

JAKUCS ERZSÉBET

# A gombák titkos története

ELSŐ RÉSZ

„A biológiában semminek nincs értelme, hacsak nem az evolúció fényében.”

(Dobzhansky, 1964)

A gombák az élővilágnak az állatok és a növények mellett a harmadik legnagyobb fajsámú csoportja, amelynek képviselői a mély tengereket és az örökké jéggel borított sarki és magashegységi területeket kivéve mindenütt előfordulnak a Földön. A gombák benépesítik a talajt és a szerves hulladékokat, állandóan jelen vannak a levelek fesztinén, a sós és édesvizekben, a levegőben, sőt a növények és állatok testében is, hiszen a gombafajok jelentős része biotróf szervezet, ami azt jelenti, hogy más élőlények sejtjeiből nyerik szerves tápanyagukat mint paraziták vagy szimbioták. Jelenlétük azonban gyakran rejtett marad az emberi szem előtt, mert jó részük mikroszkopikus szervezet, ugyanakkor nélkülözhetetlenek a bioszféra anyagkörforgásának és egyensúlyának fenntartásában. A baktériumok mellett nagy részben a gombák biztosítják az elpusztult növények és állatok testében lévő szerves anyag lebontását, miközben széntartalmukat a növények fotoszintéziséhez szükséges szén-dioxid formájában felszabadítják a levegőbe. A szaprotróf (lebontó) gombák folyamatos enzimatikus tevékenysége nélkül a felhalmozódó hulladékok hamarosan elborítanák a Földet. Ha a gombák működése hirtelen leállna, 30 éven belül megszűnne az élet jelenlegi formája a bioszférában.

Vajon honnan erednek és hogyan jöttek létre a mai gombacsoportok? Hogyan hódították meg a szárazföldet? Mennyi idő alatt és milyen lépéseken keresztül érték el mai diverzitásukat? Hogyan fejlődtek ki az evolúció során azok a fiziológiai sajátosságok, amelyek révén kulcsszerepet játszhatnak a bioszféra egyensúlyának megtartásában? Hogyan hatottak más élőlények fejlődésére, és hogyan alakultak ki azok a bonyolult kölcsönhatás-rendszerek, amelyeket a ma élő gombák a növényekkel és az állatokkal képeznek?

Az írás ezekre a ma még nem egyértelműen megválaszolható kérdésekre keresi a választ.

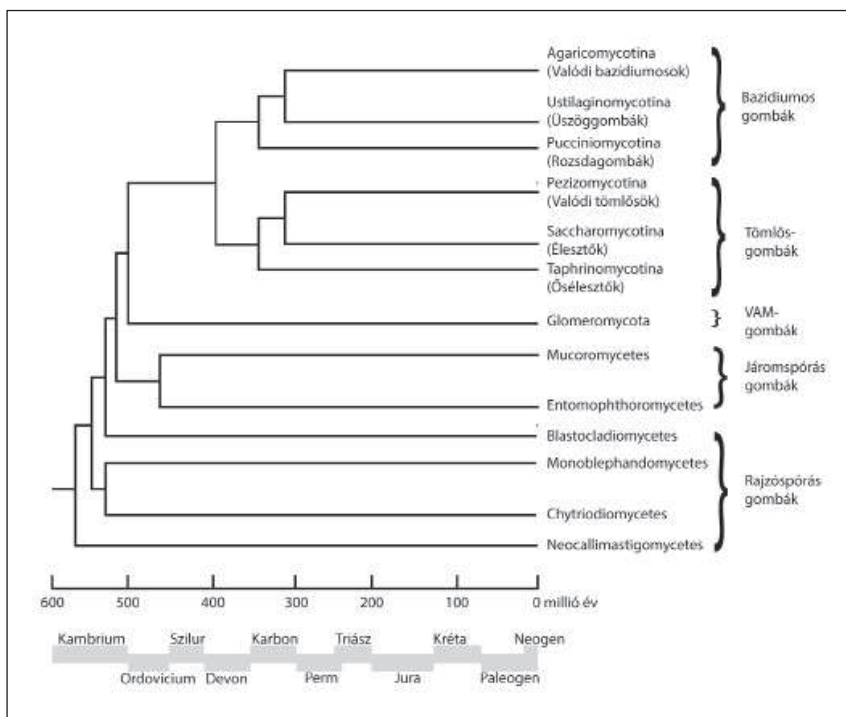
A gombák időbeli kialakulásáról és elterjedéséről a Földön csak különböző tudományterületek és kutatási módszerek (pa-

leontológia, fiziológia, ökológia, genetika, molekuláris biológia) eredményeinek összehasonlításával kaphatunk képet. Az

evolúciós folyamat egyes lépéseit gyakran csak közvetett bizonyítékok alapján lehet rekonstruálni, mivel nagyon kevés közvetlen bizonyítékkal, vagyis gomba-ösmaradvánnyal rendelkezünk, a gombák ugyanis rendkívül rosszul fosszilizálódnak szervezetek. Ezért, ha eredetükre és történetükre vagyunk kíváncsiak, akkor többnyire csak a ma élő fajok vizsgálatából indulhatunk ki.

