Szent István Egyetem

A mikorrhiza-ugróvillás (*Collembola*) kapcsolatok szerepe a kukorica tápanyagfelvételében

Doktori értekezés tézisei

Seres Anikó

Gödöllő

2009

A doktori iskola megnevezése: Biológia Tudományi Doktori Iskola
tudományága: Biológia-tudomány
vezetője: Dr. Tuba Zoltán
Intézetigazgató, egyetemi tanár, az MTA doktora
SZIE, Mezőgazdasági-és Környezettudományi Kar
Növénytani és Ökofiziológiai Intézet

Témavezető: Dr. Bakonyi Gábor
Intézetigazgató, egyetemi tanár, az MTA doktora
SZIE, Mezőgazdasági-és Környezettudományi Kar
Állattudományi Alapok Intézet

....
Az iskolavezető jóváhagyása A témavezető jóváhagyása

1. A MUNKA ELŐZMÉNYEI, A KITŰZÖTT CÉLOK

A mikorrhiza a növények gyökerei és egy vagy több talajon élő gombafaj között kialakuló kölcsönösen előnyös kapcsolat (mutualizmus), amely világszerte elterjedt. Az AM-gombák gyökéren kívüli externális hifái a gyökér körüli talajt hálózzák be, feltárva a gyökér számára hozzáférhetetlen talajrészeket is. A gomba hifafonalainak segítségével a növények tápanyag- és vízellátottsága, elsősorban száraz és tápanyaghiányos környezetben javul, míg a heterotróf gombapartner szerves tápanyagokhoz jut a növényből.

Létezik azonban egy érdekes paradoxon az AM-gombák ökológiájában (Gange, 2000). Noha számos laboratóriumi vizsgálat bizonyítja, hogy a gazdanövények számára különböző előnyökkel jár a mikorrhiza jelenléte, sokkal kevesebb terepi eredmény tudja ezt alátámasztani (Klironomos és Kendrick, 1993). Laboratóriumi körülmények között a legtöbb tényező ellenőrizhető, míg terepen ezek felelősek lehetnek a mikorrhizáltság hatékonyságának csökkenésében. Ide tartoznak a talaj tápanyag szintje, a növényi stressz faktorok (pl. a szárazság), a növényi betegségek, valamint a növény- és gombaevő állatok. A talajállatok egyik lehetséges felosztása a méretük alapján történik. A mezofauna (0,1-2 mm) egyik fontos mikofág csoportját alkotják az ugróvillások (Collembola). Ez a csoport, mind faj, mind egyedszámban igen nagy számban képviselteti magát a legkülönfélébb talajokban és ott igen fontos feladatot tölt be a talajéletében. Az ugróvillások denzitása akár a 100000 egyed nagyságot is elérheti négyzetméterenként (Lussenhop, 1992). Mivel az ugróvillások fogyasztják a talajban élő baktériumokat és gombákat, ezért elsősorban a mikrobákon keresztül megvalósuló szabályozó szerepüket kell kiemelni, de az elhalt hifák és növényi anyagok fogyasztásával közvetlenül a lebontásban is résztvesznek (Hedlung és Ohrn, 2000).

A talajban élő ugróvillások különböző direkt és indirekt hatásokon keresztül befolyásolhatják az AM-gomba kolonizációjának mértékét, a talajban kialakult micéliumhálózat méretét és szerkezetét, a mikorrhiza térbeli elterjedését és ezen keresztül a növényi tápanyagfelvételt. Egyfelől a táplálkozásukkal hatással vannak az externális hifák eloszlására, denzitására, korösszetételére és növekedésére, mivel az AM-gomba spórái és externális hifái fontos táplálékforrást jelentenek számukra. Másrészt terjesztik az AM-gombákat a talajban, de erre nagyon kevés bizonyíték van, gyakorlatilag egyetlen vizsgálat (Klironomos és Moutoglis, 1999).

1.1. Célkitűzések

Kérdéseink az egyes kísérleteknek megfelelően a következők voltak:

1.1.1. Ugróvillás fajok AM-gomba fogyasztása

Két különböző ugróvillás faj (*Folsomia candida, Sinella coeca*) milyen mértékben fogyasztja két különböző AM-gomba faj (*Glomus mossea, Glomus intraradices*) spóráit labóratoriumi körülmények között?

Vannak-e faji különbségek a spórák fogyasztásában?

Befolyásolja-e a spórafogyasztást a spórák abundanciája?

1.1.2. Ugróvillás fajok AM-gomba terjesztése

Két különböző ugróvillás faj (*Folsomia candida, Sinella coeca*) képes-e átvinni a mikorrhizáltságot, oltóanyagot tartalmazó talajból (*G. mossea*) egy tíz centiméter távolságban lévő steril növényre?

Mutatkozik-e eltérés az átvitel mértékében a két faj között?

Ha találunk különbséget, van-e összefüggés a spórafogyasztás és az átvitel között?

1.1.3. A növények nitrogén-felvétele az AM-gomba rendszeren keresztül ugróvillások jelenlétében

Milyen módon hat az ugróvillások jelenléte az AM-gomba hifahálózatára, azaz az ugróvillások jelenléte befolyásolja-e a talajban mérhető hifahosszt?

