a mezotróf úszólápon a II. és a III. gyökerezési szintek kolonizáltsága hasonló a IV. szinthez, addig az eutróf úszólápon az I.-től a IV. szintig fokozatosan növekszik a kolonizáltság (8B és 8C ábra) (Zöld-Balogh et al., 2020).



I.	gyökerezési szint	—————	FEK	=====
II.	gyökerezési szint	.....	RSD	== == =
III.	gyökerezési szint	-----	VEL	.....
IV.	gyökerezési szint	- - - - -		

8. ábra: Úszólápok AM-gomba kolonizáltságán alapuló kanonikus változó elemzés (CVA) (Zöld-Balogh et al., 2020).

A három úszólápon előforduló növényegyedek négy gyökerezési szintjének A-gomba kolonizáltságáról végzett CVA biplot ábrái, a csoportok centroidjának 95%-os izodenzitás köreivel. Az elemzéseket élőhelyek szerint [FEK (A), RSD (B) és VEL (C)], továbbá gyökerezési szintek szerint [I. szint (D), II. szint (E) és III. szint (F)] végeztük el. A vektorokként ábrázolt változók a következők: mikorrhiza gyakoriság ( $F\%=F$ ), mikorrhiza intenzitás ( $M\%=M$ ), A-ok ( $A\%=A$ ) és V-

ok ( $V\%=V$ ) becsült értékei. Az x-tengely reprezentálja a legnagyobb varianciát. (A IV. gyökerezési szint elemzését nem végeztük el, mivel a FEK úszólápon ez a szint nem bizonyult kolonizátnak.)

A három úszóláp diverzitása (7. és 8. ábra) eltért egymástól (Zöld-Balogh et al., 2020). Az eutróf úszóláp mutatta a legmagasabb diverzitást, míg az oligotróf a legalacsonyabbat. Ez az eredmény azt mutatja, hogy **a tápanyagellátottság összefügghet az AM-gomba filotípusok sokféleségével**. Hasonló diverzitási értékeket kaptak itt, mint pl. tibeti-fennsíkon (Yang et al., 2013).

**Az oligotróf FEK úszóláp alacsony diverzitása ellenére egyedi taxonómiai készlettel** rendelkezett, mely a másik két úszólápétól különbözött. A mezotróf RSD és az eutróf VEL filotípusai jobban átfedtek egymással, ami az AM-gomba-közösségek filotípusainak átfedése mellett a két úszóláp növénytársulásainak nagyfokú hasonlóságában is megnyilvánul.

**A-I. globális, ubikvista filotípus csak a két tápanyagban gazdag úszólápon** fordult elő, ott viszont igen nagy gyakorisággal, amely filotípus hozzájárulhatott a két magasabb tápanyagú élőhely magasabb diverzitásához. **A két tápanyagban gazdagabb úszóláp növényfajai is rendelkeztek egyedi filotípusokkal.**

A növényegyedek AM-gomba kolonizáltsága alapján el lehetett különíteni az egyes élőhelyeket és gyökerezési zónákat. Az oligotróf FEK első gyökerezési zónája magasabb kolonizáltságú volt a másik két élőhely ugyanezen gyökerezési szintjéhez képest.

#### 4.5. Új tudományos eredmények

- Feltártam hazánk három fő úszóláp típusán 25 jellemző társulásalkotó növényfaj különböző gyökerezési szintjén az AM-gombák kolonizációját.
- Kivontam 14 úszólápi növényfaj gyökereiből 77 DNS izolátumot, ebből 15 úszólápi AM-gomba filotípust azonosítottam.
- Megállapítottam a három fő hazai úszóláp típus AM-gomba közösségeinek diverzitását.
- Bizonyítottam, hogy a 15 úszólápi filotípus más, extrém környezeti hatásoknak kitett élőhelyek filotípus készletével mutat nagyfokú hasonlóságot.
- Kimutattam, hogy egyes *Carex*-fajok valamint az *Eriophorum angustifolium* az AM-gombák állandó kolonizációjával jellemezhetők az úszólápokon.
- Bizonyítottam, hogy növényegyedek AM-gomba kolonizáltsága alapján el lehet különíteni az egyes élőhelyeket és gyökerezési zónákat.
- Elvégeztem hazánkban ezidáig csak úszólápokon fellelt *Hygrocybe* taxon genomi szintű azonosítását.

## 5. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

### Úszólápi nagyombák feltárásának jelentősége

Eredményeink (Zöld-Balogh et al., 2008; Babos et. al., 2011; Zöld-Balogh et al., 2012; Zöld-Balogh et al., 2020) megalapozzák a hazai úszólápi növényekkel együtt élő nagygomba - ektomikorrhiza és AM-gombaközösségeinek további megismerését. Az úszólápi növények ektomikorrhiza gombáinak molekuláris azonosításának, a nagygombák fajspektrumának molekuláris módszerekkel történő feltárása és összehasonlítása értékes adatokat biztosíthat a morfológiai és molekuláris elemzések megbízhatóságáról, s az úszólápok egyedi biológiai jelentőségének megismerésében. Mindezt a szerző herbáriumának közel 100, morfológiai alapon nem azonosítható, így molekuláris taxonómiai elemzésre váró kalapos gomba mintája is alátámaszt.

A *Hygrocybe* nemzetség rendszertanának molekuláris módszereket alkalmazó újraértékelése egyes, úszólápokon fellelt taxonok azonosításával tovább folytatódik. A *H. coccineocrenata* esetében a leírtak alapján feltételezhető azonosításhoz szükséges molekuláris, filogenetikai elemzést termőtestek ismételt fellelése esetén újra elvégezzük.

### A vízminőség és AM-gombák kolonizációjának kapcsolata

Összességében a három úszóláp szinte összes gyökerezési szintjében – beleértve az úszólápok reduktív közegét is – egyaránt kiterjedt AM-gombakolonizáció került kimutatásra; növényegyedenként és alkalmanként a kolonizációs paraméterek olykor erős hullámzásával jellemezhetően. A kivételt az oligotróf FEK legfelső gyökerezési rétegében megtapasztalt teljes AM gyökérszimbionta hiány képezi. Smith és Read (2008) valamint Smith és Smith (2011) szerint az alacsony kolonizációs szintben is a növény szimbiózist szabályozó szerepe mutatkozik meg.

Bár ennek az értekezésnek nem volt témája a különféle tényezők AM-gomba kolonizációra gyakorolt hatását vizsgálni, eredményeink alapján a következőkben a lúpvízi P, a pH értéke (Lukas és Davis, 1961; Stefanovits, 1981; Kellogg és Bridgham, 2003) és az AM-gombakolonizáció kapcsolatára fókuszálva összefüggést sejtet a növények gyarapodása és a termőhely abiotikus tényezői kapcsolatának megértésére. A kolonizáció mintázatának, dinamikájának értelmezése nagyon sokféle változó együttes hatásának feltárását igényli.

A fásszárúak közül az ektendomikorrhizás *Salix* – fajok igen alacsony szintű AM-gomba kolonizáltsága folyamatosságának ellenére megmutatta, hogy elsősorban más P felvételi útvonalat részesítenek előnyben. A *Frangula alnus* összes vizsgált úszólápi egyedében kiemelkedően, folyamatosan magas szintű kolonizáltsága igazolódott minden körülménytől függetlenül.

Vizsgálataink során az úszólápkotó, egyszikű növényfajok egyedei többé-kevésbé, de folyamatosan kolonizáltak voltak, ellentmondva Brundett (2009) összefoglalójának

A Cyperaceae család úszólápon élő képviselői, egyes *Carex*-fajok az *Eriophorum angustifolium* esetében az alacsony kolonizációs szint ellenére mindhárom évszakban igazolódott az AM-

gombák jelenléte (Zöld-Balogh et al., 2020) az oligotróf FEK III. gyökerezési szintjében (5. táblázat, M. 2 Melléklet).

Összehasonlítva az úszólápkotó, egyszikű növényfajok AM-gomba kolonizációját az úszólápi kétszikűek kolonizáltságával Cornwell et al. (2001) valamint Weishampel és Bedford (2006) eredményeivel megegyezően az egyszikűekben minden esetben alacsonyabb kolonizációs ráta volt igazolható, mint a kétszikű fajok gyökereiben (5. táblázat, M. 2 Melléklet). Úgy tűnik, hogy a magasabb tápanyagtartalmú élőhelyek a növényfajokban nagyobb AM-gomba taxonómiai változatosság jelenlétét tehetik lehetővé.

A jövőben megszülető eredmények reális értékeléséhez javasolom Rydin és Jeglum (2006) véleményét is figyelembe venni, akik állítása szerint a növények különböző tápanyagfelvételi mechanizmusai és/vagy a tápanyag felvehetősége a növények számára fajról-fajra változik; hozzáteszem még: és alkalomról alkalomra/feltehetően pillanatról-pillanatra is változik.

Az úszólápi növények a tőzeg réteges szerkezetét követően, egyidejűleg több gyökerezési szintben is kolonizálódnak AM-gombákkal. További, szélesebb körű vizsgálatot igényel az oligotróf úszóláp általunk vizsgált, felszínen gyökerező növényeiben az AM teljes hiánya éppúgy, mint az a mindhárom élőhely úszólápkotó növényeiben egyaránt felsejlő dinamika, ami az arbuskuláltság és a lápvízi pH-értékei közötti fordított arányú összefüggéssel nyomon követhető. A háromféle úszóláp típuson detektált különböző filotípusok megoldást jelenthetnek bizonyos környezeti károk elhárításában.

### **Javaslat az AM eredményesebb feltárására**

Megdőltek azok az állítások, melyek szerint a vizes élőhelyek AM-gombák társulásaiban szegényesek; és hogy csak ezen élőhelyek felszíne alkalmas e gombák túlélésére. A szárazföldi ökoszisztémák és más típusú vizes élőhelyek AM vizsgálata során általánosan használt módszerek közül nem mindegyik vezet eredményre az úszólápi AM társulások mintázatának és diverzitásának feltárásához sem a molekuláris, sem a morfológiai vizsgálatok tekintetében.

Vizsgálataink eredményessége rávilágít az úszólápok AM kolonizációs adatait bemutató irodalmi adatok csekély számának okára. A gyökerek túlfőzése során elvész a gomba, alulfőzés esetén nem festődik. Utóbbi kivitelezését csak egy hatékony szintelenítés előzheti meg, ellenkező esetben az AM struktúra nem ismerhető fel a pigmentek fedése miatt. Nagyszámú vizsgálatunk megerősíti, hogy a szelektív főzésidő mellett a gyökérzet egészét alaposabban átfogó mintavétel, sokkal több, random kiválasztott gyökérdarab vizsgálati eredményét magába foglaló kép biztosít reális alapot az AM-gombák tényleges kolonizációjának tér- és időbeli változásáról a vizes élőhelyek más típusain is.

Mivel az AM-gombák mintavételezési időpontjaiban viszonylag magas arányban fordult elő, hogy a vizsgálatra kijelölt növényfajok képviselői nem voltak fellelhetők a vizsgált élőhelyeken, ezért az egyes növényfajokban az AM-gombák kolonizáltságának valóságos évszakos ritmusát még az évszakos adatok összevonásával sem lehet exakt értékelésnek tekinteni. A klímaváltozás folyamata során javasoljuk olyan növényfajok bevonását az évszakos kolonizációs ritmus feltárására, melyek egyedei minden évszakban jelen vannak az úszólápokon. Alapvetően magunk is olyan úszólápi karakter növényfajokat választottunk ki a vizsgálatra, melyek az elmúlt évtizedek során tavasz, nyár és őszi évszakokban egyfolytában fellelhetők voltak az általunk vizsgált három élőhelyen.

### **Filogenetika-következtetés és javaslat**

Az úszólápokról előkerült filotípusok (Zöld-Balogh et al., 2020) egyrészt a magas hegyvidékekre jellemző filotípusok (vizes élőhelyek növényeiben ez általánosan leírt jelenség), másrészt más extrém kitettségű élőhelyekről (sós tengerpart, trópusi sivatag, gejzírmező forró talaja,...) kiemelt filotípusokhoz is nagyon hasonlóak. Ez igazolja, hogy az úszólápok a szárazföldi és vízi ökoszisztémák átmeneti területén, kiemelkedően sokféle környezeti tényező bonyolult, sokirányú együttes hatásához való széles spektrumú alkalmazkodó képességében jelentős szerep jut az AM-gombáknak. Ezek a szimbioták a tápelemek és a víz szállítása mellett a stresszek jelentős tompításával is résztvesznek az úszólápi multifunkcionalitásának fenntartásában.

Ez a széleskörűen pufferoló hatásuk alapot biztosíthat génbankként a biológiai sokféleség fenntartásához extrémén változó környezeti feltételek esetén- beleértve különféle környezeti károk felszámolását is.

**Javaslat az úszólápra, mint élőhelyre vonatkozó védelem kiterjesztésére** Az AM gombák kolonizációjának és diverzitásának különbsége az eltérő trofitású és aciditású úszólápok rétegenkénti feltárásakor megmutatkozott. Mindezek mellett a *Sph.* és *nSph.*-okon elemzett, nemzetség szinten azonos, de fajkészletében szinte teljesen különböző bazídiumos gombatársulások (Zöld-Balogh et al., 2008) is megerősítik az úszólápi ökoszisztémák mozaikosságában rejlő egyediségét; és e különleges élőhelyek védelmének halaszthatatlan megvalósítását. Az úszólápok általános védelme biztosítaná e refúgiumokban élő, rendkívül ritka fajok védelmét is.

Vannak olyan bazídiumos gombafajok, melyek hazánkban eddig csak úszólápi élőhelyről kerültek elő; ez megerősíti Balogh (1980, 1983a) florisztikai, illetve Balogh (2001b) faunisztikai és funga-paradoxonját. Az unikális bazídiumos gombafajok előfordulása szintén aláhúzza az úszólápi ökoszisztéma egyediségét.

A szárazföldi és vízi élőhelyek közötti átmenetet képviselő úszólápok száma gyorsan fogyatkozik. Kiemelkedő természetvédelmi jelentőségüket kutatási eredményeink is alátámasztják. Ezek szerint hazánkban eddig kizárólag csak úszólápokról előkerült fajok: *C. tubarius*, *C. uliginosus*, *H.*



*coccineocrenata*, *I. lacera* var. *helobia*, *Omphalina gerardiana*, *R. betularum* és *R. laccata* is igazolják, hogy számos ritka és unikális faj számára nyújtanak ezek az élőhelyek utolsó menedéket.

## 6. ÖSSZEFOGLALÁS

A Föld anyagforgalmában – az elemek biogeokémiai ciklusaiban (beleértve a globális szénforgalmat is) jelentős szerepet játszanak a lápok, melyek szervesanyag bontásában kiemelekedően fontosak a gombák.

A lápok egyik különleges és ritkán vizsgált típusán, úszólápokon végeztünk mikológiai vizsgálatokat. *Sphagnum* (*Sph*) takarós és *Sphagnum* borítás nélküli (*nSph*) úszólápok bazídiumos gombafaj készletében a családok szintjén jelentős egyezés mellett a fajkészlet szembetűnő különbsége is megmutatkozik. A kétféle úszóláp típuson a mikorrhizás és a szaprobionta fajok arányai hasonlóan kiegyenlítettnek mutatkoztak.

Az aszkuszos gombák között úszólápi specialisták nem kerültek elő. *Mitrula paludosa* kivételével az összes többi fellelt aszkuszos gomba a *Sph* úszólápokon is csak azok *nSph* feltjairól kerültek elő.

Egyes Magyarországra új, ezidáig csak úszólápon fellelt, *Hygrocybe* taxonok molekuláris alapon történő azonosítása megerősíti a nagygombák morfológiai jegyek alapján történő azonosítása mellett a molekuláris és filogenetikai elemzésének szükségességét is.

Az úszólápi AM-gombák filotípusai nagy részben azonosnak bizonyultak magashegyvidéki és más, szélsőségesebb élőhelyekről előkerült filotípusokkal. Emellett mind a három úszólápon speciális filotípusok is kimutatásra kerültek.

A feltárás során módszertani változtatásokkal oldottuk meg az úszólápi AM-gombák kolonizációjának láthatóvá tételét, éppúgy, mint filotípusaik eredményes izolálását. Mindez 24 növényfajból az AM-kolonizációs paraméterek, illetve 14 növényfajból kimutatott, úszólápokról származó, molekuláris adatok első közléseit is eredményezte. A 15 filotípus a Glomeraceae, Entrophosporaceae és az Acaulosporaceae családok között oszlik meg.

A három vizsgált eltérő trofitású úszóláp közül az oligotróf unikális jellege az eltérő növényzet mellett, az AM kolonizációs szintjeinek számbeli eltérésében és jelentősen elkülönülő filotípusaiban egyaránt megmutatkozik.

A viszonylagos fajszegénységgel és ezzel kapcsolatosan a „funga paradoxonnal” is jellemezhető úszólápok természetvédelmi jelentőségét mindezek mellett az is emeli, hogy hét magyarországi bazídiumos gombafaj eddig csak úszólápokról került elő.

## 7. SUMMARY

The mires play a significant role in the global nutrient cycles, in the geochemical cycles of elements (including C cycling, as well). The fungi of mires are extremely important in the decomposition of organic materials.

Mycological examinations were applied on floating islands which proved to be very unique and rarely examined type of mires. Set of basidiomycetes from *Sphagnum* (*Sph*) suds and non *Sphagnum* (*nSph*) suds showed similarities among the species of fungi on the level of families as well as visible differences between species.

On the two types of floating islands the ratio in between mycorrhizal and saprobe species showed balanced similarities. Among Ascomycetes species there were no suds specialists located. With the exception of *Mitrula paludosa* the other ascomycetes were disclosed only from *nSph* spots of *Sph* suds.