Az szinte bizonyosnak mondható, hogy a gombák ősei a földtörténeti őskorban (prekambrium) a tengerben kialakult eukarióta (valódi sejttaggal rendelkező) egyszelű élőlények voltak. Az általánosan elfogadott endoszimbionta elmélet szerint az őseukarióta sejttagja a DNS-állomány membránnal való elkülönülése révén jött létre, sejtalkotói (a mitokondriumok, színtestek, ostorok) pedig a sejtbe bekebelezett, de ott tartósan megtelepedő és osztódó endoszimbionta prokarióták (baktériumok) utódai. Az algák és a növények őseitől eltérően az ősgombák és az ősalatti eukarióták valószínűleg már elsődlegesen is nem fotoszintetizáló, aerob szervezetek voltak, vagyis csak aerob baktériumokkal léptek szimbióta kapcsolatba (ezekből keletkeztek a mitokondriumok), de nem bekebeleztek fotoszintetizáló prokariótákat. Az újabb vizsgálatok azt mutatják, hogy a gombák és az állatok közös őstől erednek (testvércsoportok), amit nemcsak a DNS-szerkezetük viszonyla-

1. ábra. A valódi gombák (Mycota) 18S rDNS alapú családfája a molekuláris óra függvényében ábrázolva, az idő és a földtörténeti korok feltüntetésével



gos hasonlósága igazol, hanem az is, hogy mindkét csoportra jellemző a sejt hátul-só pólusáról eredő, egyetlen ostort viselő rajzók jelenléte, ami miatt a gombákat az állatokkal együtt az Opisthokonta (hátsó ostorosok) törzscsoportba osztják be. Az állatokkal szemben azonban a gombáknak csak nagyon kevés és nem egyértelműen azonosítható fossziliáját ismerjük a kambrium előtről, és nem tudjuk, ezeknek az ősei pontosan mikor is alakulhattak ki.

A modern biológiának azonban van egy olyan új eszköze, amivel közvetetten be-  
nézhetünk az evolúció „mélységes kútjába” (Thomas Mann), és ez az örökítő anyag, a DNS szerkezetének a vizsgálata. A DNS nukleotid-szekvencia sorrendjében van kódolva az élőlény tervrajza, ami azonban az utódok sok-sok nemzedéke során a véletlenszerű mutációk révén lassan változik, és a leszármazottak között fokozatosan különbségek alakulnak ki. Ezért a DNS elté-



2. ábra. A zuzmók szélsőséges környezeti viszonyokhoz alkalmazkodott alga-gomba szimbiózisok

résének mértéke az egyes fajok közötti rokonsági fokot tükrözi. Ezen alapul a DNS filogenetikai analizisére épülő rendszertani csoportosítás, a molekuláris taxonómia. A DNS-különbségek ugyanakkor időbeli változást is jelentenek, tehát minél nagyobb a különbség két közös őstől származó faj DNS-e között, annál hosszabb idő telhetett el különválásuk óta. A DNS-szerkezet változásai tehát magukban rejtik és őrzik az élőlénycsoportok evolúciójának egész történetét. Ha feltételezzük, hogy az egyes génszakaszok véletlenszerű, időbeli változása nagyjából egyenletes (a mutációs ráta állandó), akkor a változás mértékéhez időskálát, sőt földtörténeti korbeosztást is rendelhetünk. Ez az ún. „molekuláris óra”, amit a más módon (pl. rétegtani vizsgálatokkal) kormeghatározott ősmaradványok segítségével kalibrálni, pontosítani lehet (1. ábra). A DNS-nek vannak lassabban és gyorsabban evolválódó szakaszai, amelyek közül annak megfelelően választhatunk, hogy milyen időléptékű változást szeret-

nénk nyomon követni. A riboszómák kis alegységét kódoló DNS-szakasz, az ún. 18S rDNS például nagyon konzervatív, lassan változik, úgyhogy alkalmas hosszú távú, százmillió éves léptékű változások követésére, ami jól tükrözi a törzs- vagy osztály-szintű evolúciós változásokat. A nemzetségen belüli szétválások, új fajkeletkezések időbeli követésére viszont a gyorsabban változó génszakaszok (pl. az ún. ITS- vagy IGS-régiók) alkalmasak.

