

JAKUCS ERZSÉBET

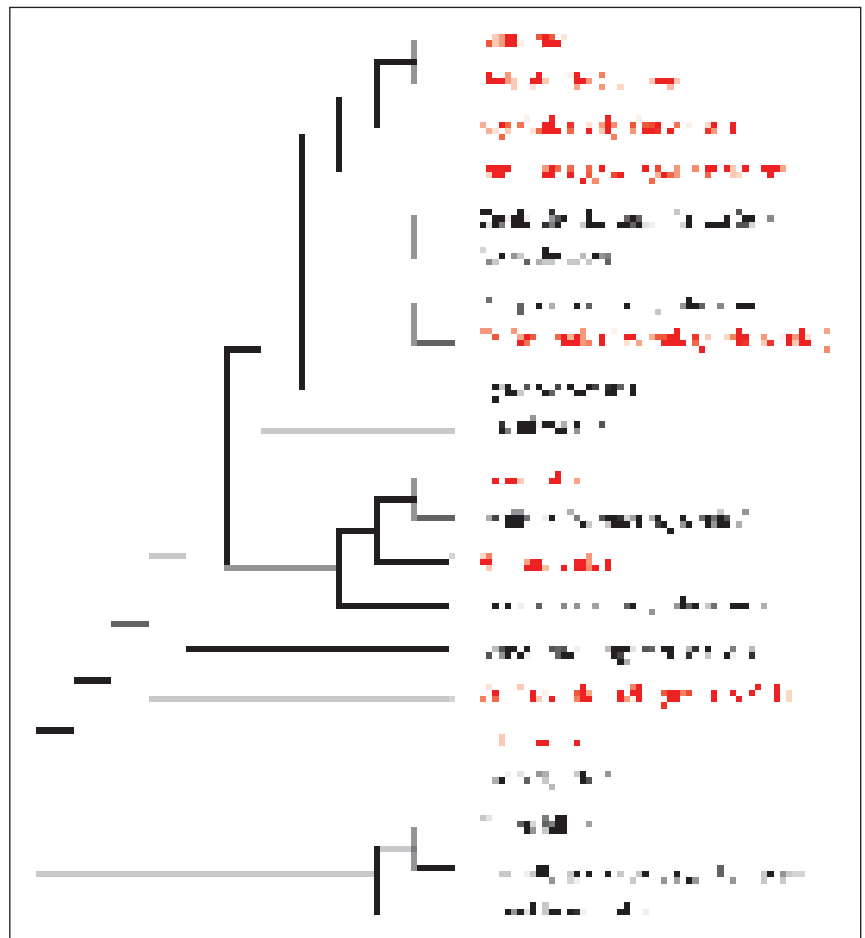
A gombák titkos története

Második rész

„A biológiában semminek nincs értelme,
hacsak nem az evolúció fényében.”
(Dobzhansky, 1964)

Kétrészes cikkünkben a gombák kialakulásának és evolúciójának történetét próbáljuk megvilágítani a következő kérdéseken keresztül: 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 hogy alakultak ki azok a bonyolult kölcsönhatás-rendszerek, amelyeket a ma élő gombák a növényekkel és az állatokkal képeznek? Írásunk első részében a gombák kialakulásával, a növények őseivel együtt történt szárazföldre lépéssel és a korai szimbióta gomba-növény kapcsolatok elterjedésével foglalkoztunk. A második részben a szaprotróf gombák lebontó tevékenységének kibontakozását, valamint a gombáknak az állatokkal és a növényekkel való biotróf kapcsolatait, és ezeknek koevolúcióját mutatjuk be.