Képesek-e az ugróvillások hatni a gyökér közvetlen környezetében kialakult hifahálózat hosszára, a távolabbi hifák és spórák elfogyasztásával?

Hogyan befolyásolják az ugróvillások 0,6 állat/g talaj sűrűségben a kukorica növény (^{15}N izótóppal jelölt) N felvételét az AM-gomba hifahálózatán keresztül?

Hogyan alakul a jelölt és az összes N tartalom a növényekben, ha jelen vannak az ugróvillások a rendszerben, és ha nincsenek?

1.1.4. Az ugróvillások hatása a mikorrhiza-gazdanövény rendszer működésére, cinkkel szennyezett talajon

Van-e hatása a két különböző ugróvillás denzitásnak az AM-gomba növekedésére és fejlődésére?

Képes-e a *F. candida* ugróvillás faj befolyásolni a kukorica növények cink felvételét cinkkel szennyezett talajból?

Van-e a két különböző ugróvillás denzitásnak hatása az AM-gombán keresztül a növények Zn felvételére?

2. ANYAG ÉS MÓDSZER

2.1. A kísérletek során használt módszerek és élőszervezetek

. A mikorrhiza-kolonizáció mértékének meghatározásához – Giovanetti és Mosse (1980) módszere alapján – a gyökérszövetet tripánkékkel festettük.

Az AM- gomba hifahosszának meghatározása Baath és Söderström módszere alapján történt (1979). A kiszárított agarfilmben lévő hifa hosszának meghatározása Tennant (1975) interszekciós módszerével történt binokuláris mikroszkóp segítségével (16x nagyítás).

A tenyészedények szétbontását követően a talajmintákat szobahőmérsékleten tömegállandóságig szárítottuk. Ezután a spórákat izoláláltuk Gerdemann és Nicolson (1963) módszere szerint.

Kísérleteinkben két ugróvillás fajjal dolgoztunk, melyek a következőek voltak: *Sinella coeca* (Schött) és a *Folsomia candida* (Willem) (Collembola, Insecta). Az állatok a Szent István Egyetem Állattani és Ökológiai Tanszékének tenyészeteiből származnak.

A mikrobiális biomassza mennyiségét Amato és Ladd (1988) módszere szerint határoztuk meg.

Az adatokat elemzésére a STATISTICA V. 5. számítógépes programcsomagot használtuk.

2.2. A kísérleti elrendezések

2.2.1. Ugróvillás fajok táplálékfogyasztása

Az első kísérletben a *Sinella coeca* és a *Folsomia candida* ugróvillás faj adult egyedeinek spórafogyasztását vizsgáltuk. A kiválogatott *Glomus mosseae* és *Glomus intraradices* spórákat egyenletes eloszlásban helyeztük el egy 2x2 cm-es rácsháló metszéspontjaiban vizes agar felszínén. A petricsészékbe 40 (*Glomus mosseae*), illetve 25 (*Glomus intraradices)* spórát helyeztünk. A kísérletet három ismétlésben végeztük. Minden petricsészébe 25 kifejlett állat került. A fogyasztás megállapítására az állatok behelyezését követő 48 óra múlva került sor.

2.2.2. Ugróvillások AM-gomba terjesztése

Négy kísérleti kezelést állítottunk be a következő módon:
1.) ugróvillás nélkül (negatív kontroll): A tenyészedény csak kukoricát és a kis edénybe elhelyezve *G. mosseae*-t tartalmazott a kukoricától 10 cm távolságban.

2.) *F. candida*: A tenyészedény kukoricát, a kis edénybe elhelyezve *G. mosseae*-t tartalmazott a kukoricától 10 cm távolságban és az adult *F. candida* ugróvillás egyedek szabadon mozoghattak a rendszerben.
3.) *Sinella coeca*: A tenyészedény kukoricát, a kis edénybe elhelyezve *G. mosseae*-t tartalmazott a kukoricától 10 cm távolságban és az adult *S. coeca* ugróvillás egyedek szabadon mozoghattak a rendszerben.
4.) mesterségesen oltott (pozítiv kontroll): A kukoricát mesterségesen fertőztük *G. mossea*-val.
Mindegyik kezelést ötször ismételtük.