By the identification of a few *Hygrocybe* taxa –which proved to be new species for Hungary- the necessity of molecular and phylogenetical analyses was strengthened.

The phlotypes from sudd AM fungi proved to be identical compared to similar phlotypes discovered in montan and extraordinary habitats. Additionally, on all three floating islands with distinct trophity special phlotypes were found.

During the disclosure we applied changes in the methods in the visualisation of AM fungi just like in case of the successful isolation of their phlotypes. All of the above resulted in first reviews about AM fungi colonization parameters from 24 floating island plant species. We also provided the first report on 15 floating island phlotypes extracted from 14 sudd plant species which are divided among Glomeraceae, Entrophosporaceae and Acaulosporaceae.

Among three floating islands with distinct trophity the unicity of oligtrophic sudd has been verified by the different flora, the difference of their AM fungi colonization levels and various phlotypes.

On top of the above listed facts the species poor floating islands's nature-conservation significance with „fungi-paradoxon” is highly emphasized by the appearance of 7 Hungarian basidiomycetes located only on floating islands, up to date.

## 8. MELLÉKLETEK

### M. 1 Irodalomjegyzék

- Agerer, R. (1993) Mycorrhizae. ectomycorrhiza and ectendomycorrhiza. *Progress in Botany* 54: 505-529.
- Abbott, L.K. és Robson, A.D. (1991) Factors influencing the occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizas. *Agriculture, ecosystems & environment*, Elsevier. [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(91\)90048-3](https://doi.org/10.1016/0167-8809(91)90048-3)
- Agerer, R. (ed) (1987-2002) Colour Atlas of Ectomycorrhizae. Einhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd, Munich.
- Albert, L. (2001) Colour Pages - *Russula laccata* Huijsman. *Mikológiai Közlemények, Clusiana* 40: 115-116.
- Albert, L. és Dima, B. (2005) Occurrences of rare Basidiomycetes in Hungary I. *Mikológiai Közlemények, Clusiana* 44: 3-22.
- Albert, L. és Dima, B. (2007) Occurrences of rare Basidiomycetes in Hungary II. *Mikológiai Közlemények, Clusiana* 46: 5-28.
- Albert, L., Zöld-Balogh, Á., Babos, M. and Bratek, Z. (2004) Characteristic cap fungi on floating mats of Carpathian Basin. *Mikológiai Közlemények, Clusiana* 43: 61-74.
- Altschul, S.F., Madden, T.L., Schäffer, A.A., Zhang, Z., Miller, W. és Lipman, D.J. (1997) gapped BLAST and PSIBLAST: a new generation of protein database search programs. *Nucl. Acid Res.* 25: 3389-3402.
- Al-Yahya'ei, M.N., Oehl, F., Vallino, M., Lumini, E., Redecker, D., Wiemken, A. és Bonfante, P. (2011) Unique arbuscular mycorrhizal fungal communities uncovered in date palm plantations an surrounding desert habitats of Southern Arabic. *Mycorrhiza* 21: 195-209.
- Anthony, P.A. (1999) The macrofungi of decay of roofs thatched with water reed, *Phragmites australis*. *Mycological Research* 103: 1346-1352.
- Appoloni, S., Lekberg, Y., Tercek, M.T., Zabinski, C.A. és Redecker, D. (2008) Molecular community analysis of arbuscular mycorrhizal fungi in roots of geothermal soils in Yellowstone National Park (USA) *Microbial. Ecology* 56: 649-659.
- Arnolds, E. (1985) Notes on Hygrophoraceae - V. *Agarica* 6: 178-190.
- Augé, R.M. (2001) Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* 11: 3-42.
- Aziz, T.D., Sylvania, M. és Doren, R.F. (1995) Activity and species composition of arbuscular mycorrhizal fungi following soil removal. *Ecological Applications* 5: 776-784.
- Baar, J., Parádi, I., Lucassen, E.C., Hudson-Edwards, K.A., Redecker, D., Roelofs, J.G.M. és Smolders, A.J.P. (2011) Molecular analyzis of AMF diversity in aquatic macrophytes: A comparison of oligotrophic and ultra-oligotrophic lakes. *Aquatic Botany* 94: 53-61.
- Babos, M. (1979) Auf Sumpfpflanzen lebende Agaricales-Arten. *Studia botanica Hungarica* 13: 7-13.
- Babos, M. (1987) Weitere Daten zur Verbreitung und Ökologie von *Gastrocybe lateritia* Watling und *Russula atrorubens* Quéél. sensu Lange in Europa. *Beiträge zur Kenntnis der Pilze Mitteleuropas* 3: 283-288.
- Babos, M. (1989) The Agaricales s. l. taxa of Hungary I. *Mikológiai Közlemények, Clusiana* 28: 3-234.
- Babos, M., Halász, K., Zagyva, T., Zöld-Balogh, Á., Szegő, D. és Bratek, Z. (2011) Preliminary notes on dual relevance of ITS sequences and pigments in *Hygrocybe* taxonomy. *Persoonia* 26: 99-107. doi:10.3767/003158511X578349
- Bago, B., Zipfel, W., Williams, R.M., Jun, J., Arreola, R., Lammers, P.J., Pfeffer, P.E. és Shachar-Hill, Y. (2002) Translocation and utilization of fungal storage lipid in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Plant Physiology* 128: 108-124. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.010466>
- Balassa, I. (1975) Lápok, falvak, emberek. Gondolat Kiadó, Budapest.

- Balogh, M. (1980) A Velencei-tó úszólápvilága és hatása a vízminőségre. A XXII. Hidrobiológiai Napok előadaskivonatai.
- Balogh, M. és Frenyó, V. (1980) Respiration investigations on the sudd soils. *Ann. Univ. Bp., Sect. Biol.* 13-17.
- Balogh, M., Andrikovics, S., Czeglédy, B., Kecskeméti, P., Patkó, Á. és Vári, L. (1980) Soil temperature measuring on the sudd of Lake Velencei/Hungary. *Ann. Univ. Bp. Sect. Biol.* 19-27.
- Balogh, M. (1981) Az úszólápok szukcessziódinamikájáról. A XXIII. Hidrobiológiai Napok előadaskivonatai. Tihany. 6.
- Balogh, M., Andrikovics, S. és Tóth, E. (1982) Úszóláp tanulmányok a Velencei-tavon. A XXIV. Hidrobiológiai Napok előadaskivonata. Tihany. 6.
- Balogh, M., Máté, B. és Tyahun, Sz. (1992) The Ráckeve/Soroksár Danube: input water – sudd – output water system. In: Intern. Sympos. Env. Contan. In Central and Eastern Europe Symp. Proceed 113117.
- Balogh, M. (1983a) A Velencei-tó nyugati medencéjének úszólápjai, és hatásuk a tó vízminőségére. Kandidátusi értekezés MTA, Budapest.
- Balogh, M. (1983b) Patent - Eljárás felszíni vizek eutrofizációjának megakadályozására. Szabadalmi Leírás. Országos Találmányi Hivatal (183 994)
- Balogh, M. (ed) (1989) Magyarország úszólápkatasztere III. Kisvizek úszólápvilága. Kutatási jelentés (Kézirat). KVM, Budapest. 1-29.
- Balogh, M. (ed) (1991) A Ráckeve-Soroksári Dunaág Tájvédelmi Körzet kialakításának az előkészítése. Kut. jelent. (kézirat) KTM Országos Természetvédelmi Hivatal, Budapest. 1-61.
- Balogh, M. (2000a) On the succession of floating bogs I. *Kitaibelia* 5: 9-16.
- Balogh, M. (2000b) Classification of mires. In: Szurdoki E. (ed) Tőzegmohás élőhelyek Magyarországon: kutatás, kezelés, védelem. CEEWEB, Miskolc.
- Balogh, M. (2001a) Die Fragen der Sukzession der schwimmenden Moorvegetation II. *Kitaibelia* 6: 291-297.
- Balogh, M. (2001b) A hazai úszólápok florisztikai értékei. Magyar Biológiai Társaság III. Kárpát-medencei Biológiai Szimpózium 2001. nov.20-22. Előadások összefoglalói 27-32.
- Balogh, M. (2002) Floating bogs in the Őrség Landscape Protected Area. *Kanitzia* 10: 203-210.
- Balogh, M. (2003) Az úszólápok mikroszerkezete és mikroműködései. Magyar Biológiai Társaság III. Kárpát-medencei Biológiai Szimpózium 2003. okt.28-30. Előadások összefoglalói 233-238.
- Baltruschat, H., Santos, V.M., Alves da Silva, D.K, Schellenberg, I., Deubel, A., Sieverding, E., Oehl, F. (2019) Unexpectedly high diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in fertile Chernozem croplands in Central Europe. *Catena* 182: 104135
- Bánhegyi, J. (1937) Budapest környékének discomycetái. Dunántúl Pécsi Egyetemi Könyvkiadó és Nyomda RT., Pécs, 1-26.
- Bánhegyi, J. (1942) Discomyceták a Székelyföldről. *Bot. Közl.* 39: 261-271.
- Bánhegyi, J., Tóth, S., Ubrizsy, G. és Vörös, J. (1985) Magyarország mikroszkopikus gombáinak határozókönyve. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Baral, H.O. és Krieglsteiner, G.J. (1985) Bausteine zu einer Ascomyzeten-Flora der Bundesrepublik Deutschland: in Süddeutschland gefundene. Inoperculate Discomyzeten mit taxonomischen, ökologischen chorologischen Hinweisen und einer Farbtafel. *Beihefte zur Zeitschrift für Mycologie*, 6: 1-226.
- Bathó, A. (1994) Macromycetes on peat bogs of Kelemér. Mikológiai Közlemények, *Clusiana* 33: 63-64.
- Bauer, I.E., Gignac, L.D. és Vitt, D.H. (2003) Development of a peat land complex in boreal western Canada: lateral site expansion and local variability in vegetation succession and long-term peat accumulation. *Canadian Journal for Botany* 8: 833-847.
- Bellamy, D. J. és Rieley, J. (1967) Some ecological statistics of a „miniature bog”. *Oikos* 18: 33-40.

- Bellú, F., Kob, K., Rossi, C. és Turrini, G. (2004) Distribuzione dei Cortinari in Sudtirolo – 2<sup>a</sup> parte. *Journal des J.E.C.* 7: 72-89.
- Błaszczkowski, J. (1995) *Acaulospora koskei*, a new species in Glomales from Poland. *Mycol. Res.* 99: 237-240.
- Błaszczkowski, J. (2012) W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences Kraków Glomeromycota. 1-303.
- Blom et al. (1996) <http://www.ffp.csiro.au/research/mycorrhizae/>
- Bodor, Gy. és Nemes, N. (2013) Fokozódó szúkárosítások Zalában. *Erdészeti Lapok CXLVIII.* évf. 3.: 75-78.
- Boertmann, D. (1995) The genus *Hygrocybe*. (Fungi of Northern Europe-vol.1. Greve, Denmark.
- Boertmann, D. (2000) The genus *Hygrocybe*. (Fungi of Northern Europe-vol.1.) Third printing. Copyright by David Boertmann & The Danish Mycological Society 1995. 1-184.
- Bohrer, K. E., Friese, C. F. és Amon, J. P. (2004) Seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi in differing wetland habitats. *Mycorrhiza*. Springer-Verlag. Published online. 10.1007/s00572-004-0292-7.
- Bon, M. (1992) Clé monographique des espèces Galero-Naucorioides. *Doc. Mycol.* 21: 1-89.
- Bonfante, P. és Genre, A. (2010) Mechanisms underlying beneficial plant-fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. *Nature Communications* 1: 48.
- Boros, Á. (1925) Az úszólápok. *Term.Tud. Közl.* 57: 203-204.
- Boros, Á. (1964) A tőzegmoha és a tőzegmohás lápok Magyarországon. *Vasi Szemle* 18: 53-68.
- Boström, B., Jansson, M., és Forsberg, C. (1982) Phosphorus release from lake sediments. *Archiv für Hydrobiologie, Ergebnisse der Limnologie* 18: 5-59.
- Bragazza, L., Gerdol, R. és Rydin, H. (2003) Effects of mineral and nutrient input on mire biogeochemistry in two geographical regions. *Journal of Ecology* 91: 417-426.
- Brandrud, T.E., Lindström, H., Marklund, H., Melot, J. és Muskos, S. (1989-1998) *Cortinarius Flora Fotografica Vol 1–4. Cortinarius HB, Matfors.*
- Bratek, Z. és Zöld-Balogh, Á. (2001) The key of European *Peziza* species. *Mikológiai Közlemények, Clusiana* 40: 11-46.
- Bratek, Z. és Zöld-Balogh, Á. (2002) Reporting Discomycetes from Hungarian floating mats. *Mikológiai Közlemények, Clusiana* 41: 53-62.
- Bravo, A., Brands, M., Wewer, V., Dörmann, P., Harrison, M.J. (2017) Arbuscular mycorrhiza-specific enzymes FatM and RAM2 fine-tune lipid biosynthesis to promote development of arbuscular mycorrhiza. *New Phytologist* 14: 1631–1645.
- Breitenbach, J. és Kränzlich, F. (1984) *Fungi of Switzerland Vol 1., Ascomycetes. Mycologia, Luzern.*
- Brundrett, M.C. (2002) Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytol.* 154: 275-304. doi: 10.1046/j. 1469-8137. 2002. 00397.x
- Brundrett, M.C. (2009) Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant and Soil* 320: 37-77.
- Bucher, M. (2007) Funktional biology of plant phosphate uptake at root and mycorrhiza interfaces. *New Phytologist* 173 (1): 11-26.
- Buscot, F. és Kottke, I. (1990) The association of *Morchella rotunda* Boudier with roots of *Picea abies* Karst. *New Phytologist* 116: 425-430.
- Chagnon, P.L., Bradley, R.L. és Klironomos, J.N. (2012) Using ecological network theory to evaluate the causes and consequences of arbuscular mycorrhizal community structure. *New Phytologist* (2012) 194: 307–312.
- Camenzind, T. és Rillig, M.C. (2013) Extraradical arbuscular mycorrhizal fungal hyphae in an organic tropical montane forest soil. *Soil Biology and Biochemistry* 64: 96-102.
- Cantelmo, Jr.A.J. és Ehrenfeld, J. G. (1999) Effects of microtopography on mycorrhizal infection in Atlantic white cedar (*Chamaecyparis thyoides* (L.) Mills.). *Mycorrhiza* 8: 175-180.

- Ceballos, I. et al. (2013) The *in vitro* mass-produced model mycorrhizal fungus, *Rhizophagus irregularis*, significantly increases yields of the globally important food security crop cassava. *PLoS ONE* 8 (8): e70633
- Cetto, B. (1976-1993) I funghi dal vero, 1-7. Illustr. 1-3012. Trento.
- Chaudhary, V.B., O'Dell, T.E., Rillig, M.C., Johnson, N.C. (2014) Multiscale patterns of arbuscular mycorrhizal fungal abundance and diversity in semiarid shrublands. *Fungal Ecology* 12: 32-43. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2014.06.003>
- Clark, R.B. és Zeto, S.K. (2000) Mineral acquisition by arbuscular mycorrhizal plants. *Journal of Plant Nutrition* 23:867-902.
- Clymo, R. S. és Hayward, P. M. (1982) The ecology of *Sphagnum*. In: Bryophyte ecology, (ed. A. J. E. Smith): 229-89, Chapman & Hall, London.
- Corazon-Guivin, M.A., Cerna-Mendoza, A., Guerrero-Abad, J.C., Vallejos-Tapullima, A., Carballar-Hernández, S., Alves da Silva, G., Oehl, F. (2019) *Microkamienskia* gen. nov. and *Microkamienskia peruviana*, a new arbuscular mycorrhizal fungus from Western Amazonia. *Nova Hedwigia*, 109 (3-4): 355–368.
- Cornwell, W.K., Bedford, B.L. és Chapin, C.T. (2001) Occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi in a phosphorus-poor wetland and mycorrhizal response to phosphorus fertilization. *Am. Journal of Botany* 88: 1824–1829.
- Courtecuisse, R. és Duhem, B. (1995) *Mushrooms and Toadstools of Britain and Europe*. Harper Collins, London.
- Czeglédy, B. és Kertész, Gy. (1980) A Rotatoria plankton rendszertani és ökológiai vizsgálata a Velencei-tó nyugati részén. A XXII. Hidrobiol. Napok Előadáskivonatai. Tihany. 8.
- Dahlstrom, J.L., Smith, J.E., Weber, N.S. (2000) Mycorrhiza-like interaction by *Morchella* with species of the Pinaceae in pure culture synthesis. *Mycorrhiza* 9 (5): 279-285.
- Davison, J., Moora, M., Öpik, M., Adholeya, A., Ainsaar, L., Bâ, A., Burla, S., Diedhiou, A.G., Hiiesalu, I., Jairus, T., Johnson, N.C., Kane, A., Koorem, K., Kochar, M., Ndiaye, C., Pärtel, M., Reier, Ü., Saks, Ü., Singh, R., Vasar, M., Zobel, M. (2015) Global assessment of arbuscular mycorrhizal fungus diversity reveals very lowendemism. *Science* 28: 349, 6251; 970-973.
- Den Bakker, H.C. és Noordeloos, M.E. (2005) A revision of European species of *Leccinum* Gray and notes on extralimital species. *Persoonia* 18: 511-587.
- Dennis, R.W.G. (1981) *British Ascomycetes*. J. Cramer, Vaduz.
- Denny, P. (1991) Africa. In: Finlayson M. és Moser M. (eds) *Wetlands International Waterfowl and Wetlands Research Bureau, facts on file*. Oxford, New York. 115-148.
- Dózsa-Farkas, K. (1990) New *Enchytraeid* species from *Sphagnum*-bogs in Hungary /Oligochaeta: Enchytraeidae/. *Acta Zool. Hung.* 36: 265-274.
- Dömsödy, J. (1977) Lápi eredetű szervesanyag tartalékaink mezőgazdasági hasznosítása. *Mezőgazdasági Kiadó, Budapest*, 1-123.
- Duchesne, L.C. és Weber, M. (1993) High incidence of the edible morel *Morchella conica* in a Jack pine, *Pinus banksiana*, following prescribed burning. *Canadian Field-Naturalist* 107: 114-116.
- Felsenstein, J. (1989) PHYLIP – Phylogeny Inference Package (Version 3.2). *Cladistics* 5: 164-166.
- Finlayson, C.M., Roberts, J. Chick, A.J. és Sale, P.J.M. (1983) The biology of Australian weeds. II. *Typha domingensis* Pers. and *Typha orientalis* Presl. *J Aust. Inst. Agric Sci.* 49: 3-10.
- Finlayson, M. és Moser, M. (1991) (eds) *Wetlands. International Waterfowl and Wetlands Research Bureau, facts on file*. Oxford, New York. 1-224.
- Francis, R. és Read, D.J. (1995): Mutualism and antagonism in the mycorrhizal symbiosis, with special reference to impacts on plant community structure. *Canadian Journal of Botany*, 73 (S1): 1301-1309.
- Frank, B.F. (1885) Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 3: 128-145.