Ha a gombák esetében elvégzett molekuláris óra vizsgálatok eredményeit összevetjük az igen csekély számú, ismert korú ősmaradvány adataival, akkor is csak egy nagyon vázlatos képet tudunk felrajzolni a gombák evolúciójáról, és minél távolabb megyünk vissza a múltba, annál bizonytalanabb a tudásunk. A paleontológiai leletek alapján a tengerben kialakult ősi, ostoros gombák már legalább 6–700 millió évvel ezelőtt léteztek, más vizsgálatok szerint viszont már akár 1,5 milliárd évvel ezelőtt is kialakulhattak. Feltételezhetjük, hogy a kezdetben egysejtű vagy fonalas, telepes szerveződésű, ostoros gomba-ősök a ma élő rajzospórás gombákhoz (Chytridiomycota) hasonló élőlények lehettek, amelyek csak a tengerek oxigéntartalmú vízrétegeiben találtak meg életfeltételeiket, mint szigorúan oxidatív anyagcserét folytató szervezetek. Mivel az eredendően redukzív légkörű Földön az oxigén termelését a 3–2,5 milliárd évvel ezelőtt kialakult ún. sztramatolit-képző, fotoszintetizáló prokarióta tengeri kéalgák (Cyanobacteria) kezdték el, és a keletkezett oxigént hosszú ideig az oldatban lévő Fe<sup>2+</sup>-ionok kötötték meg (ekkor keletkeztek a Föld legnagyobb vas-oxid tartalmú vörös üledékkőzetei), az oxigénigényes eukarióták, köztük a gombák is, csak a redukált vasforma eltűnése és az oldott oxigén szintjének megemelkedése után alakulhattak ki. Ez feltételezhetően 2–1,5 milliárd évvel ezelőtt történhetett. A heterotróf (szerves tápanyagot igénylő), kezdetben egysejtű eukarióta életformák (az állatok és a gombák ősi alakjai) elszaporodását hosszú ideig bizonyára a viszonylag kevés szerves tápanyag limitálhatta. A szintén oxidatív légzésű, fotoszintetizáló eukarióta algák kialakulása azonban nagymennyiségű új szerves anyag megjelenését eredményezte, ami alapja lehetett egy nagyobb produkciójú

tápláléklánc kialakulásának és benne az állatok és a gombák gyorsabb szaporodásának és evolúciójának. Ekkor ágazhatott el egymástól az állatok és a gombák törzsfelődése, egyrészt a szervezettebb, többsejtű, fagotróf (bekebelező), belső emésztésű állatok, másrészt az egyszerű fonalas–telepes, exocelluláris enzimeket kiválasztó, külső emésztésű gombák irányába. A földtörténeti ókor kezdetére (550 millió évvel ezelőttre) már bizonyosan elkülönült a valódi gombák (Mycota) nyálkagombákat és moszatgombákat nem tartalmazó, monofiletikus leszármazási vonala a többi élőlényétől. A molekuláris óra vizsgálatok is ezt támasztják alá. Minden bizonynyal addigra már kifejlődtek a gombáknak az akkori tengerekben rendelkezésre álló szerves hulladékok, például az algák sejtfalanyagainak (köztük a cellulóznak) és az állati eredetű fehérjéknek és lipideknek a lebontására alkalmas celluláz, proteáz és lipáz enzimmrendszerei. Ugyanakkor változatos biotróf (parazita és szimbiota) kapcsolatokat is kialakíthattak számos tengeri szervezettel. Feltételezhetjük tehát, hogy a gombák az ordovicium vagy a szilur időszakra tehető szárazföldre lépésükkor mind a lebontó, mind a biotróf képességet már készen vitték magukkal.