A tenyészedényeket (12x8x5cm) az előzetesen előkészített steril talajjal töltöttük fel a dobozok felső szélétől mért 1 cm-es magasságig. A hosszabbik oldal egyik végében egy műanyagból készült, felül és az egyik oldalán nyitott, de alulról zárt tartót (5x2x3 cm) helyeztünk el. Az első három kezelés esetében ebbe a tartóba helyeztük a *G. mosseae* inokulumokat tartalmazó talajt, egyenként 20 grammot. Ezt könnyen ki lehetett emelni a tenyészedényből, ami megkönnyítette az inokulumokat tartalmazó talaj eltávolítását a kísérlet során. A 4. csoportba (pozitív kontroll) tartozó edényeket a tartó helyén is steril talajjal töltöttük fel. A növényeket egy hétig előneveltük, majd a második kezelésben ismétlésenként 72 db *F. candida*, a harmadikban 72 db *S. coeca* került a tenyészedényekbe. Az állatok öt napig maradtak a tenyészedény felszínén, ezalatt volt rá lehetőségük, hogy a mikorrhizáltság kialakulásához szükséges képleteket az edény túlsó végébe a növényig eljuttassák (10 cm). Öt nap után a rizoszféra-talajt tartalmazó tartókat kiemeltük a tenyészedényekből, majd az állatokat naftalinnal elöltük. A kukorica elültetése után a növényeket öt héten át, állandó hőmérsékletű (20°C) és páratartalmú (70%) klímakamrában neveltük hosszúnappalos rend szerint. A kísérlet végén meghatároztuk a mikorrhiza kolonizáció mértékét, a spóraszámot és a kukorica különböző növekedési paramétereit.

2.2.3. A növények nitrogén-felvétele az AM-gomba rendszeren keresztül ugróvillások jelenlétében

Kérdéseink megválaszolására kísérleti tenyészedényeket állítottunk be félterepi körülmények között. Minden tenyészedényt egy 42 µm lyuk átmérőjű hálóval két részre (A és B) osztottunk. A B részbe (gyökér + AM-gomba) az ugróvillások nem tudtak átjutni, ez volt tulajdonképpen a gyökérzóna a hozzátartozó mikorrhizával. Az A-részbe (AM-gomba hifahálózat) a háló lyukmérete miatt a gyökerek nem tudtak átnőni, viszont a mikorrhiza hifák igen. Ez utóbbi egységhez adtuk a későbbiekben az ugróvillásokat és a jelölt nitrogént is. A tenyészedényeket raman típusú barna erdőtalajjal töltöttük fel, amit előzetesen egy hétig a napon kiszárítottunk, hogy a meso-és makrofaunát

elöljük. Az edény A részébe (hossz: 8 cm, átmérő: 10,5cm) 500g, míg a B részébe (hossz: 15 cm, átmérő: 10,5cm) 1000g talaj került.

Minden edény B részébe egyforma mennyiségű mikorrhiza inokulumot adtunk (10%-át a talaj térfogatának). A mikorrhiza oltás után hat hétig hagytuk, hogy az AM-gomba hifahálózata behálózza a talajt. Hat héttel az ültetés és oltás után 200 mg (^{15}N dúsítás 49.8 atom %) desztillált vízben feloldott ^{15}N-el jelölt ammónium-szulfátot adtunk, mivel ebben a formában a nitrogén nem mozog a talajban. Három kezelést állítottunk be három ismétlésben. A gyökerektől 15 cm távolságban két kezelés esetében az edények A részébe ^{15}N-t adtunk. Az egyik kezelésnél nem voltak (C-), míg a másiknál voltak (C+) ugróvillások az A részben. Ezenkívül létrehoztunk egy kontroll csoportot is, ahol közvetlenül a növények gyökeréhez juttatuk a jelölt nitrogént. Ugyanekkor adult *Sinella coeca* egyedeket helyeztünk el a kukorica mentes részben (A), úgy hogy az állatok denzitása 0,6 állat/g talajnak feleljen meg. A tenyészedényeket két hét múlva bontottuk szét, a növények nyolc hetes korában. Mértük a teljes növényi biomassza, a hajtás, a gyökér tömegét, a hajtás/gyökér arányt, a növények víztartalmát, a teljes N és a ^{15}N tartalmát a növények föld feletti részeinek, az AM-gomba hifahosszát és a mikrobiális biomasszát.

2.2.4. Az ugróvillások hatása a mikorrhiza-gazdanövény rendszer működésére, cinkkel szennyezett talajon

Kérdéseink megválaszolására a következő 8 kísérleti kezelést állítottuk be öt ismétlésben. *F. candida* ugróvillással és *G. intraradices* AM-gomba fajjal végeztük a vizsgálatokat.
N0: kontroll kukorica, N1: kukorica + AM-gomba, N2: kukorica + AM-gomba + alacsony denzitásban ugróvillás (0,4 egyed/g talaj), N3: kukorica + AM-gomba + magas denzitásban ugróvillás (1egyed/g talaj), Z0: cinkes kontroll, kukorica + cink, Z1: kukorica + cink + AM-gomba, Z2: kukorica + cink + AM-gomba + alacsony denzitásban ugróvillás (0,4 egyed/g talaj), Z3: kukorica + cink + AM-gomba + magas denzitásban ugróvillás (1 egyed/g talaj).

A talajokat 100ml cink-szulfáttal ($ZnSO_4(H_2O)_7$ Merck, GR for analysis) szennyeztük, ami 250 mg cinket jelent egy kg száraz talajban, ami szennyezési határérték Magyarországon. A nem szennyezett kezelések ugyanennyi mennyiségű desztillált vizet kaptak. A kukorica növények ültetése után négy héttel adtuk a cinket a tenyészedényekhez, amivel az volt a célunk, hogy a már kialakult AM-gazdanövény-ugróvillás rendszer szennyezésre adott válaszát vizsgáljuk. A tenyészedényeket nyolc hét után teljesen szétbontottuk.