- Galván, G.A., Parádi, I., Burger, K., Baar, J., Kuyper, T.W., Scholten, O.E. és Kik, C. (2009) Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in onion roots from organic and conventional farming systems in the Netherlands. *Mycorrhiza* 19: 317-328.
- Gerdemann, J.W (1968) Vesicular-arbuscular mycorrhiza and plant growth. *Ann. Rev. Phytopathol.* 6: 397-418.
- Gunda, B. (1977) Csikász. In: Magyar Néprajzi Lexikon I. Akadémiai Kiadó, Budapest. 503-506.
- Gunda, B. (1980) Lápi kút. In: Magyar Néprajzi Lexikon III. Akadémiai Kiadó, Budapest. 408-410.
- HACH COMPANY (1992) Water analysis handbook. Loveland, Colorado, U.S.A. 2nd Edition. 1-831.
- Hackney, C.T., Padgett, D.E. és Posey, M.H. (2000) Fungal and bacterial contributions to the decomposition of *Cladium* and *Typha* leaves in nutrient enriched and nutrient poor areas of the Everglades, with a note on ergosterol concentrations in Everglades soils. *Mycological Research* 104: 666-670.
- Halász, K., Zagyva, T., Bratek, Z., Zöld-Balogh, Á., Albert, L. (2003) A *Hygrocybe* nemzetség rendszertani problémái. In: Háromoldalú Botanikai és Mikológiai Konferencia, Szentgottárd. 06.26. - 06.29. 136-145.
- Halbritter, A. (1996) Kekenylevelű gyékény (*Typha angustifolia*) rhizoplán baktérium-közösségeinek vizsgálata. Szakdolgozat. ELTE TTK Mikrobiol. Tanszék. Budapest.
- Hambleton, S. és Currah, R.S. (2000) Molecular characterization of the mycorrhizas of woody plants. In: Jain SM, Minocha SC (eds) Molecular biology of woody plants.
- Harrison, M.J. és van Buuren, M.L. (1995) A phosphate transporter from the mycorrhizal fungus *Glomus versiforme*. *Nature* 378: 626–629. <https://doi.org/10.1038/378626a>
- Harrison, M.J. (1999) Molecular and cellular aspects of the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 50:361–389 <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.50.1.361>
- Harrison, M.J. (2005) Signaling in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Annual Review of Microbiology* 59: 19-42.
- Hawksworth, D.L., Kirk, P.M., Sutton, B.C. és Pegler, D.N. (1995) Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi. CAB International. University Press, Cambridge.
- Heijden, M.G.A.v.d., Martin, F.M., Selosse, M.-A. és Sanders, I.R. (2015) Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New Phytologist* 205: 1406-1423.
- Heilman, P.E. (1968) Relationship of availability of phosphorus and cations to forest succession and bog formation in interior Alaska. *Ecology* 49: 331-336.
- Helgason, T., Daniell, T.J., Husband, R., Fitter, A.H. és Young, J.P.W. (1998) Ploughing up the wood-wide web? *Nature* 394: 431.
- Hengstmengel, J. (1996) Notes on *Hymenoscyphus* II. On three non-fructicolous species of the "fructigenus-group" with croziers. *Persoonia* 16: 191-207.
- Herman, O. (1887/1888) A magyar halászat könyve 1-2. Királyi Magyar Természettudományi Társulat, Budapest.
- Hijri, I., Sýkorová, Z., Oehl, F., Ineichen, K., Mäder, P., Wiemken, A. és Redecker, D. (2006) Communities of arbuscular mycorrhizal fungi in arable soils are not necessarily low in diversity. *Mol. Ecol.* 15: 2277-2289.
- Hodge, A., Helgason, T., Fitter, A.H. (2010) Nutritional ecology of arbuscular mycorrhizal fungi. *Fungal Ecology* 3: 267–273.
- Holmgren, P.K., Holmgren, N.H. és Barnett, L.C. (1990) Index herbariorum 1. The herbaria of the world 8<sup>th</sup> edition. *Regnum Vegetabile* 120: 1-693.
- Horn, S., Hempel, S., Verbruggen, E., Rillig, M.C. és Caruso, T. (2017) Linking the community structure of arbuscular mycorrhizal fungi and plants: a story of interdependence?. *ISME J* 11: 400–411. <https://doi.org/10.1038/ismej.2017.5>
- Huffman, R.T. és Lonard, R.E. (1983) Successional patterns on floating vegetation mats in a southwestern Arkansas bald cypress swamp. *Castanea* 48: 73-78.



- Illyés, Z. (2006) A Peszéradacsi rétek (Kunpeszér) szarvasbangó (*Ophrys scolopax* ssp. *scolopax*) populációjának fenológiai vizsgálatai és mikorrhiza gomba partnereinek azonosítási kísérlete. Kutatási jelentés a Duna-Ipoly Nemzeti Park megbízásából. Kézirat 1–7.
- Illyés, Z., Rudnóy, Sz. és Bratek, Z. (2005a) Aspects of in situ, in vitro germination and mycorrhizal partners of *Liparis loeselii*. Proceedings of the 8<sup>th</sup> Hungarian Congress on Plant Physiology and the 6<sup>th</sup> Hungarian Conference on Photosynthesis. *Acta Biologica Szegediensis* 49: 137-139.
- Illyés, Z., Eszéki, E., Rudnóy, Sz., Szegő, D. és Bratek, Z. (2005b) Ex situ conservation of *Liparis loeselii* (Orchidaceae) at Eötvös Lorand University, Hungary. XVII. International Botanical Congress, Vienna, Austria Center, 17–13 July 2005. Abstracts. 605.
- Illyés, Z. (2011) Hazai lápi kosborfajok aktív védelmét megalapozó élőhelyi és laboratóriumi vizsgálatok, különös tekintettel a hagymaburok (*Liparis loeselii*) és a tőzegorchidea (*Hammarbya paludosa*) fajokra. Doktori értekezés. Eötvös Loránd Tudományegyetem, Növényélettani és Molekuláris Növénybiológiai Tanszék. Budapest.
- Javot, H., Pumplin, N. és Harrison, M.J. (2007) Phosphate in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: transport properties and regulatory roles. *Plant, Cell and Environment* 30: 310–322. doi: 10.1111/j.1365-3040.2006.01617.x
- Járai-Komlódi, M. (1979) Pollenstatisztikai vizsgálatok a Velencei-tó üledékrétegeiből. VITUKI Témabeszámoló. Kézirat, 1-9. táblázat.
- Ji, B. és Bever, J.D. (2016) Plant preferential allocation and fungal reward decline with soil phosphorus: implications for mycorrhizal mutualism. *Ecosphere* 7 (5): e01256. 10.1002/ecs2.1256
- Johnson, N.C., Tilman, D. és Wedin, D. (1992) Plant and soil controls on mycorrhizal fungal communities. *Ecology* 73: 2034–2042.
- Johnson, N.C., Graham, J.H. és Smith, F.A. (1997) Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytologist* 135: 575-585.
- Johnson, N.C. és Gehring, C.A. (2007) Mycorrhizas: Symbiotic mediators of rhizosphere and ecosystem processes. In: Zoe, G.C. and Julie, L.W. ed. The rhizosphere. Academic Press. Burlington. 73-100.
- Junk, W. (1970) Investigations on the ecology and production biology of the "floating meadows" (*Paspalo-Echinocloetum*) on the middle Amazon: The floating vegetation and its ecology. *Amazonia* 2: 449-495.
- Justin, S.H.F.W. és Armstrong, W. (1987) The anatomical characteristics of roots and plant response to soil water-logging. *New Phytologist* 106: 465-495.
- Kádár, L. (1965): Biogeográfia. Tankönyvkiadó, Budapest. 1-407.
- Karandashov, V., Nagy, R., Wegmüller, S., Amrhein, N. és Bucher, M. (2004) Evolutionary conservation of a phosphate transporter in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. PNAS 101 (16): 6285-6290. <https://doi.org/10.1073/pnas.030607410>
- Keeley, J.E. (1980) Endomycorrhizae influence growth of blackgum seedlings in flooded soils. *Am J Bot.* 67: 6-9.
- Keymer, A., Pimprakar, P., Wewer, V., Huber, C., Brands, M., Bucerius, S.L., Delaux, P.-M., Klingl, V., von Röpenack-Lahaye, E., Wang, T.L., Eisenreich, W., Dörmann, P., Parniske, M., Gutjahr C. (2017) Lipid transfer from plants to arbuscular mycorrhiza fungi. *eLife*;6:e29107. DOI: 10.7554/eLife.
- Kellogg, L.E. és Bridgman, S.D. (2003) Phosphorus retention and movement across an ombrotrophic-minerotrophic peatland gradient. *Biogeochemistry* 63: 299–315. <https://doi.org/10.1023/A:1023387019765>
- Kirk, P.M. és Ansell, A.E. (1992) Authors of fungal names. Index of Fungi Supplement, CAB International, Wallingford.
- Kivlin, S.N., Hawkes, C.V. és Treseder, K.K. (2011) Global diversity and distribution of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biology & Biochemistry* 43: 2294-2303.
- Klironomos, J., Zobel, M., Tibbett, M., Stock, W.D., Rillig, M.C., Parrent, J.L., Moora, M. és Koch, A.M. (2011) Forces that structure plant communities: quantifying the importance of

- the mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist* 189: 366–370. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03550.x>
- Kohout, P., Sýkorová, Z., Čtvrtlíková, M., Rydlová, J., Suda, J., Vohník, M. és Sudová, R. (2012) Surprising spectra of root-associated fungi in submerged aquatic plants. *FEMS Microbiol. Ecol.* 80: 216-235.
- Koide, R.T. és Schreiner, R.P. (1992) Regulation of the vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol Biol.* 43: 557-81.
- Kotlaba, F. és Kubička, J. (1960) Die Mykoflora des Moores „Rotes Moos“ bei Schalmanowitz in ihrer Beziehung zur Mykoflora der südböhmischen Torfgebiete. *Česká Mycologie* 14: 90-100.
- Kovács, G. (1991) A Ráckevei (Soroksári) Dunaág úszólápjainak hatása a víz bakteriológiai minőségére. Szakdolgozat. ELTE Tanárképző Főiskolai Kar, Budapest.
- Kovács, G., Burghardt, J., Pradella, S., Schumann, P., Stackebrandt, E. és Márialigeti, K. (1999) *Kocuria palustris* sp. nov. and *Kocuria rhizophila* sp. nov., isolated from the rhizoplane of the narrowleaved cattail (*Thypha angustifolia*). *Int. Journ. Of Syst. Bact.* 49: 167-173.
- Kovács, M.G. (2008): Magyarországi növények mikorrhizáltsági vizsgálatának összefoglalása. Mit mondhatnak ezek az adatok? *Kitaibelia*, 13 (1): 62-73.
- Kreisel, H. et al. (1987) Pilzflora der D.D.R. Basidiomycetes. (Gallert-, Hut- und Baupilze). G. Fischer Verlag, Jena, 281.
- Krieglsteiner, G.J. (ed) (2001) Die Grosspilze Baden-Württembergs, Band 3: 33-77. Verlag Eugen Ulmer GmbH & Co., Stuttgart, Germany.
- Krjueger, L. (1968) Ucsenie zapiszki Permszkogo Pedagogicseskogo Insztituta. Perm. 69-70.
- Krüger, M., Walker, C. és Schüßler, A. (2011) *Acaulospora brasiliensis* comb. nov. and *Acaulospora alpina* (Glomeromycota) from upland Scotland: morphology, molecular phylogeny and DNA-based detection in roots. *Mycorrhiza* 21: 577-587.
- Krüger, M., Krüger, C., Walker, C., Stockinger, H., Schüßler, A. (2012) Phylogenetic reference data for systematics and phylotaxonomy of arbuscular mycorrhizal fungi from phylum to species level. *New Phytologist* 193 (4): 970-984.
- Kulczynski, S. (1949) Torfowiska Polesia (Peat bogs of Polesie). Krakow 1-356.
- Larson, J. S. (1991) North America. In: Finlayson M., Moser M. (eds) Wetlands. International Waterfowl and Wetlands Research Bureau, facts on file. Oxford, New York. 57-84.
- László, K. (1970) Contributii la cunoasterea macromicetelor din Bazinul Sf. Gheorghe si împrejurimi. *Aluta* 2: 63-74.
- László, K. (1972) New contributions to the knowledge of the higher fungi of Romania S. R. *Aluta*: 41-60.
- László, K. (1979) Noi contributii la cunoasterea macromicetelor din Bazinul Sf. Gheorghe si imprejurimi. *Aluta*: 10-11: 415-419.
- László, K., Pázmány, D. és Kovács, S. (1981) Adatok a Nemere-hegységhez tartozó Veresvíz-völgy nagygombáinak ismeretéhez. *Aluta*: 353-361.
- László, K., Albert, L. és Sarkadi, Z. (1988) Research of large mushrooms and their further data in counties Harghita and Kovászna II. Mikológiai Közlemények, *Clusiana* 27: 163-177.
- Lázár, Zs., Pál-Fám, F. és Rimóczi, I. (2000) Data Concerning the Mushrooms of the Peat Bogs of Székelyföld (Eastern Transylvania, Romania). *Aluta* 23: 67-72.
- Lin, K. et al. (2014) Single nucleus genome sequencing reveals high similarity among nuclei of an endomycorrhizal fungus. *PLOS Genetics*. Volume: 10. Issue 1. e1004078.
- Lizoň, P. (1992) The genus *Hymenoscyphus* (Helotiales) in Slovakia, Czechoslovakia. *Mycotaxon* 45: 1-59.
- Löytynoja, A. (2014) Phylogeny-aware alignment with PRANK. In Multiple sequence alignment methods Humana Press, Totowa, NJ.: 155-170.
- Lugo, M.A. és Cabello, M.N. (2002) Native arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) from mountain grassland (Córdoba, Argentina) I. Seasonal variation of fungal spore diversity. *Mycologia* 94 (4): 579-586. <https://doi.org/10.1080/15572536.2003.11833186>

- Lukas, R.E. és Davis, J.F. (1961) Relationships between pH values of organic soils and availabilities of 12 plant nutrients. *Soil Science* 92: 177-81.
- Mandyam, K. és Jumpponen, A. (2005) Seeking the elusive function of the root-colonising dark septate endophytic fungi. *Studies in Mycology* 53: 173-189. <https://doi.org/10.3114/sim.53.1.173>
- Martinez-Garcia, L.B., Richardson, S.J., Tylanakis, J.M., Peltzer, D.A., Dickie, I.A. (2015) Host identity is a dominant driver of mycorrhizal fungal community composition during ecosystem development. *New Phytologist* 205: 1565–1576.
- Medardi, G. (1992) Alcuni funghi del genere *Tapesia* Fuck. 1870. *RdM* 34: 151-154.
- Metsävainio, K. (1931) Untersuchungen über das Wurzelsystem der Moorpflanzen. *Annales Botanici Societatis Zoologicae Botanici Fennici 'Vanamo'* 1: 1-418.
- Miller, S.P. és Bever, J.D. (1999) Distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in stands of the wetland grass *Panicum hemitomom* along a wide hydrologic gradient. *Oecologia* 119: 586-592.
- Miranda, M.H. és Reader, R.J. (2005) The role of the external mycelium in early colonization for three arbuscular mycorrhizal fungal species with different colonization strategies. *Pedobiologia* 49: 269—279. doi:10.1016/j.pedobi.2004.12.001
- Mitsch, W. J. és Gosselink, J. G. (eds) (1993) *Wetlands*. Second Edition. Van Nostrand Reinhold, New York.
- Moesz, G. (1910) A Rétyi Nyír növényzete. *M. Bot. Lapok* 9: 333-359.
- Montero Sommerfeld, H., Díaz, L.M., Alvarez, M., Añazco Villanueva, C., Matus, F., Boon, N., Boeckx, P. és Huygens, D. (2013) High winter diversity of arbuscular mycorrhizal fungal communities in shallow and deep grassland soils. *Soil Biol & Biochem.* 65: 236-244.
- Moor, M. és Zobel, M. (2010) Arbuscular mycorrhizae and plant–plant interactions. In: Pugnaire, F.I. (ed.) *Positive plant interactions and community dynamics*. 79–98. CRC Press, London, UK.
- Moore, P.D. és Bellamy, D.J. (1974) *Peatlands*. Springer, New York.
- Moreau, P.A. (2002) Analyse écologique et patrimoniale des champignons supérieurs dans les tourbières des Alpes du Nord. PhD thesis. Université de Savoie, France.
- Montesinos-Navarro, A., Segarra-Moragues, J.G., Valiente-Banuet, A. és Verdu, M. (2012) The network structure of plant-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 194: 536-547.
- Moser, M. (1983) *Die Röhrlinge und Blätterpilze*. Kleine Kryptogamenflora IIb/2 Basidiomyceten 2 Teil, 5 Auflage. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Mueller, G.M, Bills, G.F. és Foster, M.S. (2004) *Biodiversity of Fungi: Inventory and Monitoring Methods*. Academic. 777.
- Mukerji, K.G. és Mandeep, K. (1998) „Mycorrhizal relationships of wetlands and rivers associated plants” In Majumdar, S.K., Miller, E.W. and Brenner, F.J. Ed. (1998) *Ecology of Wetlands and Associated Systems*. The Pennsylvania Academy of Science. Easton, PA.
- Muthukumar, T., Udaiyan, K. és Shanmughavel, P. (2004) Mycorrhiza in sedges - an overview. *Mycorrhiza* 14: 65–77.
- National Wetlands Working Group (1997) *The Canadian wetland classification system*, 2nd edn., University of Waterloo, Canada.
- Nikolausz, M. (1998) Molekuláris módszerek alkalmazása a Keskenylevelű gyékény rhizoplán baktériumközössége faji diverzitásának megismerésében. Szakdolgozat. ELTE TTK Mikrobiológiai Tanszék, Budapest.
- Oehl, F., Redecker, D. és Sieverding, E. (2005) *Glomus badium*, a new sporocarpic mycorrhizal fungal species from European grasslands with higher soil pH. *Journal of Applied Botany and Food Quality* 79: 38-43.
- Oehl, F., Laczko, E., Bogenrieder, A., Stahr, K., Bosch, R., van der Heiden, M. és Sieverding, E. (2010) Soil type and land use intensity determine the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Soil Biology & Biochemistry* 42: 724-738.