A földtörténeti ókor elején a szárazföldön elterjedő élőlények hamarosan nagymennyiségű szerves hulladékot kezdtek termelni, amelynek kezdetben még nem voltak lebontói, de mint potenciális tápanyagforrásért, megkezdődött értük az aktív enzimátikus kapacitással rendelkező baktériumok és gombák versengése. Ez felgyorsult alkalmazkodási folyamatokkal és gyors evolúcióval járt. Ennek eredményeképpen soha nem látott hatékonyságú lebontó szervezetek alakultak ki a szárazföldön, amelyek sikeresen birkóztak meg a kialakult növényi hulladékok, elsősorban a Földön a legnagyobb mennyiségben jelen lévő szerves anyagnak, a növényi sejtfal cellulózának lebontásával. Bár már egyes tengeri algák sejtfalában is volt cellulóz, és emiatt az ősi, vízi gombák is termeltek cellulózbontó enzimeket (cellulázokat), ezek hatékonysága a szárazföldi gombákban megsokszorozódott. A szárazföldi növények sejtfalában ezen felül egy, a fokozott szilárdítást szolgáló új vegyület is kialakult, a bonyolult szerkezetű, fenil-propanoid alapegységekből felépülő lignin (faanyag). Ez egy rendkívül ellenálló, nehezen emészthető molekula, amit csak kevés baktérium és a gombafajok egy része, elsősorban az ún. fehérkorhasztó farontók képesek lebontani. Mivel a ligninbontás végtermékei minden sejt számára mérgező fenoloid vegyületek, szükség volt ezek ártalmatlánítására, amit a farontó gombák intenzív fenoloxidáz-enzimek kifejlesztésével értek el, sőt a keletkezett bomlástermékek szénforrásként való teljes hasznosítását is szellemesen megoldották azáltal, hogy „üzembe helyeztek” egy már régen inaktív, ősi

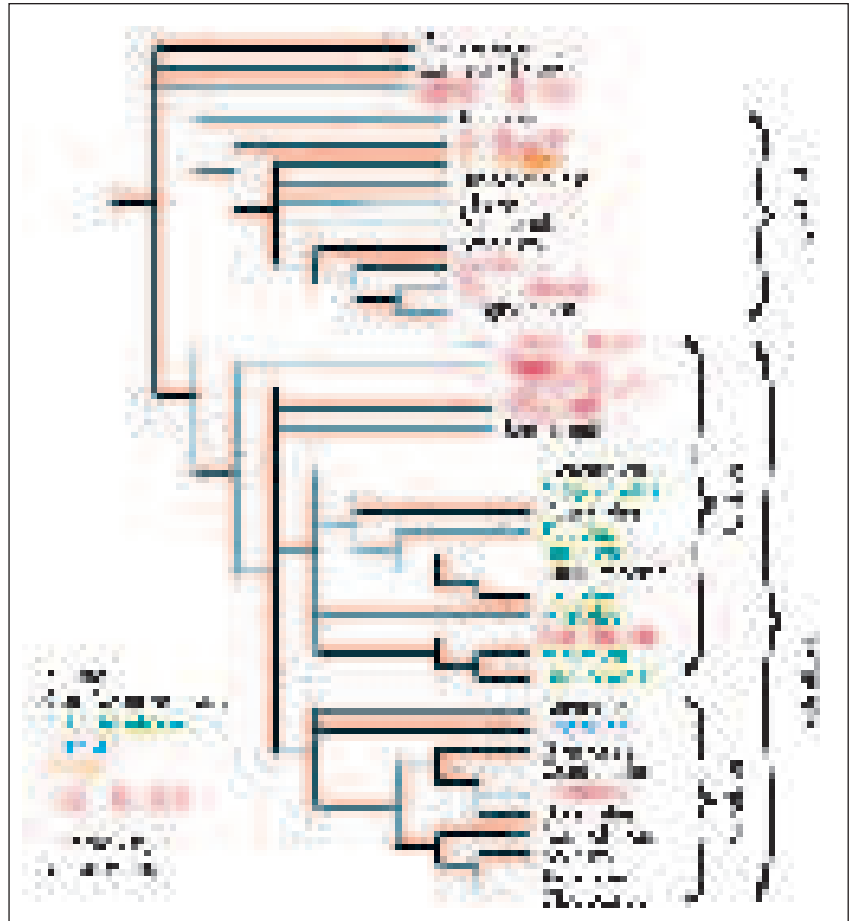


1. ábra. A többségükben ektomikorrhízis fajokat tartalmazó rendek a valódi bazidiumos gombák (Agaricomycotina) DNS-alapú törzsfáján (pirossal jelölve). Az EM-képzés képessége egymástól függetlenül többször is kialakult és egyes taxonokban másodlagosan elveszett az evolúció során