A növények magasságát megmértük, a gyökér és a szár találkozásától a legfelső levélig. Meghatároztuk a nedves és a száraz tömegeket. A C és N tartalom meghatározása Carlo-Erba NA 1500 típusú elem tartalom meghatározóval történt, a száraz gyökerek és hajtások alapos darálóban történő összeörlése után. Tömény salétromsavval történő feltárás után a Zn tartalom

meghatározása plazma emissziós spektrométerrel történt (Jobin-Yvon JY24 ICP). A Zn tartalom meghatározásra került a talaj, a gyökér és a hajtás mintákból egyaránt. A C, N és Zn tartalom elmezéseket a Szent István Egyetem Központi Laboratóriuma végezte. Mértük a mikrobiális biomasszát, a mikorrhiza kolonizáció százalékos mértékét, az AM-gomba hifahosszát és a spóraszámot a talajban.

3. EREDMÉNYEK

3.1. Ugróvillás fajok AM-gomba fogyasztása

A táplálék választási kísérletek eredményeképpen bizonyítottam, hogy az ugróvillások válogatnak a felkínált AM-gomba spórák között, és faji szintű különbségek vannak az állatok táplálék fogyasztásában. Kísérletünkben a *F. candida* ugróvillás faj nem fogyasztotta, míg a *S. coeca* ugróvillás faj fogyasztotta a *Glomus* nemzetségbe tartozó két AM-gomba faj nedves agaron felkínált spóráit. A *G. mossea* AM-gomba faj 45%-át, míg a *G. intraradices* AM-gomba faj 71%-át fogyasztották el a *S. coeca* ugróvillások a rendelkezésre álló 48 óra alatt.

3.2. Ugróvillás fajok AM-gomba terjesztése

A negatív kontroll csoportban a gyökereken nem találtuk mikorrhiza fertőzöttség jeleit, a mesterségesen oltott (pozitív kontroll) csoportban a mikorrhizáltság a növények gyökerein egyértelműen megfigyelhető volt. Mindkét állatokat tartalmazó kezelés esetében kialakultak a mikorrhizáltságra jellemző képletek, de azok fejlettségében különbséget találtunk a két faj között. A *F. candida* esetében több externális hifát és apresszóriumot ($p<0.01$) valamint több internális hifát ($p<0.05$) találtunk.

3.3. A növények nitrogén-felvétele az AM-gomba rendszeren keresztül ugróvillások jelenlétében

A jelölt N atomokból a legnagyobb mennyiséget azok a növények vették fel, amelyek közvetlenül a gyökérhez kapták a nitrogén-szulfátot és mind a gyökéren, mind az AM-hifákon keresztül felszívhatták azt. Ennél szignifikánsan kevesebbet tartalmaztak azok a növények, amelyek csak az AM-gomba hifarendszerén keresztül tudták felvenni a nitrogént. Az állatok jelenléte

még tovább csökkentette a növényekben mért jelölt nitrogén atomok mennyiségét. A növények összes nitrogén tartalmában azonban nem találtunk különbséget a kontroll és az ugróvillások nélküli kezelések között, azaz az össznitrogén tartalmat nem befolyásolta, hogy a növények a gyökerükhöz kapták-e a jelölt nitrogént vagy a gyökértől távol. Az ugróvillások jelenléte viszont csökkentette a nitrogén tartalamat a kukorica növényekben. Az ugróvillások aktivitásukkal csökkentették az AM-gomba hifahosszát és a mikrobiális biomassza mennyiségét az A –részben (AM-gomba hifahálózat ± ugróvillás) összehasonlítva mindkét másik kezeléssel. A B-részben (gyökér+AM-gomba) viszont a hifahossz nagyobb volt, ha ugróvillások is jelen voltak a másik egységben, mint az ugróvillásokat nem tartalmazó kezelések esetében. A B- részben (gyökér+AM-gomba) nem találtunk különbséget a mikrobiális biomassza mennyiségében a három kezelés között.