- Ohtomo, R. és Saito, M. (2005) Polyphosphate dynamics in mycorrhizal roots during colonization of an arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytologist* 167: 571–578. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01425.x>
- Oldroyd, G.E.D. (2013) Speak, friend, and enter: signalling systems that promote beneficial symbiotic associations in plants. *Nature Reviews Microbiology* 11: 252–263.
- Öpik, M., Moora, M., Liira, J., és Zobel, M. (2006) Composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungal communities in different ecosystems around the globe. *Journal of Ecology* 94: 778–790.
- Öpik, M. et al. (2013) Global sampling of plant roots expands the described molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 23: 411–430.
- Pallis, M. (1915) The structural history of Plav: the floating fen of the delta of the Danube. *Journal of the Linnean Society, Botany* 43: 233–290.
- Parniske, M. (2008) Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nature Reviews Microbiology* 6: 763–775.
- Pendergast IV, T.H., Burke, D.J. és Carson, W.P. (2013) Belowground biotic complexity drives aboveground dynamics: a test of the soil community feedback model. *New Phytologist* 197: 1300–1310. doi: 10.1111/nph.12105
- Phillips, R. (1981) Mushrooms and other fungi of Great Britain & Europe. Pan Books Ltd, London.
- Podani, J., (2001) SYN-TAX 2000. Computer Programs for Data Analysis in Ecology and Systematics. User's Manual. Scientia, Budapest.
- Pokorny, A. (1862) Magyarország tözegtelepei. *Mat. Termtud. Közl.* 2: 78–144.
- Pop, A. (1990) Contributions to the study of Romanian Helotiales (Ascomycetes). *Contributii Botanice, Cluj-Napoca* 63–66.
- Pozo, M.J., Lopez-Raez, J.A., Azcon-Aguilar, C. és Garcia-Garrido, J.M. (2015) Phytohormones as integrators of environmental signals in the regulation of mycorrhizal symbioses. *New Phytologist* 205: 1431–1436.
- Post, L. von és Granlund, E. (1925) Södra Sveriges torvtillgångar. *Sver. Geol. Unders.* 19: 4.
- Powell, C. L. (1975). Rushes and sedges are non-mycotrophic. *Plant Soil* 42: 481–484.
- Pringle, A. és Bever, J.D. (2002) Divergent phenologies may facilitate the coexistence of arbuscular mycorrhizal fungi in a North-Carolina grassland. *American Journal of Botany* 89 (9): 1439–1446.
- Ramsar, (1987) Convention on wetlands (Ramsar, Iran, 1971), as amended in 1982 and 1987. Ramsar Convention Bureau, Gland.
- Redecker, D. (2000) Specific PCR primers to identify arbuscular mycorrhizal fungi within colonized roots. *Mycorrhiza* 10:73–80.
- Redecker, D., Kodner, R. és Graham, L.E. (2000a) Glomalean fungi from the Ordovician. *Science* 289: (5486): 1920–1921.
- Redecker, D., Morton, J.B. és Bruns, T.D. (2000b) Ancestral lineages of arbuscular mycorrhizal fungi. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 14: 276–284.
- Redecker, D., Hijri, I. és Wiemken, A. (2003) Molecular identification of arbuscular mycorrhizal fungi in roots: perspectives and problems. *Folia Geobotanica* 38: 113–124.
- Redecker, D. (2006) Molecular Ecology of Arbuscular Mycorrhizal Fungi: a Review of PCR-based Techniques. In: *Molecular Approaches to Soil, Rhizosphere and Plant Microorganism Analysis* (eds: Cooper J.E. and Rao J.R.), CAB International, UK.
- Reinoso, R., Cajas, D., Chung, P., Garrido, N., González, M., Oses, R. és Robledo, J. (2005) Evaluation of the mycorrhization process on plants of the species *Castanea sativa* (Fagaceae) with mycorrhizal *Tuber aestivum* and *Morchella conica* (Ascomycetes). IV. International Workshop Edible Mycorrhizal Mushrooms. Spain, 29. Nov. – 2. Dec. 2005. Abstracts 107.
- Remy, W., Taylor, T.N., Hass, H. és Kerp, H. (1994) Four hundred–million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae. *Proc Nati Acad Sci USA* 91: 11841–11843.
- Répcs, L., Bratek, Z., Kovács, G. és Balogh, M. (1998) Mycorrhiza-formation of plants living in a Hungarian floating mat (Fekete-tó). *Botanikai Közlemények* 85: 89–93.

- Reynolds, E.S. (1963) The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. *J. Cell. Biol.* 17: 208-212.
- Rodriguez, R.J., White, J.F., Jr., Arnold, A.E. és Redman, R.S. (2009) Fungal endophytes: diversity and functional roles. *New Phytologist* 182: 314-330.
- Rosendahl, S. (2008) Communities, populations and individuals of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 178: 253-266.
- Ruttner, F. (1963) Fundamentals of Limnology, 3rd edition. University of Toronto Press, Canada.
- Rydin, H. és Jeglum, J.K. (2006) The Biology of Peatlands. Oxford University Press, New York. 1-343.
- Saarinen, T. (1996) Biomass and production of two vascular plants in a boreal mesotrophic fen. *Canadian Journal of Botany* 74: 934-38.
- Salo, K. (1993) The composition and structure of macrofungus communities in boreal upland type forests and peatlands in North Karelia, Finland. *Karstenia* 33: 61-99.
- Schumacher, T. (1990) The genus *Scutellinia*. *Opera Botanica* 101.
- Schüßler, A. (2014) Glomeromycota: species list. (WWW document) URI. <http://schuessler.userweb.mwn.de/amphylo> (accessed 9 November 2013).
- Schwab, S.M., Menge, J.A. és Tinker, P.B. (1991) Regulation of nutrient transfer between host and fungus in vesicular-arbuscular mycorrhizas. *New Phytologist* 117: 387-398.
- Selosse, M.A., Richard, F., He, X., Simard, S.W. (2006) Mycorrhizal networks: des liaisons dangereuses? *Trends in Ecology and Evolution* 21 (11): 621-628.
- Shachar-Hill, Y., Pfeffer, P.E., Douds, D., Osman, S.F., Doner, L.W. és Ratcliffe, R.G. (1995) Partitioning of intermediary carbon metabolism in vesicular arbuscular mycorrhizal leek. *Plant Physiology* 108: 7-15.
- Shannon, C.E. és Weaver, W. (1948) A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal* 27: 379-423. 623-656.
- Simard, S.W., Perry, D.A., Jones, M.D., Myrold, D.D., Durall, D.M., Molina, R. (1997): Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field. *Nature* 388 (6642): 579-582.
- Smith, S.E. és Read, D.J. (1997) Mycorrhizal symbiosis. (2nd edn.). Academic Press, London, UK.
- Smith, F.A., Smith, S.E. (1997) Tansley review No. 96. Structural diversity in (vesicular) arbuscular mycorrhizal symbioses. *New Phytologist* 137 (3): 373-388.
- Smith, S.E. és Read, D.J. (2008) Mycorrhizal symbiosis. (3rd edn.). Academic Press, London, UK.
- Smith, S.E. és Smith, F.A. (2011). Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. *Annual Review of Plant Biology* 62: 227-250.
- Soó, R. (1962) Növényföldrajz. (4. kiadás) Tankönyvkiadó, Budapest.
- Søndergaard, M., és Laegaard, S. (1977) Vesicular arbuscular mycorrhiza in some aquatic vascular plants. *Nature* (London) 268: 232-233.
- Stahl, E. (1900) Der Sinn der Mycorrhizenbildung. Eine vergleichend-biologische Studie. *Jarbücher für wissenschaftliche Botanik*: 539-668.
- Stefanovits, P. (1963) Magyarország talajai 2. kiadás, Akadémiai Kiadó, Budapest, 1-442.
- Stefanovits, P. (1981) Talajtan. Mezőgazdasági Kiadó. Budapest. 1-380.
- Steffen, H. (1931) Vegetationskunde von Ostpreußen. Gustav Fischer Verlag, Jena. 406.
- Stendlung, D.L. és Charvat, I.D. (1994) Vesicular arbuscular mycorrhizae in floating wetland mat communities dominated by *Typha*. *Mycorrhiza* 4:131-137.
- Sümegei, P. (2000) Negyedidőszaki paleoökológia szerepe a magyarországi lápok vizsgálatában. in ed.: Szurdoki Erzsébet. Tőzegmohás élőhelyek Magyarországon: kutatás, kezelés, védelem. Budapest, Gömörszőlős, Miskolc.
- Svrček, M. (1962) Discomycety z Nizkých Tater, nalezené behem posjezdové exkurze II. SEM. 1960. *Česká Mycologie* 16: 87-114.
- Swan, J.M.A. és Gill, A. M. (1970). The origin, spread and consolidation of a floating bog in Harvard Pond, Petersham, Massachusetts. *Ecology* 51: 829-840.

- Sýkorová, Z., Ineichen, K., Wiemken, A. és Redecker, D. (2007a) The cultivation bias: different communities of arbuscular mycorrhizal fungi detected in roots from the field, from bait plants transplanted to the field, and from a greenhouse trap experiment. *Mycorrhiza* 18: 1-14.
- Sýkorová, S., Wiemken, A. és Redecker, D. (2007b) Co-occurring *Gentiana verna* and *Gentiana acaulis* and their neighboring plants in two Swiss upper montane meadows harbor distinct arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Appl. Environ. Microbiol.* 73: 5426-5434.
- Szabó, I.M. (1998) A bioszféra mikrobiológiája IV. A környezet-mikrobiológia vizsgáló módszerei I. Akadémiai Kiadó, Budapest. 1-932.
- Tedersoo, L., Hansen, K., Perry, B.A. és Kjoller, R. (2006) Molecular and morphological diversity of peizalean ectomycorrhiza. *New Phytologist* 170: 581-596.
- Tisserant et al. (2013) Genome of an arbuscular mycorrhizal fungus provides insight into the oldest plant symbiosis. *PNAS.* 110. 50: 20117-20122.
- Thormann, M.N., (2006) The role of fungi in boreal peatlands. (6.) Ecological Studies, Vol. 188. In: Wieder, R.K. és Vitt, D.H. (Eds.) Boreal Peatland Ecosystems. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 101-123.
- Torrecillas, E., Alguacil, M.M. és Roldan, A. (2012) Host preferences of arbuscular mycorrhizal fungi colonizing annual herbaceous plant species in semiarid Mediterranean prairies. *Applied and Environmental Microbiology* 78: 6180-6186.
- Toth, R., Doane, C., Bennett, E. és Alexander, T. (1990) Correlation between host-fungal surface areas and percent colonization in VA mycorrhizae. *Mycologia* 82. 519-522.
- Tóth, S. (1962) Data to the Knowledge of Microscopic Fungi in Hungary IV. *Fragmenta Botanica Musei Historico-Naturalis Hungarici* 2(1-4): 1-20.
- Tóth, S. (1970) Data to the Knowledge of Microscopic Fungi in Hungary V., *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae* 16(1-2): 241-251.
- Trappe, J.M. (1987) Phylogenetic and ecologic aspects of mycotrophy in the angiosperms from an evolutionary standpoint. In: Safir G.R. (szerk.): Ecophysiology of VA mycorrhizal plants. CRC Press, Boca Raton, Fla, 5-25.
- Trappe, J.M. (1996) What is the mycorrhiza? In: Azcon-Aguilar C. Barea, J. M. (szerk.) Mycorrhiza in integrated systems- from genes to plant development. Proceeding of Fourth European Symposium on Mycorrhiza. Commission of the European Union, Luxembourg, 3-6.
- Trépanier, M., Bécard, G., Moutoglis, P., Willemot, C., Gagné, S., Avis, T.J., és Rioux A.-J. (2005) Dependence of arbuscular-mycorrhizal fungi on their plant host for palmitic acid synthesis. *Applied and Environmental Microbiology* 71 (9): 5341-5347.
- Trouvelot, A., Kough, J.L. és Gianinazzi-Pearson, V. (1986) Mesure du taux de mycorrhization VA d'un système racinaire. Recherche de méthodes d'estimation ayant une signification fonctionnelle. In: Mycorrhizae: physiology and genetics-Les mycorrhizes: physiologie et génétique. Proceeding of the 1st ESM/1er SEM, Dijon, 1-5 July 1985.-INRA, Paris. 217-221.
- Tsui, K. M. és Hyde, K. D. (eds) (2003) Introduction. In: Freshwater Mycology. Fungal Diversity Press, Hong-Kong, 1-3.
- Uhlmann, E., Görke, C., Petersen, A. és Oberwinkler, F. (2006) Arbuscular mycorrhizae from arid parts of Namibia. *Journal of Arid Environments* 64: 221-237.
- Újvárosi, M. (1941) Érdekes páfrányelőfordulás a Rétyi Nyíren. *Borbásia* 3: 36-37.
- Urbonas, V., Kalamees, K., és Lukin, M. (1974) The list of the Agaricales flora of the Baltic Republics (Lithuania, Latvia, Estonia). *Vilnius* 1-130.
- Yang, W., Zheng, Y., Gao, C., He, X., Ding, Q., Kim, Y., Rui, Y., Whang, S. és Guo, L-D. (2013) The arbuscular mycorrhizal fungal community response to warming and grazing differs between soil and roots on the Qinghai-Tibetan Plateau. *PLoS ONE* 8(9): e76447.
- Yao, Y. és Spooner, J.B.M. (1996) Notes on British species of *Geopora*. *Mycological Research* 100(1): 72-74.

- Vandenkoornhuyse, P., Ridgway, K.P., Watson, I.J., Fitter, A.H. és Young, J.P.W. (2003) Coexisting grass species have distinctive arbuscular mycorrhizal communities. *Molecular Ecology* 12: 3085-3095.
- van der Heiden, M. G.A., Martin, F.M., Selosse, M.A. és Sanders, I.R. (2015) Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New Phytologist* 205: 1406-1423.
- Van Duzer, C.A. (2004) Floating Islands: A Global Bibliography, with an Edition and Translation of GC Munz's *Exercitatio academica de insulis natantibus* (1711). Cantor Press, Los Altos Hills, California.
- Van Duzer, C.A. (2006) Floating Islands: Addenda to a Global Bibliography, with an Edition and Translation of GC Munz's *Exercitatio academica de insulis natantibus* (1711). Cantor Press, Los Altos Hills, California.
- Vass, A. és Tóth, S. (1958) Mikroszkópikus gombák a Mecsek hegységéből. Janus Pannonius Múzeum évkönyve. (1957): 155-162.
- Vass, A. (1960) Mikroszkópikus gombák Dél-Baranyából. I. Janus Pannonius Múzeum évkönyve: 69-73.
- Vass, A. (1984) Recent data on the microscopic fungi of the Mecsek Mountains and environs. XII. Janus Pannonius Múzeum évkönyve 29 (1984): 17-22.
- Vass, A. (1985) Recent data on the microscopic fungi of the Mecsek Mountains and environs. XIII. Janus Pannonius Múzeum évkönyve 28 (1983): 7-13.
- Vass, A. (1989) The microscopic fungi of the old juniper woodland of Barcs, South Hungary. Janus Pannonius Múzeum évkönyve 33 (1988): 7-17.
- Vašutová, M. (2005) *Macrofungi*. In: Ecology and palaeoecology of spring fens of the West Carpathians (eds. Pouličková, A., Hájek, M., Rybníček, K.), Palacký University, Olomouc: 131-150.
- Verbruggen, E., van der Heijden, M.G.A., Weedon, J.T., Kowalchuk, G.A. és Røling, W.F.M. (2012) Community assembly, species richness and nestedness of arbuscular mycorrhizal fungi in agricultural soils. *Molecular Ecology* 21: 2341-2353.
- Verhoeven, J.T.A. (1986) Nutrient dynamics in minerotrophic peat mires. *Aquatic Botany* 25: 117-137.
- Vesterholt, J. (2005) *The genus Hebeloma*. Fungi of Northern Europe, Vol 3. Danish Mycological Society, Copenhagen.
- Wang, B., Qiu, Y.L. (2006) Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza* 16 (5): 299-363.
- Wang, E., Schornack, S., Marsh, J.F., Gobbato, E., Schwessinger, B., Eastmond, P., Schultze, M., Kamoun, S., Oldroyd, G.E. (2012) A common signaling process that promotes mycorrhizal and oomycete colonization of plants. *Current Biology* 22: 2242-2246. doi: 10.1016/j.cub.2012.09.043, PMID: 23122843
- Weber, C.A. (1902) Über die Vegetation und Entstehung des Hochmoores von Augstmal im Memeldelta, mit Vergleichenden Ausblicken auf andere Hochmoore der Erde. Eine formationsbiologisch-historische und geologische Studie, Berlin.
- Weber, C.A. (1903) Über Torf, Humus und Moor Versuch einer Begriffsbestimmung mit Rücksicht auf die Kartierung und die Statistik der Moore. Abh. Naturw. Ver. 17: 465-484.
- Weber, C.A. (1907) Aufbau und Vegetation der Moore Norddeutschlands. Ber. Freie Ver. System. Bot. und Pflanzengeogr. Leipzig.
- Weber, C.A. (1908) Aufbau und Vegetation der Moore Norddeutschlands. Engler's Botaniker Jahrbuch 40: 19-34.
- Weishampel, P.A. és Bedford, B.L. (2006) Wetland dicots and monocots differ in colonization by arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophytes. *Mycorrhiza* 16: 495-502.
- Whitfield, J. (2007) Fungal roles in soil ecology: Underground networking. *Nature* 449 (7159): 136-138.
- White, T.J., Bruns, T., Lee, S. és Taylor, J. (1990) Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: Innis MA, Gelfand DH, Sninsky JJ, White TJ (eds) PCR protocols, a guide to methods and applications. *Academic, San Diego* 315-322.