## Kilépés a szárazföldre

Bár a gombák elsődlegesen a tengerben alakultak ki, igazán kedvező életfeltételeiket a szárazföldön találták meg. Evolúciójuk legjelentősebb lépését ezért a szárazföldre való kilépés jelenthette. Ennek időpontja a földtörténeti ókor kezdetére, kb. 500–450 millió évvel ezelőttre tehető, amikor a légköri oxigénszint emelkedésével kialakult az ózonpajzs, ami kiszűrte a világűrbeli érkező, káros ultraibolya sugárzást és lehetővé tette a szárazföldek benépesülését. Ettől kezdve a gombák családfája kettéágazott: egy részük az eredeti környezetben maradv megőrizte a vízi életmódra alkalmas ostoros szaporítósejtjeit, és életterét a tengerek mellett az édesvizekre is kiterjesztette. Ezeknek utódai a ma is élő rajzospórás gombák, egy ősi élőlénycsoport kisszámú és alig változott képviselői. A másik ág, a vízből kilépő gombák előtt viszont hatalmas evolúciós kARRIER állt: törzsfelődési és diverzifikációs folyamataik felgyorsultak, törzsfajjuk a szárazföldek meghódítása során számtalan új ágat hajtott és fajsza-  
muk is rendkívüli mértékben növekedett, miközben az új életmódhoz való alkalmazkodás során szaporodásuk függetlenül vált a víztől és elvesztették ostoros sejtformáikat.

Erősen vitatják, hogy az első szárazföldi gombák szaprotróf vagy biotróf szerve-

zetek lehettek-e. Mivel nagyjából a gombákéval egy időben történhetett meg a zöldalga ősektől eredő szárazföldi növényzet primitív formáinak kialakulása is, komoly érvek szólnak amellett, hogy elsőként a zöldalgákkal együtt élő biotróf gombák hagyhatták el a vizet, vagyis a mai



**3. ábra. VA-mikorrhizas gombák (Glomeromycota) arbuskulumai és vezikulái növényi gyökér hosszszelvényében (fénymikroszkóp, 1000x nagyítás, anilinkék festés)**

növények és gombák ősei nem külön-külön, hanem egyszerre, szimbiózisként hódíthatták meg a szárazföldet. Emellett szól, hogy egyrészt kezdetben a szárazföldi környezetben a lebontó gombáknak még nem álltak volna rendelkezésére szerves hulladék tápanyagok, másrészt mind az algák, mind a gombák részére megkönnyíthette a szárazföldi környezethez való alkalmazkodást egy megszokott, segítő partner jelenléte. Ezt a lehetőséget jelentősen alátámasztja az a tény is, hogy jelenleg is léteznek a tengerparti árapály zónában élő, kialakulóban lévő alga-gomba szimbiózisok, az ún. „litorális zuzmók,” amelyek, bár földtörténeti léptékkal mérve fiatal képződmények, analógiaként szolgálhatnak a növények és a szárazföldi gombák kialakulási folyamatainak modellezéséhez. Az apálykor ideiglenesen szárazra kerülő algatelepeket a velük együtt élő gomba-sejtek alkotta kéreg védi a kiszáradástól, míg a gombák a fotoszintetizáló algáktól szerves tápanyagokat nyernek. Ezekben a telepeken az esetleges, laza kapcsolatoktól a szoros, kizárólagos együttélésekig a zuzmó-kialakulás számos fázisa figyelhető meg. A ma élő litorális zuzmók eleven bizonyítékként igazolják annak lehetőségét, hogy az algák és a gombák a földtörténeti ókorban is együtt léphettek a szárazföldre és kölcsönös előnyt jelenthettek egymás számára a szárazföldi élet új kihívásaihoz történő alkalmazkodás során. Bár a ma élő, tipikusan szárazföldi elterjedésű „valódi” zuzmók az evolúció későbbi szakaszában, a fonalas tömlősgombák kialakulását kö-

vetően jöttek létre, és a partnerek egymásraultaltságát tekintve a litorális zuzmókénál lényegesen tovább fejlődtek, világosan példázzák, hogy a szélsőségesen száraz, hideg vagy tápanyagszegény környezetekhez (sarkvidékek, magas hegységek, sivatagok) ezek az egyszerűbb szimbionta szervezetek a fejlett, hajtásos növényeknél jobban képesek alkalmazkodni (2. ábra).