3.4. Az ugróvillások hatása a mikorrhiza-gazdanövény rendszer működésére, cinkkel szennyezett talajon

Az ugróvillások jelenléte hatással volt a növények hajtás száraz tömegére és a teljes száraz tömegre. A növények nagyobbak voltak, ha az ugróvillások kis denzitásban voltak jelen, mint nagy denzitás esetén ($p<0,05$). A mikorrhizált növényeknél szignifikánsan magasabb hajtás/gyökér arányt mértünk a nem mikorrhizált növényekhez képest a cinkkel szennyezett kezelések esetében ($p<0,05$). Az AM-gombával történt oltás jelentős pozítiv hatással volt a mikorrhiza kolonizáció mértékére ($p<0,05$), a hifahosszra ($p<0,01$) és a spóraszámra ($p<0,001$) a cink nélküli és a cinkes kezeléseknél egyaránt. Az ugróvillások nagy denzitásban csökkentették a mikorrhiza kolonizációt, összehasonlítva az ugróvillásokat kis denzitásban ($p<0,01$) vagy ugróvillásokat nem tartalmazó kezelésekkel ($p<0,01$). A hifahossz esetében hasonló eredményt kaptunk. A kis sűrűségben jelenlévő ugróvillások nem befolyásolták az AM-gombát, kivéve, hogy csökkentették a spóraszámot a cinkkel szennyezett kezelések esetében ($p<0,01$). Az ugróvillások jelenléte nagy ($p<0,001$) denzitásban is csökkentette az AM-gomba spóra számát a szennyezett talajban. A spóraszám esetében gyenge interakciót találtunk az ugróvillás és a cink hatása között. A cink szennyezés növelte az AM-gomba hifahosszát ($p<0,01$) és a mikorrhiza kolonizáció mértékét ($p<0,05$). A talajba kevert cink növelte a növényekben mért Zn koncentrációt, mind a hajtás mind a gyökér esetében és erőteljesen fokozta a Zn koncentrációt a talajban ($p<0,001$). Az AM-gombával történt oltás fokozta a hajtás ($p<0,05$) és gyökér Zn koncentrációját ($p<0,01$), de nem befolyásolta a talajban mérhető Zn koncentrációt. Alacsonyabb Zn koncentrációt mértünk a növények gyökerében, ha ugróvillások voltak a rendszerben függetlenül az állatok denzitásától ($p<0,05$). A gyökér Zn tartalmánál interakció mutatkozott az ugróvillások és a Zn hatása között.

3.5. Új tudományos eredmények

A *Folsomia candida* ugróvillás fajról bizonyítottuk, hogy 48 óra alatt nem fogyasztott a *Glomus mossea* és *Glomus intraradices* AM-gomba fajok nedves agaron felkínált spóráiból.

A *Sinella coeca* ugróvillás fajról elsőként publikáltuk, hogy ez a faj laboratóriumi körülmények között elfogyasztja a *Glomus mossea* és *Glomus intraradices* AM-gomba fajok spóráit.

Elsőként igazoltuk, hogy a *Folsomia candida* és *Sinella coeca* ugróvillás fajok képesek talajba kevert *Glomus mossea* mikorrhiza oltóanyagból (spórák, hifák, mikorrhizált gyökér darabok) a mikorrhizáltságot egy addig nem mikorrhizált kukorica növényre átvinni. Kísérleteink szerint a mikorrhiza átvitelének intenzitása különbözött a vizsgált két ugróvillás fajnál (*S. coeca*, *F. candida*). A *F. candida* faj hatékonyabban terjesztette a mikorrhizáltságot, mint a *S. coeca* ugróvillás faj.

Kísérletünkben bizonyítottuk, hogy az ugróvillások aktivitása a hifahálózatra gyakorolt negatív hatás révén csökkenti a növények által az AM-gomba rendszeren keresztül felvett nitrogén mennyiségét.

Kísérletünkben igazoltuk, hogy az ugróvillások denzitásfüggően hatnak az AM-gombák növekedésére és abundanciájára. Nagy denzitás (50000 állat/m^2) esetén csökkentették az AM-gomba kolonizáció mértékét, míg kis denzitás (20000 állat/m^2) mellett nem voltak hatással rá.

Bizonyítottuk, hogy a nagy és a kis denzitásban jelenlévő ugróvillások egyaránt csökkentették a növények Zn felvételét. Ezért feltételezzük, hogy az ugróvillások nem csak az AM-gomba rendszeren keresztül képesek befolyásolni a kukorica növények Zn felvételét.

4. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

A *F. candida*-val végzett AM-gomba spórafogyasztási kísérletben kapott eredmények jó egyezést mutatnak az irodalmi adatokkal, miszerint az állatok vizes agaron nem eszik a *G. mosseae* AM-gombafaj spóráit (Moore és mts., 1985). A *S. coeca*-ra vonatkozó irodalmi adatokat nem találtunk, így új eredmény, hogy ez a faj fogyasztja a *G. mosseae* és *G. intraradices* AM-gomba spórákat laboratóriumi körülmények között. Mindez arra hívja fel a figyelmet, hogy az ugróvillás fajok AM-gomba spóra fogyasztása között különbségek vannak. Következésképpen különböző ugróvillás együttesek különböző hatásokkal lehetnek az ökoszisztémák AM-gomba együtteseinek struktúrájára és funkcióira.

Igen kevés információ áll rendelkezésre arról, hogy az ugróvillások képesek-e az AM-gombák terjesztésére a talajokban? Egyedül Klironomos és