- Wilson, G.W.T. és Hartnett, D. (1997) Effects of mycorrhizae on plant growth and dynamics in experimental tallgrass Prairie Microcosms. *American Journal of Botany* 84 (4): 478-482. [www.jstor.org/stable/2446024](http://www.jstor.org/stable/2446024)
- Zhang, Z., Schwartz, S., Wagner, L. és Miller, W. (2000) A greedy algorithm for aligning DNA sequences. *Journal of Computational Biology* 7: 203-214.
- Zehfuss, H.D. (2005) Moore und Pilze. *Der Titling* 27: 52-59.
- Zhouying, X., Yihui, B., Yinghe, J., Xiangling, Z. és Xiaoying, L. (2016) Arbuscular mycorrhizal fungi in wetland habitats and their application in constructed wetland: A review. *Pedosphere* 26: 592-617.
- Zólyomi, B. (1936) Tízezer év története virágporszemekben. *Term. Tud. Közl.* 68: 504-516.
- Zólyomi, B. (1937) A Szigetköz botanikai kutatásának eredményei. *Bot. Közl.* 34: 169-192.
- Zöld-Balogh, Á. (1999): Szulfátredukáló baktériumok vizsgálata a Ráckeve-Soroksári-Dunaág szigetcsépi holtágának úszólápján. Szakdolgozat ELTE TTK Mikrobiológiai Tanszék, Budapest.
- Zöld-Balogh, Á., Parádi, I. és Bratek, Z. (2002a) Mycorrhizal relations of the floatig mat plants on the Lake Fekete Örség (Hungary). *Kanitzia* 10: 217-224.
- Zöld-Balogh, Á., Parádi, I., Balogh, M. és Bratek, Z. (2002b) Seasonal variation in the arbuscular mycorrhizal colonization of plants in Lake Velencei's floating mats. Second Hungarian Conference of Mycology, Szeged, Hungary. *Acta Microbiologica Immunologia Hungarica* 49: 391.
- Zöld-Balogh, Á., Parádi, I., Balogh, M. és Bratek, Z. (2003) Arbuszkuláris mikorrhiza-kolonizáció szezonális változásainak vizsgálata magyarországi úszólápok növényeiben. Előadások és poszterek összefoglalói, 6 Hungarian Congress of Ecologists, Gödöllő. 277.
- Zöld-Balogh, Á., Dima, B., Albert, L., Babos, M., Balogh, M. és Bratek, Z. (2008) Floating island macromycetes from the Carpatho-Pannonian Region in Europe. *Sydowia* 61 (1): 149-176.
- Zöld-Balogh, Á., Parádi, I., Balogh, M. és Bratek, Z. (2012) Comparative study of mycoflora of Hungarian floating islands. Special Issue for the 9th Recent Floristic and Vegetation Research in Carpathian Basin. International Conference, Szent István University, 24-26th February 2012. Gödöllő, Hungary. Abstracts. *Kitaibelia* 17: 67.
- Zöld-Balogh, Á., Balogh, M., Engloner, A., Bóka, K., Berecz, B., Bóna, L., Merényi, Zs., Bratek, Z., Parádi, I. (2020) Colonization pattern and molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi from floating islands in Hungary. DOI 10.12905/0380.sydowia72-2020-0131



## M. 2 Összes becsült AM kolonizációs paraméter

Table 2. Estimates of AMF colonization parameters in sudd plant species per habitats, seasons and plant rooting levels.														
Sudd of RSD in Szigetcsép														
pH-6														
mesotrophic sudd														
Seasons / average percent colonisation (%)														
Levels of roots	Names of species	Spring (13 species)				Summer (11 species)				Autumn (10 species)				
		F	M	A	V	F	M	A	V	F	M	A	V	
I.	<i>Carex acutiformis</i>	23,33	3,63	0,003	0					8,89	0,09	0	0	
	<i>Carex pseudocyperus</i>	49,09	7,9	0,69	0,003	88	8,63	0,84	0	71,11	5,66	0,38	0,24	
	<i>Phragmites australis</i>	20	1,74	0	0	86,66	1,47	0	0,01	20,003	0,52	0	0,006	
	<i>Typha angustifolia</i>	21,11	0,62	0	0	23,33	0,23	0	0,003	11,11	0,11	0	0	
	<i>Typha latifolia</i>	25,55	2,52	0,003	0	25,55	0,25	0	0	50	0,59	0	0	
II.	<i>Frangula alnus</i>	93,29	53,34	34,23	2,05	100	63,8	11,08	20,97	97,77	70,75	45,37	19,25	
	<i>Rubus caesius</i>					94,44	50,85	24,67	15,54					
	<i>Salix cinerea*</i>	71,98	15,92	7,29	7,28	57,78	22,05	10,22	4,56	18,89	0,19	0	0	
III.	<i>Eupatorium cannabinum</i>	84,44	38,82	12,92	13,87									
	<i>Lycopus europaeus</i>	87,77	47,78	35,25	13,25									
	<i>Lysimachia vulgaris</i>	71,11	36,49	28,3	0,19	93,33	26,55	16,81	6,82	97,77	46,31	14,75	14,72	
	<i>Lythrum salicaria</i>					92,22	23,46	11,8	4,83					
IV.	<i>Epilobium palustre</i>					71,11	10,6	0,19	0,27					
	<i>Galium palustre</i>	61,11	11,36	1,76	0,75					83,54	42,06	60,07	14,45	
	<i>Mentha aquatica</i>	71,74	37,47	23,1	10,48									
	<i>Valeriana dioica</i>	64,44	30,22	13,2	13,4	77,77	36,91	32,24	5,85	92,22	58,05	42,76	15,27	
Sudd of Lake Velencei														
Kerék-vizek														
pH-7														
eutrophic sudd														
Seasons / average percent colonisation (%)														
Levels of roots	Names of species	Spring (17 species)				Summer (17 species)				Autumn (14 species)				
		F	M	A	V	F	M	A	V	F	M	A	V	
I.	<i>Carex acutiformis</i>					93,33	25,87	0,99	0,26					
	<i>Carex appropinquata</i>	55,55	19,09	8,3	8,75	83,33	19,59	0,19	0,36	54,44	9,43	0,43	3,28	
	<i>Carex pseudocyperus</i>	44,44	11,68	4,39	3,95									
	<i>Carex riparia</i>									28,89	4,09	1,18	0,01	
	<i>Phragmites australis</i>	46,66	2,51	0,42	0,08	87,78	6,12	0,21	0,64	82,22	14,02	2,86	7,5	
II.	<i>Typha angustifolia</i>	16,66	0,57	0	0	72,22	4,27	0,04	0,98					
	<i>Frangula alnus</i>	80	34,3	18,16	6,03	78,88	46,14	12,26	11,41	72,22	26,51	4,23	2,46	
	<i>Salix cinerea*</i>	73,05	21,76	5,59	4,61	90	32,11	0,96	0,53	36,66	7,81	0,3	0	
III.	<i>Cirsium palustre</i>					98,89	81,54	44,55	20,8					
	<i>Eupatorium cannabinum</i>	86,66	18,46	4,46	1,29	86,66	40,61	15,96	8,96	93,33	54,39	37,9	13,95	
	<i>Lycopus europaeus</i>	88,88	46,59	33,27	10,04	90	45,53	5,72	8,17	91,11	71,47	45,53	13,95	
	<i>Lysimachia vulgaris</i>	95,55	22,13	3,75	0,38	100	36,34	14,99	2,92	91,11	48,66	19,71	2,17	
	<i>Rumex hydrolapathum</i>					88,89	66,31	26,35	5,74					
	<i>Solanum dulcamara</i>					98,89	58,08	30,51	7,09	76,66	47,09	22,03	9,38	
	<i>Sium latifolium</i>	84,44	29,7	14,87	2,88									
	<i>Sonchus oleraceus</i>	90	44,52	20,38	24,09	88,89	46,52	7,36	7,69					
	<i>Stachys palustris</i>	84,44	40,57	19,46	19,64	100	78,12	23,08	34,84	95,55	84,18	58,7	46,87	
	<i>Urtica kioviensis</i>	40	3	0,15	0,34									
	IV.	<i>Calistegia sepium</i>	98,89	57,9	49,39	45,96	100	86,4	40,29	38,99				
		<i>Galium palustre</i>									90	38,4	21,33	0,99
		<i>Mentha aquatica</i>	97,77	61,68	47,64	30,39	91,11	58,8	21,43	21,23	96,66	86,61	53,83	50,58
		<i>Scutellaria galericulata</i>	81,11	42,24	22,28	8,25								
<i>Valeriana dioica</i>		97,77	80,86	73,96	27,5	98,89	72,72	62,37	16,39	96,66	80,53	75,85	40,87	
Sudd of Lake Fekete														
pH-4														
oligotrophic sudd														
Seasons / average percent colonisation (%)														
Levels of roots	Names of species	Spring (14 species)				Summer (14 species)				Autumn (12 species)				
		F	M	A	V	F	M	A	V	F	M	A	V	
I.	<i>Carex echinata</i>	24,44	0,47	0,05	0,02	76,21	26,52	7,82	1,1	77,77	38,09	15,33	1,16	
	<i>Molinia arundinacea</i>	96,66	40,54	27,62	0,94	74,44	22,04	11,35	0,05	96,66	45,82	17,54	8,49	
II.	<i>Betula pubescens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	<i>Frangula alnus</i>	93,33	78,44	77,33	2,99	84,44	52,29	43,06	8,07	88,89	79,94	75,72	16,85	
	<i>Picea abies</i>					0	0	0	0					
	<i>Pinus sylvestris</i>	0	0	0	0	55,55	4,77	0	0,3	0	0	0	0	
	<i>Populus sp.</i>					45,55	0,58	0	0					
	<i>Quercus sp.</i>	56,66	2,97	0	0,2	65,55	3,86	0,003	0,003	40	0,66	0	0	
	<i>Salix aurita*</i>	38,88	1,98	0	0,12	20	0,74	0	0,05	10	0,1	0	0,01	
	<i>Salix cinerea*</i>	54,54	6,16	2,98	1,23	29,4	1,85	0,44	0,7	12,63	1,51	2,16	3,53	
III.	<i>Calluna vulgaris</i>									13,33	0,17	0	0,006	
	<i>Eriophorum angustifolium</i>	32,22	3,41	0	0,56	43,33	7,23	0,04	0,006	18,89	0,96	0	0	
	<i>Lysimachia vulgaris</i>	95,55	26,33	19,33	0,19	94,44	63,42	60,55	3,14	73,33	32,1	19,65	0,28	
	<i>Lythrum salicaria</i>					73,33	13,31	0,79	0,12					
IV.	<i>Peucedanum palustre</i>	94,44	73,19	66,04	50,33	83,33	57,67	45,85	5,86	82,22	40,24	29,83	2,21	
	* colonized also by EM (EM=ectomycorrhiza)													

### M. 3 AM - gombák jelenleg érvényes taxonómiája

Current classification of the phylum Glomeromycota (= AM fungi, within the subkingdom Mucoromyceta).

Class	Order	Family	Genus
Glomeromycetes	Glomerales	Glomeraceae	<i>Glomus</i>
			<i>Dominikia</i>
			<i>Funneliformis</i>
			<i>Funneliglomus</i>
			<i>Kamienskia</i>
			<i>Microdominikia</i>
			<i>Microkamienskia</i>
			<i>Nanoglomus</i>
			<i>Oehlia</i>
			<i>Orientoglomus</i>
	<i>Rhizoglomus</i>		
	<i>Septoglomus</i>		
	<i>Sclerocarpum</i>		
	<i>Sclerocystis</i>		
	<i>Simiglomus</i>		
	<i>Entrophospora</i>		
	<i>Albahypha</i>		
	<i>Claroideoglomus</i>		
	<i>Viscospora</i>		
	Diversisporales	Diversisporaceae	<i>Diversispora</i>
<i>Desertispora</i>			
<i>Otospora</i>			
<i>Tricispora</i>			
<i>Redeckera</i>			
<i>Corymbiglomus</i>			
<i>Sacculospora</i>			
<i>Pacispora</i>			
<i>Acaulospora</i>			
<i>Kuklospora</i>			
Gigasporales	Gigasporaceae	<i>Gigaspora</i>	
		<i>Scutellospora</i>	
	Scutellospora	<i>Bulbospora</i>	
		<i>Orbispora</i>	
		<i>Racocetra</i>	
		<i>Cetraspora</i>	
		<i>Dentiscutata</i>	
		<i>Fuscutata</i>	
		<i>Quatunica</i>	
		<i>Intraornatospora</i>	
<i>Paradentiscutata</i>			
Archaeosporomycetes	Archaeosporales	Archaeosporaceae	<i>Archaeospora</i>
			<i>Intraspora</i>
Paraglomeromycetes	Paraglomerales	Ambisporaceae (= Appendicisporaceae)	<i>Palaeospora</i>
		Geosiphonaceae	<i>Ambispora</i> (= <i>Appendicispora</i> )
Paraglomeromycetes	Paraglomerales	Paraglomeraceae	<i>Geosiphon</i>
		Pervetustaceae	<i>Paraglomus</i>
			<i>Innospora</i>
			<i>Pervetustus</i>

Classification based on [Castillo et al. \(2016\)](#), updated here (July 2019).