biokémiai útvonalat, az oxoadipát-utat, ami még anaerob földi viszonyok között, az „őstáplevesben” élő baktériumokban, más funkcióra alakult ki. A mai bioszférában a fakorhadékban és más növényi hulladékokban együtt előforduló lingin és cellulóz (az ún. lignocellulóz) lebontásáért legnagyobb részben a gombák a felelősek. Ebben hatalmas enzimikus potenciájuk mellett elágazó fonalas (hifás) testszerveződésük is segíti őket, ami a szubsztrátot aktívan átszöve, mintegy belülről tárja fel azt, és hallatlan előnyt jelent számukra a hasonló tápanyagokért versengő baktériumokkal szemben. A fonalas testszerveződés már az ostoros gombák körében is kialakult, de a szárazföldi gombák esetében a kezdetben harántfalakkal nem osztott, soksejtmagvú hifák (járomspórás gombák, VAM-gombák) helyett válaszfalakkal osztott, ún. szeptált hifák jöttek létre a legfiatalabb rendszertani csoportokban, a tömlős és a bazídiumos gombákban.

A legrégebbi, már szeptált hifákat tartalmazó ősmaradvány, ami igazolja, hogy addigra már kialakultak a tömlősgombák, a karbon időszak végéről maradt fenn. Ebben a korban a Földet már nagy kiterjedésű páfrányfák és nyitvatermők alkotta erdőségek borították, ami rengeteg lignocellulózt biztosíthatott a lebontó tömlősgombák részére. A lignocellulóz-bontó fonalas gombák elterjedésével a keletkező növényi hulladék egyre nagyobb arányban bomlott le, és a későbbi korokban már nem halmozódhatott fel olyan mennyiségben, mint a karbonban kialakult nagy kőszénlepekben. Figyelembe kell vennünk azonban, hogy a gombák lignocellulóz-bontása szigorúan oxidatív folyamat, amely anaerob körülmények között (pl. mocsarakban, lápokban) nem működik, ilyen környezetekben tehát a későbbi földtörténeti időszakokban is keletkezhettek jelentős tözgetlepek és kőszénkészletek.

A szárazföldi élet kialakulásakor nemcsak a növényvilág, hanem az állatvilág is fejlődésnek indult, ami ugyancsak új lehetőségeket teremtett a szaprotróf gombák számára. Az új környezethez alkalmazkodó állatoknak a kiszáradástól védő bőrszövetet, a levegőből történő légzést szolgáló légszöveket vagy tüdőt, a fokozottabb gravitációs igénybevétel miatt stabilabb vázrendszert és a szervezet belső vízháztartását és tápanyagellátását biztosító, fejlettebb keringési és kiválasztó szerveket kellett fejleszteniük. A rovaroknak erős kitinpáncélja alakult ki. A kitin bontására alkalmas kitináz enzimekkel az ősi gombák eleve rendelkeztek, hiszen saját sejtfaluk is ebből az anyagból épül fel, és könnyen alkalmazkodhattak az elhalt izeltlábúak, férgek testének lebontására. Ezekből a kitinbontó fajokból aztán