Moutoglis (1999) szolgáltat erre bizonyítékot, akik megállapították, hogy a *F. candida* ugróvillás jelenléte elősegítette egy szomszédos növény kolonizációját három AM-gomba faj (*Glomus etunicatum, Scutellospora calospora, Acaulospora denticulata*) esetében. Tenyészedényes kísérletünk fő eredményét, miszerint mind a két ugróvillás faj terjesztette az AM-gombát a talajban, a fent említett kísérlet *G. etunicatum* AM-gomba fajnál kapott eredményeivel vetem össze. Klironomos és Moutoglis kísérletében különböző fajú, de azonos génbuszba tartozó gomba fajjal dolgozott, mint mi és a gazdanövényük sem kukorica, hanem lándzsás útifű (*Plantago lanceolata*) volt. Ezen kívül még egy nagyon fontos különbséget találunk a kísérleti beállítások között: ők azt vizsgálták, hogy egy már mikorrhizált növényről mennyi idő alatt és milyen távolságra jut át a mikorrhizáltság ugróvillások nélkül és ugróvillások jelenlétében. A mi kísérletünkben, pedig arra voltunk kíváncsiak, hogy a talajba kevert mikorrhiza oltóanyagból képesek-e az ugróvillások átjuttatni a mikorrhizáltságot egy 10 centiméter távolságban lévő steril növényre. A kísérleti beállítások különbségei ellenére az adatok összevethetőek és lényegében hasonló eredményt adnak. Kísérletükben ugróvillások nélkül a *G. etunicatum* AM-gomba faj rövid távolságon (5-15-cm) már az első héten átterjedt a szomszédos növényre, azoban a kísérlet végéig (14 hét) sem jutott messzebbre, mint 20 centiméter. Hangsúlyozni szeretném, hogy itt egy aktív mikorrhiza rendszerről volt szó és a Glomus fajok irodalmi adatok szerint gyorsan fejlesztenek extra és intraradikális hifákat (Klironomos és mts., 1998). Az ugróvillások jelenlétében azonban a 14 hét alatt az akár 50 centiméter távolságban lévő lándzsás útifű gazdanövényeken is kialakult a mikorrhizáltság, azaz a *F. candida* ugróvillás faj képes volt a mikorrhiza inokulumok terjesztésére a talajban, akárcsak a mi kísérletünkben. Klironomos és Moutoglis (1999) két hipotézist állít fel az eredményeik magyarázatára: 1.) az állatok megrágták a vékony hifákat, ezáltal stimulálták azok növekedését, íly módon segítették a szomszédos növények kolonizációját, 2.) az ugróvillások a mikorrhiza hifákat és spórákat a steril növények közelébe szállították.

A mi esetünkben a legvalószínűbb magyarázat, hogy az ugróvillások hifafragmentumokat (vagy egyéb AM-gomba részeket) vittek át az oltóanyagot tartalmazó kompartmentből és a meg nem emésztett hifákból indult a mikorrhiza kialakulása. A spórák túl nagyok ahhoz, hogy egészben átjussanank az állatok bélcsatornáján, a kültakarón való szállítás pedig szintén elég valószínűtlen a spórák nagy mérete miatt (kísérletesen megpróbáltunk spórákat illeszteni ugróvillások testfelszínére, de egyetlen esetben sem tapadtak oda a spórák, nem publikált adat). Mivel esetünkben nem egy aktív mikorrhizáról terjesztették az ugróvillások egy új növényre a gombát, ezért a hifa növekedésének stimulációja is legfeljebb a hifarendszer kialakulásának serkentésében játszhatott szerepet.

A harmadik kísérletünkben mért AM-gomba hifahosszak értéke 4,25 és 6,85 m/g talaj közé esett. Hasonló eredményekre jutottak egy másik kísérletben, amit három AM-gomba fajjal végeztek, amelyek a következőek voltak: *G. intraradices, G. caledonium, G. invermaium* (Larsen és Jakobsen, 1996). Ebben a kísérletben az ugróvillások csökkentették az AM-gomba hifahosszát 14, 37 és 39%-al (a gombák sorrendjében) a gomba partnertől függően. A mi vizsgálatunkban 20%-al mértünk alacsonyabb hifahosszt az ugróvillások jelenlétében. Ez az eredmény jó egyezést mutat azokkal az irodalmi adatokkal, amelyek arról számolnak be, hogy az ugróvillások az optimálisnál nagyobb denzitásban csökkentik az AM-gomba növekedését (Bakonyi és mts., 2002; Warnock és mts., 1982) és a mikrobiális biomasszát (Kaneda és Kaneko, 2002).