## M. 4 Hazai *Sph*-os úszólápok bazídiumos gombái

(Időpont = hónap, év) (s.b. = sub. nom., n.d. = nincs adat, rot. = korhadt, lv. = levél)

Fajok	Élőhely	Szubsztrát	Gazdanövény	Időpont	Referencia
<i>Amanita fulva</i> (Schaeff.) Fr.	29		<i>Bet. pub.</i>	08.1964.	László (1970)
	29		<i>Pic. abi.</i>	07.1998.	Lázár <i>et al.</i> (2000)
	29		<i>Pin. syl.</i>	08.1998.	Lázár <i>et al.</i> (2000)
	27		<i>Bet. pub.</i>	08.1998.	Lázár <i>et al.</i> (2000)
	29		<i>Pin. syl.</i>	07.1999.	Lázár <i>et al.</i> (2000)
	29		<i>Pin. syl.</i>	08.1999.	Lázár <i>et al.</i> (2000)
	27, 29		<i>Bet. pub.</i>	08.08.1999.	Lázár <i>et al.</i> (2000)
	11		<i>Bet. pub.</i>	09.1990.	Albert <i>et al.</i> (2004)
12, 11		<i>Bet. pub.</i>	09.10.1987.	Bathó	
<i>A. porphyria</i> Alb. & Schwein.	1		<i>Bet. pub.</i>	08.2002.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>Cantharellula umbonata</i> (J.F. Gmel.) Singer	29	<i>Sph.</i>		11.1967.	László (1970)
	30	<i>Sph.</i>		09.1980.	László <i>et al.</i> (1981)
	25	<i>Pol. com.</i>		07.1989.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>Cantharellula umbonata</i> (J.F. Gmel.) Singer	1	<i>Pol. com.</i>		10.1999.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>Clitocybe fragrans</i> (With.) P. Kumm.	30	<i>Sph.</i>		09.1980.	László <i>et al.</i> (1981)
<i>Cortinarius acutus</i> (Pers.) Fr.	11		<i>Bet. pub.</i>	09.1990.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>C. cinnamomeoluteus</i> P.D. Orton (s.n.: <i>C. salignus</i> (M.M. Moser & Gerw. Keller) G. Garnier)	16		<i>Sal. cin.</i>	09.1988.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>C. cinnamomeus</i> (L.) Fr. (s.n. <i>C. cinnamomeobadius</i> Rob. Henry)	27		<i>Pin. syl.</i>	09.1986.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>C. decipiens</i> var. <i>atrocoeruleus</i> (M.M. Moser ex M.M. Moser) H. Lindstr. (s.n. <i>C. atrocoeruleus</i> M.M. Moser ex M.M. Moser)	19		<i>Sal. cin.</i>	05.2004.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>C. flexipes</i> (Pers.) Fr. (s.n. <i>C. paleiferus</i> Svrček)	11		<i>Bet. pub.</i>	09.1990.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	11		<i>Bet. pub.</i>	09.1992.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	11		<i>Bet. pub.</i>	09.1992.	Bathó
<i>C. helobius</i> Romagn.	21, 21		<i>Sal. cin.</i>	05.08.1990.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>C. huronensis</i> Ammirati & A.H. Sm.	27		<i>Pin. syl.</i>	09.1986.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	32		<i>Pin. syl.</i>	10.1986.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>C. multicolor</i> M.M. Moser ex M.M. Moser	28		<i>Pic. abi.</i>	06.1983.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>C. pholideus</i> (Fr.) Fr.	13, 13		<i>Bet. pub.</i>	10.10.1959.	Babos (1989)
<i>C. semisanguineus</i> (Fr.) Gillet (s.n.)	27		n.d.	08.1969.	László (1972)
<i>Dermocybe semisanguinea</i> (Fr.) M.M. Moser)	1		<i>Pin. syl.</i>	10.1985.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	14		<i>Bet. pub.</i>	08.2003.	Dima

Fajok	Élőhely	Szubsztrát	Gazdanövény	Időpont	Referencia
<i>C. subtortus</i> (Pers.) Fr.	27		<i>Pic. abi.</i>	09.1986.	László <i>et al.</i> (1988)
<i>C. tubarius</i> Ammirati & A.H. Sm.	27		<i>Pin. syl.</i>	08.1969.	László (1970)
(s.n. <i>Dermocybe palustris</i> var.	11		<i>Bet. pub.</i>	08.1988.	Bathó (1994)
<i>sphagneti</i> (P.D. Orton) M.M. Moser,	29		<i>Pin. syl.</i>	08.1998.	Lázár <i>et al.</i> (2000)
<i>C. sphagneti</i> P.D. Orton)	29, 29		<i>Pin. syl.</i>	07.08.1999.	Lázár <i>et al.</i> (2000)
	27		<i>Pin. syl.</i>	09.1986.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	12		<i>Bet. pub.</i>	10.1987.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	12		<i>Bet. pub.</i>	09.1992.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>C. uliginosus</i> Berk.	1		<i>Sal. aur.</i>	08.2002.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>Entoloma cuspidiferum</i> Noordel.	11	<i>Sph.</i>		10.1987.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>E. sphagneti</i> Naveau	30	<i>Sph.</i>		09.1980.	László <i>et al.</i> (1981)
	27	<i>Sph.</i>		09.1986.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>Galerina gibbosa</i> J. Favre	1	rot. <i>Sph.</i>		06.2001.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>G. paludosa</i> (Fr.) Kühner	11, 12	<i>Sph.</i>		07.07.1988.	Bathó (1994)
	11, 12	<i>Sph.</i>		08.09.1988.	Bathó (1994)
	29, 29	<i>Sph.</i>		07.08.1998.	Lázár <i>et al.</i> (2000)
	27	<i>Sph.</i>		08.1998.	Lázár <i>et al.</i> (2000)
	25	rot. <i>Sph.</i>		06.1988.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	16	rot. <i>Sph.</i>		07.1988.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	16	rot. <i>Sph.</i>		07.1990.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	1	rot. <i>Sph.</i>		11.2000.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	18	rot. <i>Sph.</i>		07.1988.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	14	rot. <i>Sph.</i>		08.2003.	Albert & Dima (2007)
<i>G. tibiicystis</i> (G.F. Atk.) Kühner	1	rot. <i>Sph.</i> rot.		06.1985.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	12	<i>Sph.</i>		07.1988.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	12	rot. <i>Sph.</i>		08.1992.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	3	rot. <i>Sph.</i>		10.1989.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	1	rot. <i>Sph.</i>		08.2004.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>G. tibiicystis</i> (G.F. Atk.) Kühner	18	rot. <i>Sph.</i>		07.1988.	Albert
	14	rot. <i>Sph.</i>		08.2003.	Dima
<i>Gymnopilus fulgens</i> (J. Favre & Maire) Singer	25	rot. <i>Sph.</i>		07.1989.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	16	rot. <i>Sph.</i>		09.1991.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	1	rot. <i>Sph.</i>		10.2001.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>Hebeloma helodes</i> J. Favre	27		n.d.	08.1969.	László (1970)
<i>H. incarnatum</i> A.H. Sm. (s.n. <i>H. longicaudum</i> (Pers.) P. Kumm.)	16		<i>Bet. pen.</i>	09.1989.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>H. velutipes</i> Bruchet (s.n. <i>H. longicaudum</i> (Pers.) P. Kumm.)	11		<i>Bet. pub.</i>	09.1990.	Albert <i>et al.</i> (2004)

<i>Fajok</i>	<i>Élőhely</i>	<i>Szubsztrát</i>	<i>Gazdanövény</i>	<i>Időpont</i>	<i>Referencia</i>
<i>Hygrocybe coccineocrenata</i> (P.D. Orton) M.M. Moser	1, 5	<i>Sph.</i>		08.08.2002.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>H. conica</i> (Scop.) P. Kumm.	1, 5	<i>Sph.</i>		08.08.2003.	Zöld-Balogh
<i>Hypholoma elongatum</i> (Pers.) Ricken	21	<i>Sph.</i>		09.2002.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	29	<i>Sph.</i>		09.1968.	László (1972)
	27	<i>Sph.</i>		08.1969.	László (1972)
	12	<i>Sph.</i>		10.1987.	Babos (1989)
	11, 12	<i>Sph.</i>		06.09.1988.	Babos (1989)
	11, 11	<i>Sph.</i>		07.08.1988.	Bathó (1994)
	27	<i>Sph.</i>		09.1986.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	12	<i>Sph.</i>		09.1992.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	1, 1	<i>Sph.</i>		10.11.2000.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>H. myosotis</i> (Fr.) M. Lange	1	<i>Sph.</i>		08.2002.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>H. polytrichi</i> (Fr.) Ricken	30	<i>Sph.</i>		09.1980.	László <i>et al.</i> (1981)
<i>H. udum</i> (Pers.) Kühner	30	<i>Sph.</i>		09.1980.	László <i>et al.</i> (1981)
	29, 29	<i>Sph.</i>		07.08.1999.	Lázár <i>et al.</i> (2000)
<i>Inocybe lacera</i> (Fr.) P. Kumm.	27		n.d.	08.1970.	László (1979)
<i>I. lacera</i> var. <i>helobia</i> Kuyper	16		n.d.	09.1988.	Rimóczi (1994)
	17		<i>Sal. cin.</i>	07.1988.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	16		<i>Bet. pen.</i>	07.1988.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	16		<i>Pop. alb.</i>	07.1990.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>I. napipes</i> J.E. Lange.	29		n.d.	08.1965.	László (1972)
<i>Laccaria bicolor</i> (Maire) P.D Orton	27		n.d.	08.1969.	László (1970)
<i>L. proxima</i> (Boud.) Pat.	12, 11		<i>Bet. pub.</i>	09.10.1987.	Bathó (1994)
	11, 12		<i>Bet. pub. Bet.</i>	08.08.1988.	Bathó (1994)
	11		<i>pub.</i>	08.1988.	Bathó (1994)
	29		<i>Pic. abi.</i>	08.1998.	Lázár <i>et al.</i> (2000)
(s.n. <i>L. laccata</i> var. <i>proxima</i> (Boud.) Maire)	12		<i>Bet. pub.</i>	09.1990.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	1		<i>Bet. pub.</i>	10.2000.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	14		<i>Bet. pub.</i>	09.2004.	Albert & Dima
<i>Lactarius glyciosmus</i> (Fr.) Fr.	11		<i>Bet. pub.</i>	09.1990.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	12		<i>Bet.</i>	09.1992.	Bathó
<i>L. helvus</i> (Fr.) Fr.	27		<i>Pin./Bet.</i>	08.1970.	László (1972)
	30		<i>Bet. ver.</i>	09.1980.	László <i>et al.</i> (1981)
	25		<i>Bet.</i>	08.1960.	Babos (1989)
	11		<i>Bet. pub.</i>	07.1987.	Babos (1989)
	11, 15		<i>Bet. pub.</i>	07.09.1988.	Babos (1989)
	29		<i>Pin. syl.</i>	08.1998.	Lázár <i>et al.</i> (2000)
	29, 29		<i>Pin. syl.</i>	07.08.1999.	Lázár <i>et al.</i> (2000)
	12		<i>Bet. pub.</i>	09.1990.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	12		<i>Bet. pub.</i>	08.1992.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	14		<i>Bet. pub.</i>	09.2004.	Siller <i>et al.</i> (2006)
	29		n.d.	08.1964.	László/Babos (BP)

<i>Fajok</i>	<i>Élőhely</i>	<i>Szubsztrát</i>	<i>Gazdanövény</i>	<i>Időpont</i>	<i>Referencia</i>	
<i>L. helvius</i> (Fr.) Fr.	11, 12		<i>Bet. pub.</i>	07.07.1988.	Bathó	
	11, 12		<i>Bet. pub.</i>	08.08.1989.	Bathó	
<i>L. mammosus</i> Fr.	29		<i>Pic. abi.</i>	08.1965.	László (1970)	
<i>L. rufus</i> (Scop.) Fr.	30		<i>Bet. ver.</i>	09.1980.	László <i>et al.</i> (1981)	
	11		<i>Bet. pub.</i>	09.1990.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
	11		<i>Bet. pub.</i>	08.1987.	Bathó	
	12, 11		<i>Bet. pub.</i>	09.10.1987.	Bathó	
	11, 12		<i>Bet. pub.</i>	08.08.1988.	Bathó	
	14		<i>Bet. pub.</i>	09.2004.	Albert & Dima	
	27		n.d.	08.1970.	László (1972)	
<i>L. sphagneti</i> (Fr.) Neuhoff	27		<i>Bet. pub.</i>	08.1998.	Lázár <i>et al.</i> (2000)	
	27		<i>Pic. abi.</i>	07.1999.	Lázár <i>et al.</i> (2000)	
	29		<i>Pin. syl.</i>	08.1999.	Lázár <i>et al.</i> (2000)	
	27		<i>Pic. abi.</i>	08.1969.	László (1970)	
<i>L. trivialis</i> (Fr.) Fr.	27		<i>Bet. pub.</i>	08.1969.	László (1972)	
<i>L. vietus</i> (Fr.) Fr.	30		<i>Bet. pub.</i>	09.1980.	László <i>et al.</i> (1981)	
	12, 11		<i>Bet. pub.</i>	09.10.1987.	Bathó (1994)	
	27		<i>Bet. pub.</i>	07.1998.	Lázár <i>et al.</i> (2000)	
	29		<i>Pic. abi.</i>	08.1998.	Lázár <i>et al.</i> (2000)	
	27		<i>Bet. pub.</i>	08.1998.	Lázár <i>et al.</i> (2000)	
	29		<i>Pin. syl.</i>	07.1999.	Lázár <i>et al.</i> (2000)	
	27		<i>Bet. pub.</i>	07.08.1999.	Lázár <i>et al.</i> (2000)	
	29		<i>Pin. syl.</i>	08.1999.	Lázár <i>et al.</i> (2000)	
	<i>Leccinum cyaneobasileucum</i> Lannoy & Estadès (s.n. <i>L. brunneogriseolum</i> var. <i>sphagnorum</i> Lannoy & Estadès)	11, 11		<i>Bet. pub.</i>	10.10.1987.	Albert <i>et al.</i> (2004)
		11		<i>Bet. pub.</i>	07.1988.	Albert <i>et al.</i> (2004)
		16		<i>Bet. pen.</i>	09.1988.	Albert <i>et al.</i> (2004)
		16		<i>Bet. pen.</i>	09.1989.	Albert <i>et al.</i> (2004)
16			<i>Bet. pen.</i>	09.1991.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
1			<i>Bet.</i>	10.1985.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
1			<i>Bet.</i>	09.1988.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
<i>L. holopus</i> (Rostk.) Watling	14		<i>Bet. pub.</i>	09.2004.	Albert & Dima	
	31		<i>Bet. pub.</i>	09.1977.	László (1979)	
	11		<i>Bet. pub.</i>	10.1988.	Babos (1989)	
	11, 12		<i>Bet. pub.</i>	10.10.1987.	Bathó (1994)	
	1		<i>Bet. pub.</i>	09.1987.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
	1		<i>Bet. pub.</i>	08.2001.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
	11		<i>Bet. pub.</i>	08.2002.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
	1		<i>Bet. pen.</i>	08.1990.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
	1		<i>Bet. pub.</i>	09.1988.	Vasas (BP)	

<i>Fajok</i>	<i>Élőhely</i>	<i>Szubsztrát</i>	<i>Gazdanövény</i>	<i>Időpont</i>	<i>Referencia</i>
<i>L. variicolor</i> Watling	16, 11		<i>Bet.</i>	10.10.1988.	Babos (1989)
	12		<i>Bet.</i>	10.1988.	Babos (1989)
	11		<i>Bet.</i>	10.1987.	Bathó (1994)
	11		<i>Bet. pub.</i>	08.1988.	Bathó (1994)
	11		<i>Bet. pub.</i>	09.1992.	Bathó (1994)
	29		<i>Bet. pub.</i>	08.1999.	Lázár <i>et al.</i> (2000)
	27		<i>Bet. pub.</i>	09.1986.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	33, 34		<i>Bet. pub.</i>	10.10.1986.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	11		<i>Bet. pub.</i>	10.1987.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	11		<i>Bet. pub.</i>	09.1992.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	16		<i>Bet. pen.</i>	09.1988.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	16		<i>Bet. pen.</i>	09.1989.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	14		<i>Bet. pub.</i>	09.2004.	Siller <i>et al.</i> (2006)
	11		n.d.	10.1987.	Vasas (BP)
<i>Marasmius epiphyllus</i> (Pers.) Fr.	21	rot. lv.		11.2000.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	21	rot. lv.		09.2002.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>Mycena epipterygia</i> (Scop.) Gray	1	rot. pine needles		10.2000.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>M. megaspora</i> Kauffman (s.n. <i>M. dissimulabilis</i> (Britzelm.) Lapl.)	30	<i>Sph.</i>		09.1980.	László <i>et al.</i> (1981)
<i>Omphalina ericetorum</i> (Bull.) M.	30	<i>Pol. com.</i>		09.1980.	László <i>et al.</i> (1981)
Lange	29	<i>Pol. com.</i>		07.1998.	Lázár <i>et al.</i> (2000)
<i>Omphalina ericetorum</i> (Bull.) M.	29, 27	<i>Pol. com.</i>		07.07.1999.	Lázár <i>et al.</i> (2000)
Lange (s.n. <i>Phytoconis ericetorum</i> (Pers.) Redhead & Kuyper)	1, 1	<i>Pol. com.</i>		11.11.2000.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>O. gerardiana</i> (Peck) Singer	1, 1	rot. <i>Sph.</i>		10.10.1985.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>O. oniscus</i> (Fr.) Quél.	30	<i>Sph.</i>		09.1980.	László <i>et al.</i> (1981)
	11	<i>Sph.</i>		09.1990.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	27		<i>Pic./Bet.</i>	08.1969.	László (1970)
<i>Paxillus involutus</i> (Batsch) Fr.	11		<i>Bet. pub.</i>	09.1990.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	29	snag of <i>Aln. glu.</i>		09.1971.	László (1972)
<i>Pholiota squarrosa</i> (Weigel) P. Kumm.	29				
<i>Pluteus cyanopus</i> Quél.	21	<i>Phr. aus.</i> muck		09.2002.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>Psathyrella cf. trepida</i> (Fr.) Gillet	16	<i>Phr. aus.</i> muck		07.1988.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	16	<i>Typ. muck</i>		07.1988.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>P. typhae</i> (Kalchbr.) A. Pearson & Dennis	16	<i>Typ. muck</i>		09.1995.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	1		<i>Bet. pub.</i>	10.2000.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>Russula atropurpurea</i> (Krombh.) Britzelm.	1				