2. ábra. A zárvatermők (Angiospermatophyta) DNS-alapú törzsfája és a különböző mikorrhizatípusok legjellemzőbb előfordulása az egyes rendekben

a későbbiekben számos rovar- és feregparazita gombacsoport is kifejlődhetett (pl. a ma is élő járomspórás Zoopagales és Entomophthorales rendek). A szárazföldi gerincesek kialakulásával ugyanakkor egy új, nagy mennyiségben termelődő vegyület is megjelent a bioszférában: a keratin vagy szaruanyag, az állatok pikkelyekkel, páncéllal, szőrrel vagy tollal borított kültakarójának, valamint a körömnek és patának az anyaga. Mivel a keratin egy fehérje, tápanyagként felhasználhatóvá vált a fehérjebontó enzimeket termelő gombák számára. A keratináztermelő gombák egyes csoportjaiból fejlődtek ki később az állatokon (és az emberen is) élősködő bőrgombák, az ún. „dermatofitonok”.

A gombák és más szárazföldi élőlények koevolúciója

A szárazföldi élővilág csoportjai tehát kezdettől fogva a gombákkal szorosan együtt, ún. koevolúcióban fejlődtek. A karbon korszakban elterjedt fenyőerdők nemcsak

a lebontó gombák számára biztosítottak életeret, hanem az ősi VA-mikorrhizák mellett az újonnan kialakult tömlősgombák egyes csoportjai a gyökérkapcsolatok egy újabb típusát, a nyitvatermő gyökereket gombaköppennyel körülvevő ún. ektomikorrhizát (EM) is létrehozták. Ez a szimbiózis annyira sikeresnek bizonyult, hogy az egész Földön elterjedt és mind a mai napig az összes nyitvatermő növényfaj ektomikorrhizás. A molekuláris óra szerint (ld. 1. rész, 1. ábra) a karbon-perm időszakra tehető a legfejlettebb gombacsoport, a bazídiumos gombák kialakulása is, bár a kizárólag rájuk jellemző csatos hifa- és bazídiumleletekkel legkorábban csak a triászban rendelkezünk. A bazídiumos gombák legősibb csoportja, a rozsdagombák evolúciója kezdettől fogva a növényekét követte, hiszen minden taxonjuk obligát növényi parazita és az összes hajtásos növénycsoportban (harasztok, nyitvatermők, kétszikűek, egyszikűek) előfordulnak gazdanövényeik. A törzsfáról valamivel később leágazó, szintén növényi parazita üszöggombák viszont szinte ki-

zárólag a később kialakult egyszikű gazdákhoz kötődnek és feltehetően ezekkel koevolúcióban fejlődtek.

A bazídiumos gombák legmagasabb szervezetségi szintjüket a jól ismert kalapos gombákat is magába foglaló Agaricomycotina altörzshöz tartozó rendekben érték el, amelyeknek változatos, nagyméretű spóráképző szervei (ún. termőtestei) is kialakultak. Bár termőtestletekkel csak viszonylag késői időszakból, az eocénből rendelkezünk, ezek minden bizonnyal már sokkal korábban, a perm vége felé létrejöttek. Erre utal, hogy ebben az időszokban történt a fás zárvaermők nagymértékű elterjedése a Gondwanán és Lauráziában, amit szorosán követhetett a ligninben gazdag faanyagot lebontani képes fehérkorhasztó taplók (Poriales, Polyporales) és az erdőalkotó zárvaermőkkel (Myrtales, Fagales) ektomikorrhizát képző bazídiumos gombacsoportok (Thelephorales, Boletales,

gű mikorrhizatípusok is kialakultak. Ilyenek az Ericaceae család (hangafélék) fajaira jellemző ún. erikoid mikorrhizák, a Pyrolaceae család arbutoid mikorrhizái és a Monotropaceae család klorofillmentes növényeinek monotropoid mikorrhizái, valamint az orchideák (Orchidaceae) geofiton fajaira jellemző orchid mikorrhizák. A mikorrhiza típusa tehát nemcsak az egyes gombacsoportokra, hanem egyes növénytaxonokra is jellemző, vagyis mind a gombák, mind a növények esetében taxonómiai értékű tulajdonság is.