Más szerzők inkább a szaprotróf gombák szerepét hangsúlyozzák a növények nitrogén felvételében, mivel kísérleteikben az ugróvillások a konidiális gombákat preferálták a mikorrhiza-gombákkal szemben (Klironomos és Kendrick, 1996). Véleményük szerint az ugróvillások a szaprotróf gombák fogyasztásával serkentik a mikrobiális aktivitást és a mineralizációt és a mikorrhizák kevésésé fontosak ezekben a folyamatokban. Kísérletünkben a kukorica növények ^{15}N izotóp felvétele csak az AM-gomba hifarendszerén keresztül történhetett, mivel a jelzéshez használt ammónium ionok mobilitása a talajban csekély. A kísérleti edény végén elhelyezett jelölőanyaghoz a kukorica növények semmilyen más úton nem juthattak hozzá, csak a gyökereket a jelölt nitrogénforrással összekötő AM-gomba hifahálózatán keresztül. Mivel az ugróvillások jelenlétében a ^{15}N felvétel csökkent, ez mutatja, hogy az ugróvillások jelenléte negatívan hatott az AM-gomba hifahálózatára. Ezt bizonyítja a csökkent hifahossz is. Ez az első közvetlen bizonyíték arra, hogy ugróvillások az AM-gomba hifarendszerét károsítják és ezzel a kukoricanövény nitrogén felvételét csökkentik. A teljes nitrogéntartalom is csökkent az ugróvillások jelenlétében, ebben a folyamatban valóban szerepe lehet a szaprotróf gombák elfogyasztásának is, de a jelölt nitrogén felvételének csökkenése bizonyosan az AM-gomba micéliumhálózat sérülésének az eredménye. Eredményeinkkel ellentétben Cole és mts. (2004) kísérletükben arra a következtetésre jutottak, hogy a mikroarthropodák befolyásolják a mikróba közösségeket, de nincsenek hatással a mikróbák vagy a növény nitrogén felvételére. Azonban egy fajnál hasonló eredményre jutottak, a *Ceratophysella denticulata* ugróvillás faj monokulturában csökkentette a gyökerek ^{15}N felvételét az ő kísérleteikben is. A mi eredményeink azt az elképzelést támasztják alá, hogy az ugróvillások fogyasztják az AM-gombákat a szaprotróf gombák jelenlétében is, és képesek befolyásolni az AM-gomba hifahosszát és funkcióit természetes körülmények között is (Bakonyi és mts., 2002). Szabadföldön termesztett növények esetében mindig számolnunk kell azzal, hogy a hozam fokozására vagy a növények jobb víz- és tápanyagellátására kijuttatott AM-gombák, bekerülve a talaj táplálékhálózatába másképpen

viselkednek, mint egy ellenőrzött laboratóriumi kísérletben, ahol csak a gazdanövények és az AM-gombák a kísérlet szereplői.

Az irodalomban a legkülönbözőbb adatokat találjuk abban a kérdéskörben, hogy milyen az AM-gomba oltás hatása a növények cink felvételre. Sok szerző a mikorrhiza gombák nehézfém toxikozist kivédő hatását hangsúlyozza. Más kísérletekben a mikorrhizált növényegyedek több Zn-et vettek fel, mind a hajtásba, mind a gyökérbe, mint a mikorrhiza nélküliek. Azonban a Zn koncentráció a gyökerekben mindig magasabb volt, mint a hajtásban (Jansa és mts., 2003; Joner és Leyval 2001; Oudeh és mts., 2002). A mi eredményeink ezen utóbbi eredményekhez állnak közel, azaz a mikorrhiza oltás fokozta a kukorica Zn felvételét a gyökérbe és a hajtásba egyaránt. Weissenhorn és mts. (1995) szerint az AM-gombák hatása a növények nehézfém felvételére erősen függ a növény növekedésének körülményeitől, a gomba partnertől és a nehézfém jellegétől egyaránt. Ezen kívül az alkalmazott nehézfém koncentráció és a gazdanövény faji hovatartozása is fontos faktor. A jelenleg rendelkezésre álló adatok alapján általános következtetéseket még nem lehet levonni. További kutatások végzésére van szükség, hogy az ugróvillások szerepét meg tudjuk állapítani a mikorrhizált növények (ezen belül is a kukorica) Zn felvételére, cinkkel szennyezett talajon.

A Zn szennyezés bizonyos körülmények között csökkenti (Bi és mts., 2003, Takács és Vörös, 2003), más kísérleti beállítások mellett növeli (Zhu és mts., 2001) vagy nem befolyásolja az AM-gomba kolonizációt (Li és Christie, 2001). Chen és mts. (2001) kimutatták, hogy a Zn koncentráció tízszer magasabb lehet az AM-gomba hifákban, mint a növényi szövetekben. A mi kísérletünkben a Zn jelenléte a talajban szignifikánsan növelte az AM-gomba kolonizáció mértékét és a Zn-nek pozítiv hatása volt minden kezelés esetében a hifa hosszra. Ez azt jelenti, hogy a talaj magas Zn koncentrációja minden bizonnyal fokozott hifaprodukcióra késztette az AM-gombákat. Íly módon az AM-gombák elősegítették, hogy a Zn a gyökér zónában maradjon, hiszen az AM-gombával történt oltás nagyobb arányban fokozta a gyökerek Zn felvételét, mint a hajtásokét. Ezek az eredmények az AM-gombáknak a nehézfém toxikózist kivédő szerepét támogatják a kukorica esetében.