<b>Fajok</b>	<b>Élőhely</b>	<b>Szubsztrát</b>	<b>Gazdanövény</b>	<b>Időpont</b>	<b>Referencia</b>	
<i>R. betularum</i> Hora (s.n. <i>R. emetica</i> var. <i>betularum</i> (Hora) Romagn.)	11, 12		<i>Bet. pub.</i>	07.07.1988.	Bathó (1994)	
	12		<i>Bet. pub.</i>	10.1987.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
	11		<i>Bet. pub.</i>	07.1988.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
	11, 12		<i>Bet. pub.</i>	08.09.1992.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
	11		<i>Bet. pub.</i>	07.1988.	Bathó	
	11, 11		<i>Bet. pub.</i>	08.08.1988.	Bathó	
<i>R. claroflava</i> Grove (s.n. <i>R. flava</i> Romell)	12		<i>Bet. pub.</i>	09.1992.	Bathó	
	11		<i>Pin. syl.</i>	09.1992.	Bathó (1994)	
	27		<i>Pic. abi.</i>	07.1999.	Lázár <i>et al.</i> (2000)	
	29		<i>Pin. syl.</i>	08.1999.	Lázár <i>et al.</i> (2000)	
<i>R. decolorans</i> (Fr.) Fr.	11		<i>Bet. pub.</i>	09.1990.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
	27		<i>Pic. abi.</i>	08.1970.	László (1972)	
	27		<i>Bet. pub.</i>	07.1998.	Lázár <i>et al.</i> (2000)	
	29		<i>Pic. abi.</i>	07.1998.	Lázár <i>et al.</i> (2000)	
	27		<i>Pin. syl.</i>	08.1998.	Lázár <i>et al.</i> (2000)	
	29		<i>Pin. syl.</i>	08.1998.	Lázár <i>et al.</i> (2000)	
	27		<i>Bet. pub.</i>	08.1998.	Lázár <i>et al.</i> (2000)	
	29		<i>Pin. syl.</i>	07.1999.	Lázár <i>et al.</i> (2000)	
	27		<i>Bet. pub.</i>	07.1999.	Lázár <i>et al.</i> (2000)	
	<i>R. cf. elaeodes</i> (Bres. ex Romagn.) Bon	16		<i>Bet. pen.</i>	09.1988.	Albert <i>et al.</i> (2004)
		16		<i>Bet. pen.</i>	09.1991.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	<i>R. emetica</i> (Schaeff.) Pers.	29		<i>Pin./Pic.</i>	08.1964.	László (1970)
27			<i>Pic. abi.</i>	08.1969.	László (1970)	
27			<i>Pic. abi.</i>	08.1969.	László (1972)	
30			<i>Pin. syl.</i>	09.1980.	László <i>et al.</i> (1981)	
29			<i>Pic. abi.</i>	08.1999.	Lázár <i>et al.</i> (2000)	
27			<i>Pin. syl.</i>	08.1999.	Lázár <i>et al.</i> (2000)	
27,27			<i>Pic. abi.</i>	07.08.1998.	Lázár <i>et al.</i> (2000)	
27			<i>Pic. abi.</i>	07.1999.	Lázár <i>et al.</i> (2000)	
<i>R. fragilis</i> Fr.	29		<i>Pic. abi.</i>	08.1998.	Lázár <i>et al.</i> (2000)	
	30		n.d.	08.1964.	László (1970)	
<i>R. gracillima</i> Jul. Schaeff.	1		<i>Bet. pub.</i>	10.1991.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
<i>R. laccata</i> Huijsman (s.n. <i>R. atrorubens</i> sensu J.E. Lange) (s.n. <i>R. aquosa</i> Leclair)	16		<i>Sal. cin.</i>	07.1988.	Babos (1989)	
	12		<i>Sal. cin.</i>	10.1988.	Babos (1989)	
	21		<i>Sal. cin.</i>	05.1989.	Babos (1989)	
	15		n.d.	08.1976.	Babos (1989)	
	16		<i>Sal. cin.</i>	09.1987.	Albert (2001)	
	12		<i>Bet. pub.</i>	10.1987.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
	21		<i>Sal. cin.</i>	10.1989.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
	21		<i>Sal. cin.</i>	11.2000.	Albert <i>et al.</i> (2004)	



<b>Fajok</b>	<b>Élőhely</b>	<b>Szubsztrát</b>	<b>Gazdanövény</b>	<b>Időpont</b>	<b>Referencia</b>
<i>R. laccata</i> Huijsman	1		<i>Sal. cin.</i>	08.2002.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	19		<i>Bet. pub.</i>	10.2002.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	1		<i>Sal. cin.</i>	10.2003.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	11		<i>Bet. pub.</i>	09.1992.	Bathó
<i>R. paludosa</i> Britzelm.	27		<i>Pic. abi.</i>	08.1970.	László (1972)
	29, 29		<i>Pin. syl.</i>	07.07.1999.	Lázár <i>et al.</i> (2000)
	29, 29		<i>Pin. syl.</i>	08.08.1999.	Lázár <i>et al.</i> (2000)
	29		<i>Bet. pub.</i>	07.1998.	Lázár <i>et al.</i> (2000)
	27		<i>Bet. pub.</i>	07.1999.	Lázár <i>et al.</i> (2000)
	27		<i>Pin. syl.</i>	08.1999.	Lázár <i>et al.</i> (2000)
	27, 12		<i>Bet. pub.</i>	07.08.1998.	Lázár <i>et al.</i> (2000)
	29		<i>Pin. syl.</i>	08.1998.	Lázár <i>et al.</i> (2000)
<i>R. puellaris</i> Fr.	1		<i>Pic. abi.</i>	11.2000.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	1		<i>Bet. pub.</i>	11.2000.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>R. sphagnophila</i> Kauffman	11		<i>Bet. pub.</i>	09.1992.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	11		<i>Bet. pub.</i>	09.1992.	Bathó
<i>R. cf. versicolor</i> Jul. Schaeff.	16		<i>Bet. pen.</i>	09.1991.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>R. vinosa</i> Lindblad	27, 28		<i>Pic. abi.</i>	07.08.1999.	Lázár <i>et al.</i> (2000)
<i>Suillus bovinus</i> (Pers.) Roussel	29		<i>Pin. syl.</i>	09.1968.	László (1970)
<i>S. variegatus</i> (Sw.) Kuntze	27		<i>Pin. syl.</i>	08.1970.	László (1972)
<i>Tephrocycbe palustris</i> (Peck) Donk	25	<i>Sph.</i>		06.1988.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	14	<i>Sph.</i>		09.2004.	Albert & Dima
<i>Tylophilus felleus</i> (Bull.) P. Karst.	1		<i>Bet. pub.</i>	08.2002.	Albert <i>et al.</i> (2004)

## M. 5 Hazai n*Sph*-os úszólápok bazídiomos gombái

(Dátum = hónap, év) (s.n. = sub. nom., n.d. = nincs adat, rot. = korhadt, lv. = levél, bran. = szár).

<i>Fajok</i>	<i>Élőhely</i>	<i>Szubsztrát</i>	<i>Gazdanövény</i>	<i>Időpont</i>	<i>Referencia</i>
<i>Clavulina coralloides</i> (L.) J. Schröt.	14		<i>Sal./Que.</i>	08.2003.	Dima
<i>Collybia tuberosa</i> (Bull.) P. Kumm.	20	rot. <i>Phr.</i> <i>aus.</i>		10.1978.	Babos (1989)
<i>Coprinus friesii</i> Qué.	20	rot. <i>Phr.</i> <i>aus.</i>		08.1978.	Babos (1989)
	19	rot. <i>Phr.</i> <i>aus.</i>		08.2004.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>Cortinarius uliginosus</i> Berk.	16		<i>Sal. cin.</i>	09.1990.	Rimóczi (1994)
	16, 16		<i>Sal. cin.</i>	07.09.1988.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	16		<i>Sal. cin.</i>	09.1989.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	16		<i>Sal. cin.</i>	09.1995.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	16		<i>Sal. cin.</i>	09.1997.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>Gymnopus dryophilus</i> (Bull.) Murrill (s.n. <i>Collybia dryophila</i> (Bull.) P. Kumm.)	2	rot. lv. of <i>Aln. glu.</i>		10.2002.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>Hebeloma birrus</i> (Fr.) Gillet	14		<i>Sal./Que.</i>	08.2003.	Dima
<i>H. leucosarx</i> P.D. Orton	20, 20		<i>Sal. cin.</i>	10.10.1978.	Babos (1989)
	18		<i>Sal. cin.</i>	10.2002.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>H. pusillum</i> J.E. Lange	21		<i>Sal. cin.</i>	10.1989.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	16		<i>Sal. cin.</i>	09.1995.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>Hypholoma laeticolor</i> (F.H. Møller) P.D. Orton	12	rot. <i>Phr.</i> <i>aus.</i>		10.1987.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	9	rot. <i>Phr.</i> <i>aus.</i>		09.1992.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>H. polytrichi</i> (Fr.) Ricken	1	<i>Phr. aus.</i>		10.1985.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	11	<i>Phr. aus.</i>		10.1987.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>Inocybe acuta</i> Boud.	11		<i>Bet. pub.</i>	09.1992.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>I. fuscomarginata</i> Kühner	19		<i>Sal. cin.</i>	05.2001.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	19		<i>Sal. cin.</i>	05.2004.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>I. malençonii</i> R. Heim	21		<i>Sal. cin.</i>	05.1988.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	21		<i>Sal. cin.</i>	05.1990.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>I. salicis</i> Kühner	16		<i>Sal. cin.</i>	09.1995.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	16		<i>Sal. cin.</i>	09.1997.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	19		<i>Sal. cin.</i>	06.2002.	Albert <i>et al.</i> (2004)
<i>Lactarius lacunarum</i> Romagn. ex Hora	18		<i>Sal.</i>	07.1988.	Albert & Dima (2005)
	14		<i>Sal. cin.</i>	08.2003.	Albert & Dima (2005)
	14		<i>Sal. cin.</i>	09.2004.	Albert & Dima (2005)

<i>Fajok</i>	<i>Élőhely</i>	<i>Szubsztrát</i>	<i>Gazdanövény</i>	<i>Időpont</i>	<i>Referencia</i>	
<i>L. lignyotus</i> Fr.	27		<i>Pin. syl.</i>	07.1998.	Lázár <i>et al.</i> (2000)	
	27, 27		<i>Pic. abi.</i>	07.08.1999.	Lázár <i>et al.</i> (2000)	
	28		<i>Pic. abi.</i>	08.1999.	Lázár <i>et al.</i> (2000)	
<i>L. omphaliformis</i> Romagn.	25		<i>Aln. glu.</i>	06.1988.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
<i>L. serifluus</i> (DC.) Fr.	14		<i>Sal./Que.</i>	08.2003.	Dima	
<i>Leccinum scabrum</i> (Bull.) Gray [s.n. <i>L. molle</i> (Bon) Bon]	27		<i>Bet. pub.</i>	09.1986.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
	11		<i>Bet. pub.</i>	09.1990.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
	16		<i>Bet. pub.</i>	09.1991.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
<i>Marasmius limosus</i> Boud. & Quéf.	19	<i>Phr. aus.</i> muck		10.2002.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
<i>Mycena belliae</i> (Johnst.) P.D. Orton	20, 20	rot. <i>Phr.</i> <i>aus.</i> stalk		11.11.1977.	Babos (1989)	
	20, 20	rot. <i>Phr.</i> <i>aus.</i>		10.10.1978.	Babos (1989)	
	21	rot. <i>Phr.</i> <i>aus.</i>		05.1988.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
	21	rot. <i>Phr.</i> <i>aus.</i>		04.1990.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
	26	rot. <i>Phr.</i> <i>aus.</i>		05.2002.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
	19	rot. <i>Phr.</i> <i>aus.</i>		10.2002.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
	19	rot. <i>Phr.</i> <i>aus.</i>		11.2003.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
	19	rot. debris of <i>Sal.</i>		10.2002.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
	<i>M. cf. metata</i> (Secr. ex Fr.) P. Kumm.	19	rot. debris of <i>Sal.</i>		10.2002.	Albert <i>et al.</i> (2004)
	<i>M. sanguinolenta</i> (Alb. & Schwein.) P. Kumm.	16	<i>Phr. aus.</i> muck		07.1990.	Albert <i>et al.</i> (2004)
16		<i>Phr. aus.</i> muck		09.1995.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
<i>Phaeomarasmius erinaceus</i> (Pers.) Scherff. ex Romagn.	21	rot. bran. of <i>Sal.</i>		05.1989.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
<i>Phaeomarasmius erinaceus</i> (Pers.) Scherff. ex Romagn.	16	rot. bran. of <i>Sal.</i>		09.1995.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
	19	rot. bran. of <i>Sal.</i> sp.		11.2003.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
<i>Pholiota henningsii</i> (Bres.) P.D. Orton	10, 17	rot. debris of <i>Sal.</i>		05.07.1988.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
	16	rot. debris of <i>Sal.</i>		07.1988.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
	16	rot. debris of <i>Sal.</i>		09.1997.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
<i>Pluteus chrysophaeus</i> (Schaeff.) Quéf. (s.n. <i>P. luteovirens</i> Rea)	19	rot. debris of <i>Sal.</i>		08.2002.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
<i>Psathyrella typhae</i> (Kalchbr.) A. Pearson & Dennis	20	rot. <i>Typ. lax.</i>		10.1978.	Babos (1989)	
<i>Psathyrella typhae</i> (Kalchbr.) A. Pearson & Dennis	19	rot. <i>Typ.</i>		05.2001.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
	19	rot. <i>Typ.</i>		06.2002.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
	19, 19	rot. <i>Typ.</i>		06.06.2004.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
<i>Rickenella fibula</i> (Bull.) Raithelh.	19	n.d.		05.2001.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
<i>R. swartzii</i> (Fr.) Kuyper	19	rot. <i>Phr. aus.</i>		08.2004.	Albert <i>et al.</i> (2004)	
<i>Russula cf. amoenicolor</i> Romagn.	27		<i>Pic. abi.</i>	08.1998.	Lázár <i>et al.</i> (2000)	
<i>R. insignis</i> Quéf.	27		<i>Pic. abi.</i>	07.1998.	Lázár <i>et al.</i> (2000)	
(s.n. <i>R. livescens</i> sensu J.E. Lange)						
<i>R. integra</i> (L.) Fr.	27		<i>Pic. abi.</i>	08.1998.	Lázár <i>et al.</i> (2000)	
	27		<i>Pic. abi.</i>	07.1999.	Lázár <i>et al.</i> (2000)	
	27		<i>Pin. syl.</i>	08.1999.	Lázár <i>et al.</i> (2000)	

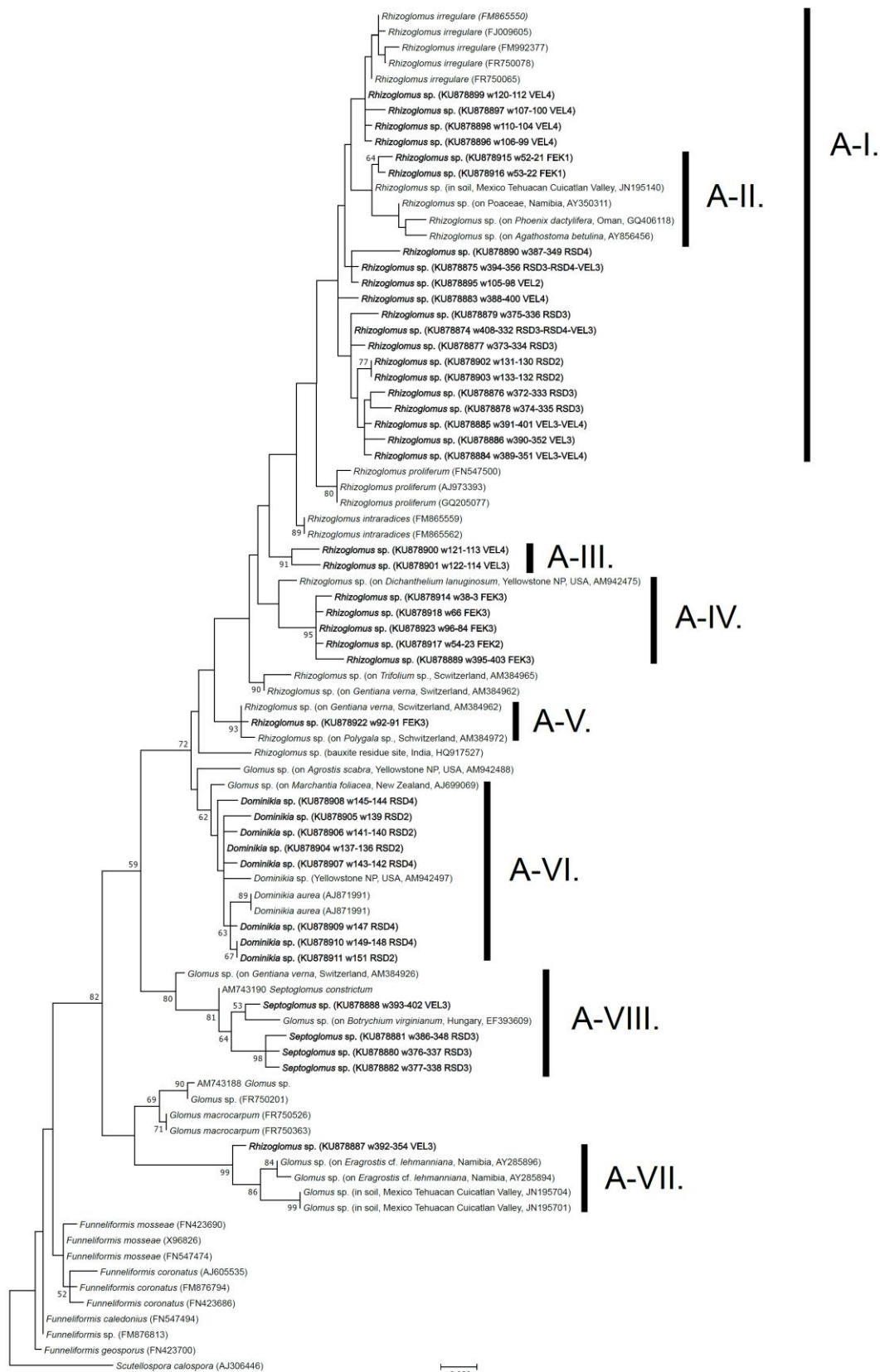
## M. 6 Hazai úszólápok aszkuszos gombái

(Dátum = hónap, év) (s.n. = sub. nom., rot. = korhadt, bran. =ágak, ZB = Zöld-Balogh, rem. = maradvány, mos. = mohás, upr. = függőlegesen, bot. =alján).