A zárvaermő növények DNS-alapú törzsfáján jól látható, hogy a jellemző mikorrhizatípusok egyes rendekhez köthetők. Míg a VAM előfordulása a kétszikűek legtöbb rendjében és egyes egyszikű rendekben is általános, addig az EM-képzés csak a kétszikű Rosidae csoport rendjeiben, az erikoid mikorrhiza csak az Ericales, az orchid mikorrhiza pedig csak az Orchidaceae magába fog-

különböző mikorrhizatípusok dominanciája jellemző. A legjelentősebb és legelterjedtebb a főként lágyszárú növényekre jellemző VAM, ami a trópusi területek ásványi talajokon kialakult erdeinek, valamint a trópusi és mérsékeltövi füves vegetációtípusok, szavannák, félsivatagok növényeinek tipikus mikorrhizája. Főként EM-képző erdőalkotó fák alkotják mindkét féltekén a mérsékelt és hideg éghajlati viszonyok között szerves anyagban gazdag talajokon kialakult fenyveseket és lombdöket, amelyek elsősorban Észak-Amerikában és Euráziában borítanak be óriási, összefüggő területeket (kontinentális erdők, tajga). Az erikoid mikorrhizák dominanciája jellemző a szerves anyagot felhalmozó, tőzeges talajon kialakult, hideg területeken és magas hegységeken kialakult lápokra, fenyéresekre (táblázat).

A gombák azonban nemcsak a szárazföldi növényvilág fejlődését és elterjedését befolyásolták rendkívüli mértékben, hanem jelentősen meghatározták egyes állatcsoportok kialakulását és elterjedését is. Minden nagyobb gombacsoportban vannak olyan fajok, amelyek állatok élősködői vagy kórokozói, és szinte minden szárazföldi gerinctelen és gerinces állatcsoportban előfordulnak gombaparaziták és gombák okozta betegségek (pl. a férgek és rovarok, a madarak és emlős háziállatok, sőt az ember gomba okozta megbetegedései). A természetben az állati parazita gombának is fontos szerepük van, mert kontrollálják az állatpopulációk létszámát, egyensúlyban tartják a környezeti változások okozta ingadozásokat és ezzel hozzájárulnak az életközösségek stabilitásához. Gyakori jelenség, hogy a parazita kapcsolat a gazdaállat és a gomba között idővel kölcsönösen előnyös együttélésre (mutualista szimbiózisra) szelődül. A szimbiota gomba-állat kapcsolatokat a növény-gomba szimbiózisokhoz hasonlóan szintén gyakoriak az élővilágban. Legismertebb példák közé tartoznak az állatok bendőjében élő, a rajzspórák közé tartozó gombák (Callimastigomycetes) szimbiózisai a kérődzőkkel. Ezek a cellulózbontó egysejtű gombák az állat nagyrészt cellulózból álló növényi táplálékának megemésztését segítik, miközben az állat a bendőben, mint „élő fermentorban” biztosítja életfeltételeiket. Hasonló élettani alapja van sok rovar- és gombacsoport közötti szimbiota kapcsolatnak is. Ilyenek a szübugarak, a termeszek, a fadarazsak, egyes pajzstetvek és levélvágó hangyák gombákkal alkotott szimbiózisai. Mindezen esetekben a gomba biztosítja enzimei segítségével az állati partner számára önállóan nem emészthető táplálék (növényhulladék, faanyag, levél) lebontását, és „cserébe” a rovar gondoskodik a gomba végett, meleg, páras környe-

Táblázat. A fő mikorrhizatípusok zonális földrajzi eloszlása

Éghajlati öv	Talajtípus	Vegetációtípus	Domináns mikorrhiza	Gombapartner	Növénypartner
trópusi	ásványi	esőerdő	VAM	VAM-gombák	összes hajtásos növény
			EM	bazídiumos és tömlősgombák	nyitvaermők és egyes zárvaermő fák
		szavanna, félsivatag	VAM	VAM-gombák	lágyszárú növények és fák
mérsékeltövi	szerves, humusz	füves puszta	VAM	VAM-gombák	lágyszárú növények
		fenyő és lombdö	EM	bazídiumos és tömlősgombák	nyitvaermők és erdőalkotó zárvaermő fák
szubboreális és magashegységi	szerves N-t és P-tartalmazó, tőzeges	fenyves, tajga	EM	bazídiumos és tömlősgombák	nyitvaermők és egyes zárvaermő fák
		fenyéres	erikoid	tömlősgombák	hangafélék