A *Folsomia candida* ugróvillás faj megeszi az egyes *Glomus* rendbe tartozó AM-gomba fajok hifáit (Moore és mts., 1985). Ezzel összhangban a saját adataink azt mutatják, hogy a *F. candida* elfogyasztja a *Glomus intraradices* gomba faj hifáit, de nem eszi meg a spórákat (nem publikált adatok). Jelen kísérletünk eredményei szerint is a *F. candida* a talajban fogyasztja a *G. intraradices* AM-gomba fajt, hiszen nagy denzitásban az ugróvillások szignifikánsan csökkentették az AM-gomba kolonizáció mértékét és a talajban mért hifahosszt, de alacsony denzitás mellett nem gyakoroltak hatást a fenti paraméterekre. Szignifikáns különbség mutatkozott a kolonizáció mértékében a két alkalmazott denzitás között is. Bakonyi és mts. (2002) arra az

eredményre jutottak, hogy mikorrhiza kolonizáció 0,2-0,4 egyed/g talaj *Sinella coeca* sűrűség mellett volt a legmagasabb közel 60%, a mi kísérletünkben a kis denzitásnál (0,4 egyed/g talaj) mért kolonizációs érték 56,8 % volt a cink nélküli kezelés esetében. A mi kísérletünkben nagy denzitás mellett (1 egyed/g talaj) 29,4 %-os mikorrhiza kolonizációt mértünk, ami szintén nagyon hasonló a Bakonyi és mts. (2002) által publikált eredményhez, ők 1,6 egyed/g talaj denzitás mellett 30%-os mikorrhiza kolonizációt mértek kukorica gazdanövényeken.

Nagy ugróvillás denzitásnál csökkent AM-gomba kolonizációt és hifahosszt találtunk a talajban, ami a gyökerek alacsonyabb Zn koncentrációjához vezetett. A kis denzitásban jelenlévő ugróvillások hasonlóan negatívan befolyásolták a gyökerek Zn koncentrációját, noha az AM-gomba kolonizáció mértékére és a hifahosszra nem voltak hatással. Ezért feltételezzük, hogy a kukorica növények Zn felvételét ebben az esetben az állatok nem kizárólag az AM-gomba rendszeren keresztül befolyásolták. Ennek a kísérletnek a fő konklúziója, hogy a *F. candida* ugróvillás faj képes befolyásolni az AM-gomba rendszer fejlődését, és ez a hatás függ az ugróvillások denzitásától. Az ugróvillások jelenlétében csökkent a kukorica növények gyökereinek Zn koncentrációja mind a szenyezett, mind a kontroll talajok esetében, noha az ugróvillás denzitás nem jelentkezett számottevő faktorként a növények AM-gomba rendszeren keresztül történt Zn felvételében. Így azt kell feltételeznünk, hogy az ugróvillások képesek direkt módon befolyásolni a növények Zn felvételét, nem csak az AM-gomba-gazdanövény rendszeren keresztül. A legvalószínűbb magyarázat erre, hogy az ugróvillások táplálkozási aktivitásukkal a gyökerek morfológiáját képesek megváltoztatni, valamint a talajban a Zn eloszlását és a növények számára való hozzáférhetőségét.

5. AZ ÉRTEKEZÉS TÉMAKÖRÉHEZ KAPCSOLÓDÓ PUBLIKÁCIÓK

Nemzetközi folyóiratcikkek

A. SERES, G. BAKONYI, K. POSTA (2006): Zn uptake by maize under the influence of AM-fungi and Collembola *Folsomia candia*. Ecological Research 21 (5): 692-697. (**IF: 1.012**)

A. SERES, G. BAKONYI, K. POSTA (2007): Collembola (Insecta) disperse the arbuscular mycorrhizal fungi in the soil: pot experiment. Polish Journal of Ecology 55: 395-399 (**IF: 0.433**)

Hazai folyóiratcikkek

SERES A., BAKONYI G. (2002): A talajlakó állatok és az endomikorrhiza-gombák közötti kapcsolatok szerepe a növények tápanyagellátásában. Agrokémia és Talajtan. 51. 3-4: 535-546.

SERES A., BAKONYI G., POSTA K. (2003): Ugróvillások (Collembola) szerepe a Glomus mosseae (Zygomycetes) arbuszkuláris mikorrhiza gomba terjesztésében. Állattani Közlemények. 88 (1): 61-71.

Nemzetközi konferencia összefoglalók

A. SERES, G. BAKONYI, K. POSTA (2002) The role of the springtails in spreading of the arbuscular mycorrhiza. Cost 838 Meeting, Pisa, p.51.

A. SERES, K. POSTA, G. BAKONYI, P. NAGY, I. KISS, M. FÁBIÁN, J. NOSEK (2004) How Collembola decrease the nitrogen uptake of maize through arbuscular mycorrhiza? XIVth International Colloquium on Soil Zoology and Ecology, Rouen, p.103.

Hazai konferencia összefoglalók

SERES A., BAKONYI G., POSTA K. (2003) Ugróvillások hatása az arbuszkuláris mikorrhiza-gomba – gazdanövény rendszer működésére cinkkel szennyezett környezetben. 6. Magyar Ökológus Kongresszus, Gödöllő, p.231.

SERES A., POSTA K., BAKONYI G., NAGY P., KISS I., FÁBIÁN M., NOSEK J. (2004) Befolyásolhatják-e az ugróvillások a kukorica növények N felvételét az arbuszkuláris mikorrhiza-gombán keresztül? 2. Szünzoológiai Szimpózium, Budapest, p.74.

SERES A., BAKONYI G.(2006) Az ugróvillások arbuszkuláris mikorrhiza-gombára gyakorolt hatásainak mechanizmusa. 7. Magyar Ökológus Kongresszus, Budapest, p.188.