Az élővilág szárazföldi elterjedésének megértéséhez abból a kérdésből kell kiindulnunk, hogy vajon milyen új kihívások elé állította az akkori élőlényeket a szárazföldi környezet? A vízből való kilépést követően az addig folyamatosan oxigénben dús, oldott tápanyagokban gazdag vízzel körülvett, lebegő szervezeteknek elsősorban is meg kellett oldaniuk a kiszáradás elleni

védelmet, a test mechanikai megtartását, valamint víz- és gázcserejét. Ennek az összetett környezeti kényszernek a hatására jöttek létre a zöldalga ősektől származó első, primitív növények, amelyek hosszú évmilliókig tartó evolúció során alakították ki a mai hajtásos növényekre jellemző, párologtatástól védő bőrszöveteket, a gravitációval szemben, a fény irányába való növekedést és tartást biztosító szilárdító szöveteket, valamint a víz és a tápanyagok szállítását szolgáló szállítószövet rendszerüket. Ebben a lassú alkalmazkodási folyamatban bizonyára előnyben voltak azok az ősi növények, amelyeknek kezdetben (a litorális zuzmókhoz hasonlóan) volt szimbionta gombapartnerük. Ez biztosíthatta a kiszáradás elleni védelmüket és oldott tápanyagokkal való ellátásukat, míg a gombáknak a fotoszintetizáló partner adhatta az akkor a szárazföldön még minimális mennyiségben jelen lévő szerves tápanyagot.

A zöldalgákból kialakult első szárazföldi növények ivaros szaporodása ugyanúgy ostoros sejtekkel történt, tehát vízhez kötött volt, mint az ősi gombáké. A legegyszerűbb szerveződésű növények, a mohák és a harasztok haploid ivaros életszakasza (az ún. gametofiton) mind a mai napig vízhez kötött, és bizonyára nem véletlen, hogy ma élő képviselőik között is számos olyan csoport létezik (pl. májmohák, korpafüvek, egyes páfrányok, durdafüvek), amelynek gametofitonja (előtelepe) gombákhoz kötötten él (mikotróf). Ezeket a telepes szer-

veződésű növény-gomba szimbiózisokat mikotalluszoknak nevezzük.

A korai növény-gomba szimbiózisok elsődlegességét támasztja alá az is, hogy a legrégebbi, biztosan szárazföldi gombáktól eredő leleteket az ordovicium és szilur korszakból származó primitív ősharasztok (*Aglaophyton*, *Rhynia*) maradványaiból mutatták ki. Ezeknek a ma is elterjedt, kizárólag növényi gyökerekben élő, a Glomeromycota törzsbe tartozó ún. VAM-gombáknak (VAM = vezikuláris-arbuskuláris mikorrhizaképző) a leletei nemcsak azt bizonyítják, hogy 460 millió évvel ezelőtt ezek a gombák már léteztek, hanem azt is, hogy már akkor az ősi növényekhez kapcsoltan étek. Ezek a gombák a növényi sejtek belsejébe behatoló, faagszerűen elágazó, nagyfelületű arbuskulumokról (arbuskulum=fácska) és a gomba tápanyagait raktározó, hólyagszerű vezikulákról kapták a nevüket (3. ábra). Az arbuskulumok a gomba és a növény sejtei közötti aktív felületek, az „interface”-k, amelyen keresztül a víz és a tápanyagok átadása történik a partnerek között. Az ősharasztok víztől függetlenedő diploid sporofitonjainak még nem voltak gyökereik, és a gombafonalak biztosíthaták a talajból való vízfelvételeket. Feltételezzük, hogy a harasztok és a belőlük származó többi hajtásos növénycsoport gyökerének evolúciója is elsődlegesen a VAM-gombákkal szoros kapcsolatban történt, vagyis a növények és gombák szimbionta rendszerekként evolválódtak. Erre utal, hogy a VAM szinte a ma élő összes hajtásos növénycsoportban (harasztok, nyitvatermők, egy- és kétszikű zárvatermők) előfordul és az összes növényfaj 90–95%-ára jellemző. A nem-VAM-képző növények esetében a mikorrhizaképzés hiányát másodlagosnak tekintjük. A VAM-kapcsolatok nem csak a növénypartnerek szempontjából általánosak, de minden földrészen előfordulnak és gyakoriak is, annak jeléül, hogy ez a szimbiózis már a földtörténeti ókor hajnalán, a még egységes őskontinens, a Pangea egész területén elterjedt volt. A ma élő VAM-gombák egy mindössze kétszáz körüli fajt számláló, monofiletikus, gazdanövényre nézve aspecifikus, morfológiai szempontból pedig nem túl változatos csoportot alkotnak, amely lényegében alig változott a földtörténeti ókor óta. Már a devonkori ősharaszt-fossziliákban a ma élőkéhez teljesen hasonló óriásspórákat, arbuskulumokat és vezikulákat figyelhetünk meg. A VAM-gombák konzervatívizmusának fontos tényezője lehetett, hogy (mint sok más obligát biotróf szervezet) elvesztették az ivaros szaporodás képességét és kizárólag ivartalanul szaporodnak. 🏠