Russulales, Agaricales) evolúciója. A molekuláris taxonómiai vizsgálatok szerint az ektomikorrhizaképzés képessége az Agaricomycotina törzsfáján legalább kilenc alkalommal, egymástól függetlenül jöhetett létre (1. ábra). Az EM-gombák az eredendően biotróf VAM-gombákkal elentétben feltételezhetően szaprotróf ősekből alakultak ki. Erre utal, hogy részben még megőrizték enzimátikus lebontó kapacitásukat.

A VAM és az EM mellett a zárvaermők körében a földtörténeti újkorban egyes, külön növénycsaládokhoz kötődő egyéb, ökológiailag kisebb jelentősé-

gű mikorrhizaképzés teljes hiánya főként a vízi életmódú (pl. Ceratophyllales, Alismatales) vagy a lágyszárú és gyomtársulásokban elterjedt növénycsoportokban (pl. Poales, Caryophyllales, Brassicales) jellemző, mint a környezeti viszonyok következtében másodlagosan kialakult tulajdonság (2. ábra).

A mikorrhizák meghatározó jelentőségűek a Föld mai növénytakarójának létrehozásában és az egyes vegetációtípusok földrajzi elhelyezkedésében is. Az egyes éghajlati övekben, különböző ökológiai viszonyok között élő növényegyüttesekre

zetéről és tápanyagellátásáról (pl. a természetvárok vagy hangybolyok belsejében). Ezekben a legtöbbször specifikus kapcsolatokban a gombák sokszor olyan mértékben alkalmazkodtak gazdájukhoz, hogy egymás nélkül életképtelenek, elterjedésük és evolúciójuk is a partnerhez kötötten zajlik (koevolúció).

A legtöbb gombafaj spórája szélel terjed, de a zárt termőtestű fajok spóráit állatok terjesztik. Ezek esetében a gombák enzimatikus kapacitásától független okból alakult ki szoros kapcsolat a partnerek között. A *Rhizopogon* nemzetség földrajzi elterjedése pl. szorosan követte az öket fogyasztó és spóráikat széthurcoló rágcső-fajok jégkorszak utáni széttrajzását. A föld alatti gombák spóráit gyakran speciális gombalegyek terjesztik, amelyek pl. egyes szarvasgombák termőtestébe rakják petéiket, és ezáltal kölcsönösen meghatározzák egymás előfordulását. A csak bizonyos állatok trágyájában élő koprofág gombák elterjedése hasonlóképpen csak az adott állatfaj areájára korlátozódik.

Az említett példák mind azt mutatják, hogy a kb. 500 millió évvel ezelőtt a szárazföldre lépett gombák leszármazottai evolúciójuk során sikeresen hódították meg az új életteret, hihetetlenül változatos életstratégiákat alakítottak ki – és részben, mint a keletkező nagymennyiségű hulladék szerves anyag lebontói, részben mint növények és állatok parazitái és szimbiontái – valamennyi kontinensen elterjedtek. Ezek a különleges, fonalas lények a növények és állatok evolúcióját követve, velük együtt változva alakították ki az élővilág mai sokszínűségét. A mintegy 100 ezer ismert, de feltételezhetően még 3–400 ezer ismeretlen gombafaj evolúciója tehát a szárazföldi élet kialakulásának és a mai bioszféra működésének egyaránt egyik alapvető meghatározó története. ✨