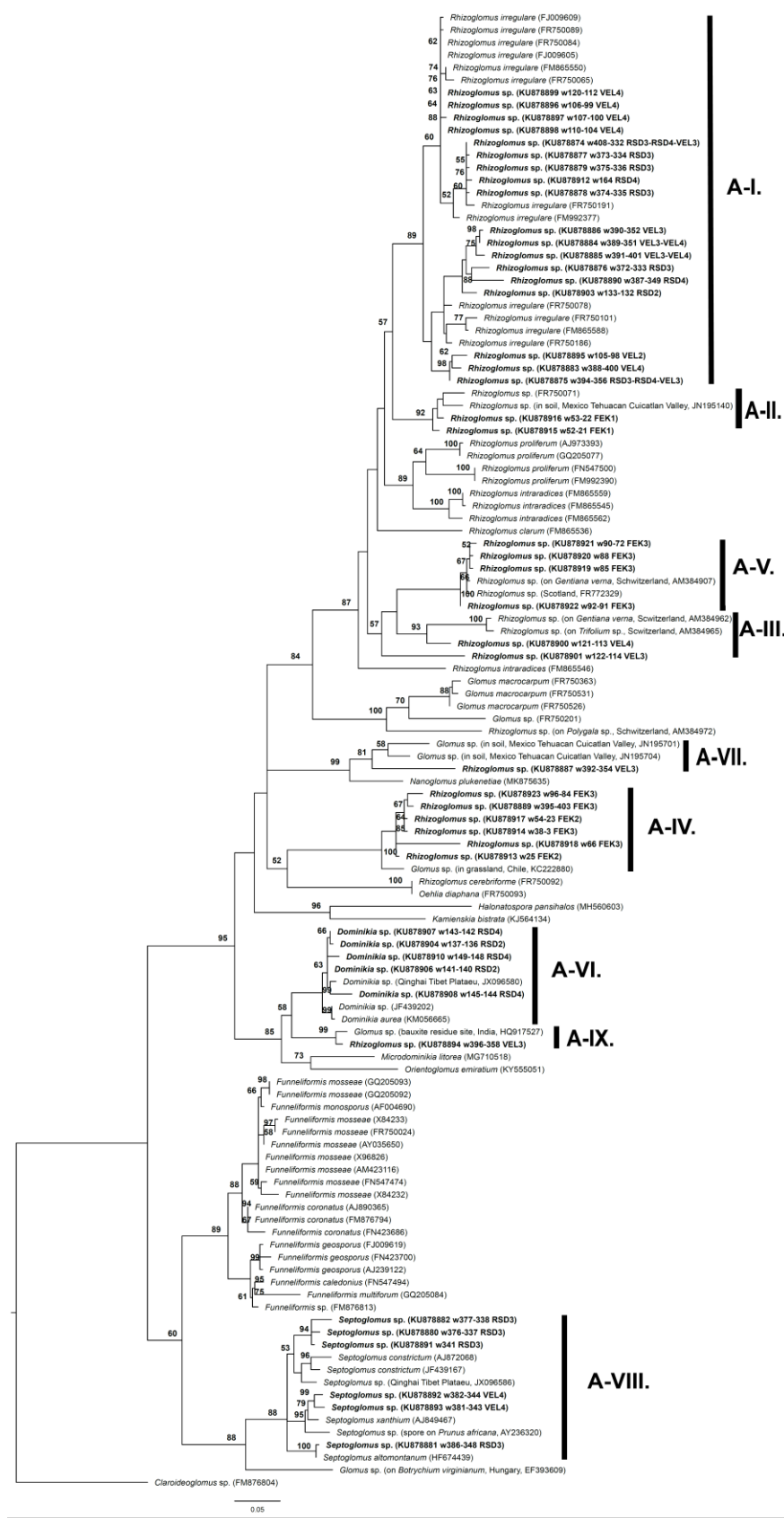
<i>Fajok</i>	<i>Élőhely</i>	<i>Szubsztrát</i>	<i>Gazdanövény</i>	<i>Időpont</i>	<i>Referencia</i>
<i>Ascocoryne sarcoides</i> (Jacq.) J.W. Groves & D.E. Wilson	7	dead bran.		10.1994.	Bratek & ZB (2002)
<i>Ascophanus globosopulvinatus</i> (Crossl.) Boud. ex Ramsb. (s.n. cf. <i>A. globoso-pulvinata</i> (Crossl.) Boud.)	21	rot. leaf of <i>Sal. cin.</i>		07.1994.	Bratek & ZB (2002)
<i>Geopora tenuis</i> (Fuckel) T. Schumacher.	21	rot. leaf of <i>Sal. cin.</i>		07.1994.	Bratek & ZB (2002)
	24, 21		<i>Sal. cin.</i>	09.09.1994.	Bratek & ZB (2002)
	19		<i>Sal. cin.</i>	06.2000.	Bratek & ZB (2002)
	19, 19		<i>Sal. cin.</i>	06.09.2001.	Bratek & ZB (2002)
	19	rot. block of <i>Sal. cin.</i>		11.2001.	Bratek & ZB (2002)
<i>Geopora tenuis</i> (Fuckel) T. Schumacher.	19	dead stalk of <i>Typ. ang.</i>		06.2002.	Bratek & ZB (2002)
	19	dead bran. of <i>Sal. cin.</i>		06.2002.	Bratek & ZB (2002)
	19	dead root of <i>Sal. cin.</i>		06.2002.	Bratek & ZB (2002)
<i>Hymenoscyphus calyculus</i> (Sowerby) W. Phillips (s.n. <i>H. virgultorum</i> (Vahl) W. Phillips)	1	bark of dead bran. of <i>Sal.</i>		11.2000.	Bratek & ZB (2002)
<i>H. phyllophilus</i> (Desm.) O. Kuntze	21	dead leaf of <i>Sal. cin.</i>		09.2002.	Bratek & ZB (2002)
<i>H. salicellus</i> (Fr.) Dennis	21	dead bran. of <i>Sal. cin.</i>		07.1994.	Bratek & ZB (2002)
	19	dead bran. of <i>Sal. cin.</i>		10.2002.	Bratek & ZB (2002)
<i>H. scutula</i> (Pers.) W. Phillips	19	rot. stem of <i>Men. aqu.</i>		10.2002.	Bratek & ZB (2002)
<i>H. vitellinus</i> (Rehm) O. Kuntze	21, 21	dead petiole of <i>The. pal.</i>		07.09.1994.	Bratek & ZB (2002)
	21	dead petiole of <i>The. pal.</i>		09.2002.	Bratek & ZB (2002)
<i>Karschia bloxamii</i> (Berk. & W. Phillips) Sacc.	19	dead bran. of <i>Sal. cin.</i>		05.2001.	Bratek & ZB (2002)

<i>Fajok</i>	<i>Élőhely</i>	<i>Szubsztrát</i>	<i>Gazdanövény</i>	<i>Időpont</i>	<i>Referencia</i>
<i>Lachnum controversum</i> (Cooke) Rehm	19	dead stalks of <i>Phr. aus.</i>		05.2001.	Bratek & ZB (2002)
(s.n. <i>Dasyscyphus controversus</i> (Cooke) Rehm)	19, 19	dead stalks of <i>Phr. aus.</i>		06.10.2002.	Bratek & ZB (2002)
<i>Lachnum controversum</i> (Cooke) Rehm	19	dead stalks of <i>Phr. aus.</i>		10.2002.	Bratek & ZB (2002)
<i>L. virgineum</i> (Batsch) P. Karst.	21	dead bran. of <i>Sal. cin.</i>		07.1994.	Bratek & ZB (2002)
(s.n. <i>Dasyscyphus virgineus</i> (Batsch) Gray)	19	dead bran. of <i>Sal. cin.</i>		06.2000.	Bratek & ZB (2002)
	1, 19	dead bran. of <i>Sal. aur. / cin.</i>		04.05.2001.	Bratek & ZB (2002)
	1	dead bran. of <i>Bet. pub.</i>		06.2001.	Bratek & ZB (2002)
	5, 3	dead bran. of <i>Sal. aur.</i>		06.06.2001.	Bratek & ZB (2002)
	19	dead bran. of <i>Sal. cin.</i>		05.2002.	Bratek & ZB (2002)
<i>Mitrula paludosa</i> Fr.	27	rot. wood of <i>Pic. abi.</i>		07.1998.	Lázár <i>et al.</i> (2000)
	27, 27	rot. wood of <i>Pic.</i>		07.08.1999.	Lázár <i>et al.</i> (2000)
<i>Mollisia ligni</i> (Desm.) P. Karst.	1, 6	dead bran.		10.10.1994.	Bratek & ZB (2002)
	7	on rot. wood		10.1994.	Bratek & ZB (2002)
	8	dead bran.		10.1994.	Bratek & ZB (2002)
	19	dead bran. of <i>Sal. cin.</i>		05.2002.	Bratek & ZB (2002)
<i>M. cinerea</i> (Batsch) P. Karst.	1	rot. wood of <i>Sal.</i>		11.2001.	Bratek & ZB (2002)
<i>M. palustris</i> (Roberge ex Desm.) P. Karst.	19	dead stalk of <i>Phr. aus.</i>		06.2002.	Bratek & ZB (2002)
<i>Morchella elata</i> Fr.	19	ground		05.2002.	Bratek & ZB (2002)
<i>Orbilbia cf. curvatispora</i> Boud.	7	rot. wood of <i>Aln. glu.</i>		10.1994.	Bratek & ZB (2002)
<i>O. luteorubella</i> (Nyl.) P. Karst.	21	dead bran.		09.1994.	Bratek & ZB (2002)
	6, 8	dead bran.		10.10.1994.	Bratek & ZB (2002)
	7	dead bran.		10.1994.	Bratek & ZB (2002)
<i>Peziza limnaea</i> Maas Geest.	5	rem. of wood		11.2000.	Bratek & ZB (2002)
	5	rem. of wood		11.11.2001.	Bratek & ZB (2002)
	5	rem. of wood		06.2002.	Bratek & ZB (2002)
<i>Phaeohelotium umbilicatum</i> (Le Gal) Dennis	1	rot. leaf of <i>Que. pet.</i>		10.1994.	Bratek & ZB (2002)

<b>Fajok</b>	<b>Élőhely</b>	<b>Szubsztrát</b>	<b>Gazdanövény</b>	<b>Időpont</b>	<b>Referencia</b>
<i>Psilachnum chrysostigmum</i> (Fr.) Ráitv. (s.n. <i>Pezizella</i> cf. <i>chrysostigma</i> (Fr.) Sacc.)	19	dead petiole of <i>The. pal.</i>		06.2002.	Bratek & ZB (2002)
<i>Pulvinula convexella</i> (P. Karst.) Pfister	21	rem. of wood		09.1994.	Bratek & ZB (2002)
(s.n. <i>P. constellatio</i> (Berk. & Br.) Boud.)	23	dead bran. of <i>Sal. cin.</i>		03.2002.	Bratek & ZB (2002)
<i>Pyronema domesticum</i> (Sowerby) Sacc.	19	rot. wood of <i>Sal. cin.</i>		03.2002.	Bratek & ZB (2002)
<i>Rutstroemia sydowiana</i> (Rehm) W.L. White	21	rot. leaf of <i>Sal. cin.</i>		07.2001.	Bratek & ZB (2002)
<i>Scutellinia crinita</i> (Bull.) Lambotte	21	dead bran. of <i>Sal. cin.</i>		04.1994.	Bratek & ZB (2002)
	21	bark of dead bran. of <i>Pop.</i>		04.1994.	Bratek & ZB (2002)
	21	dead bran. of <i>Sal. cin.</i>		07.1994.	Bratek & ZB (2002)
	7	mos. rot. wood		10.1994.	Bratek & ZB (2002)
<i>Scutellinia crinita</i> (Bull.) Lambotte	1	rot. wood		10.1994.	Bratek & ZB (2002)
	19	dead stalk of <i>Phr. aus.</i>		05.2001.	Bratek & ZB (2002)
	21	dead bran. of <i>Sal. cin.</i>		06.2001.	Bratek & ZB (2002)
	26	dead bran. of cf. <i>Vib. opu.</i>		05.2002.	Bratek & ZB (2002)
<i>Tapesia kneiffii</i> (Wallr.) J. Kunze (s.n. <i>T. retincola</i> P. Karst.)	22	on bot. of upr. dead stalk of <i>Phr. aus.</i>		04.2001.	Bratek & ZB (2002)
<i>Verpa conica</i> (O.F. Müll.) Sw.	19	ground		03.2002.	Bratek & ZB (2002)



**M. 7 Úszólápi AM - gombák (Glomeraceae): 18S rDNS alapú filogenetikai fa**  
(Zöld-Balogh et al.,2020)



## M. 8 Úszólápi AM - gombák (Glomeraceae): 5,8S-ITS2 rDNS alapú filogenetikai fa

(Zöld-Balogh et al.,2020)



## M. 9 Filogenetikai munka kódjai

Az egyes növényfajok egyedeiben található AM gomba filotípusok előfordulása élőhelyek, gyökerezési szintek és évszakok szerinti megoszlásban. (FEK= Fekete-tó úszólámpa; RSD= Szigetcsépi holtág úszólámpa; VEL= Velencei-tó úszólámpa.)

Úszó-lámp	Évszak	Gyök. kód	Fajkód	Növényfaj	Filotípusok														
					A-I.	A-II.	A-III.	A-IV.	A-V.	A-VI.	A-VII.	A-VIII.	A-IX.	B-I.	B-II.	B-III.	B-IV.	C-I.	C-II.
FEK	Ősz	3	F_C_e	<i>Carex echinata</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
FEK	Ősz	2	F_E_a	<i>Erythrorum angustifolium</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
FEK	Ősz	4	F_F_a	<i>Frangula alnus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
FEK	Ősz	2	F_L_v	<i>Lysimachia vulgaris</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
FEK	Ősz	3	F_M_a	<i>Molinia arundinacea</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
FEK	Nyár	2	F_P_p1	<i>Peucedanum palustre</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
FEK	Ősz	2	F_P_p2	<i>Peucedanum palustre</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
FEK	Ősz	4	F_S_a	<i>Salix aurita</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
FEK	Ősz	4	F_S_c	<i>Salix cinerea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
RSD	Tavaszi	2	R_E_c	<i>Eupatorium cannabinum</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
RSD	Ősz	4	R_F_a	<i>Frangula alnus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
RSD	Tavaszi	4	R_F_a2	<i>Frangula alnus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
RSD	Tavaszi	1	R_G_p1	<i>Galium palustre</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
RSD	Ősz	1	R_G_p2	<i>Galium palustre</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
RSD	Tavaszi	2	R_L_e	<i>Lycopus europaeus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
RSD	Tavaszi	1	R_M_a	<i>Mentha aquatica</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
RSD	Tavaszi	4	R_S_c	<i>Salix cinerea</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
RSD	Tavaszi	2	R_S_d	<i>Solanum dulcamara</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
RSD	Nyár	1	R_V_d	<i>Valeriana dioica</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
VEL	Nyár	2	V_E_c	<i>Eupatorium cannabinum</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
VEL	Ősz	1	V_G_p	<i>Galium palustre</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
VEL	Nyár	2	V_L_e	<i>Lycopus europaeus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
VEL	Nyár	2	V_L_v	<i>Lysimachia vulgaris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
VEL	Ősz	2	V_L_v2	<i>Lysimachia vulgaris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
VEL	Tavaszi	2	V_L_v3	<i>Lysimachia vulgaris</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1
VEL	Nyár	1	V_M_a	<i>Mentha aquatica</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
VEL	Ősz	1	V_M_a2	<i>Mentha aquatica</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
VEL	Tavaszi	1	V_M_a3	<i>Mentha aquatica</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
VEL	Tavaszi	4	V_S_c	<i>Salix cinerea</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
VEL	Nyár	2	V_S_d	<i>Solanum dulcamara</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1
VEL	Nyár	1	V_V_d	<i>Valeriana dioica</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

## 9. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

A Duna-Ipoly Nemzeti Parknak és az Őrségi Nemzeti Parknak, amiért kutatóhelyeinken az állandó belépésre valamint a talaj,- növény és a gombaminták begyűjtésére lehetőséget biztosítottak.

Falusi Ferenc tófelügyelő úrnak a vízi közlekedés valamint a szálláslehetőség állandó és magas színvonalú biztosításáért a Velencei-tavi mintavételezéseink és terepbejárásaink alkalmával.

A PALUSTER Alapítványnak a terepi vízminőség vizsgálatok elvégzéséhez szükséges műszerek és vegyszerek biztosításáért.

Post humus Láng Ferenc Professor Úrnak, aki a vezetése alatt álló tanszéken lehetőséget adott kutatásaimra.

Szigeti Zoltán Professor Úrnak, aki a doktori program vezetőjeként és tanszékvezetőként is a legmesszebbmenőkig támogatta tanulmányaimat és kutatásaim megvalósítását.

Fodor Ferenc egyetemi Docens Úrnak, aki jelenlegi tanszékvezetőként minden lehetőséget biztosított munkáim befejezéséhez.

Témavezetőmnek, Bratek Zoltán egyetemi Adjunktus Úrnak, aki a csészegombák tanulmányozásához; és az AM-gombák kutatásához teljes laborjával és anyagi háttérével korlátlan lehetőséget biztosított számomra témám sokoldalú feldolgozásához.

Post humus Babos Margitnak, aki éveken át tanított, segített az úszólápi kalapos gombák meghatározásában és a gombairódalom értékelésében.

Parádi István egyetemi adjunktusnak, aki az AM-gombák témakörében munkámat irányította.

A Növényélettani és Molekuláris Növénybiológiai Tanszék összes többi oktatójának és laboránsainak, akikhez a mindennapi problémák megoldásában folyamatosan fordulhattam és minden esetben önzetlenül, maximálisan és azonnal segítséget nyújtottak.

Dr. Merényi Zsoltnak és a többi doktorandusznak a felmerülő problémák azonnali megoldásáért.

Az értekezésben látható elektronmikroszkópos felvételekért Bóka Károly Tanár Úrnak, egyes más fotók felhasználásának lehetőségéért Bratek Zoltánnak, Parádi Istvánnak és Albert Lászlónak.

Férjemnek, aki lehetővé tette kutatásaim elvégzését, s engem a legmesszebbmenőkig mindenféleképpen támogatott és mindemellett botanikai, hidrobiológiai és ökológiai vezetőmként is maximális szakmai segítséget nyújtott témám feldolgozása során.