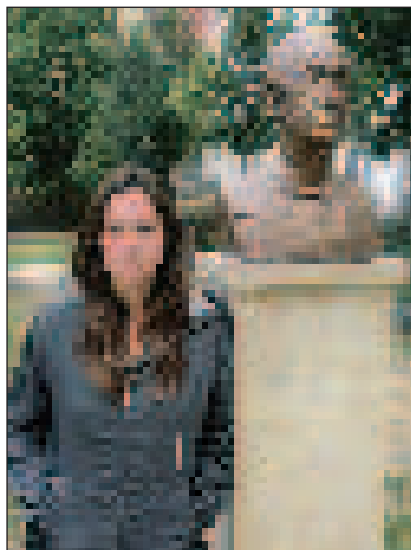
Irodalom

- Brundrett MC (2002) Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytologist* 154: 275–304
- Hibbett DS (2006) A phylogenetic overview of the Agaricomycotina. *Mycologia* 98: 917–925
- Lutzoni F, Kauff F, Cox CJ, és mts. (2004) Assembling the fungal tree of life: progress, classification, and evolution of subcellular traits. *Am J Bot* 91:1446–1480
- Pirozynski KA, Hawksworth DL (1988) *Coevolution of fungi with plants and animals*. Acad. Press London, San Diego, New York pp.285
- Podani J (2003) *A szárazföldi növények evolúciója és rendszertana*. ELTE Eötvös Kiadó, Budapest, pp. 296

„Átadni másoknak a változást és megújulást...”

Beszélgetés Freund Évával

Budapesten, a Szentágotthai téren, a Semmelweis Egyetemmel átellenben áll egymással szemben a Kossuth-díjas anatómus és egyetemi tanár, a Magyar Tudományos Akadémia valamikori elnöke, Szentágotthai János és Santiago Ramón y Cajal spanyol neurológus és patológus szobra. Az alkotásokat ez év május 23-án avatták fel, melyek közül Cajalé az első olyan magyarországi szobor, ami egy spanyolról készült. Alkotójuk Freund Éva szobrászművész.



A szobor és alkotója

– *A két nagyon eltérő karakterű tudós közül melyiket volt nehezebb megformálni?*

– Egyértelműen Szentágotthai professzort, akit összetettebb személyiségnek érzékeltem, mert benne egy művész affinitása és egy megszállott tudós személyiségjegyei értek össze. Ramón y Cajal akaratosabb személyiség volt Szentágotthainál, jellemének belső erejét éreztem kardinálisnak, ezért is formáztam meg egy fiatalabb életkorban. Szentágotthai szobrát nehezebben is készítettem el, több munkát és beleérzést kívánt. Saját koncepció volt, hogy a köztéren kiállított két figura szembenézzen egymással.

Szentágotthai mesterének tartotta Cajalt, de személyesen soha nem találkozottak.

– *Ki dönti el, hogy a megalkotandó személyt milyen életkorában formáld meg?*

– Ha a szobor megrendelőjének különleges kívánsága van, akkor a szobrász természetesen azt az életkort jeleníti meg. A két természettudós esetében azonban nem volt ilyen kérés, így én dönthettem el, milyen korúnak ábrázolom őket. Szentágotthait azért formáltam meg idősebb korúnak, mert úgy éreztem, hogy ebben az életszakaszában volt a legbölcsőbb, és tudta leginkább átadni tanítványainak a tudását. Éltes kori kiforrott bölcsességnek is nevezhetjük ezt. Arra jutottam tehát, hogy szellemiségét ebben a bölcs karakterben lehetne átadni a leginkább.

– *Úgy beszél Szentágotthai professzorral, mintha jól ismerted volna...*

– Amikor az ember megformázza valakinek az arcát – legyen szó festményről vagy szoborról –, akkor meg kell, hogy ismerje a portréja alanyát. Tájékozódni kell az életéről. Cajalról sajnos csupán képek maradtak fenn, de Szentágotthairól sokat olvastam, filmeket néztem meg, és a szobor készítése idején rendezett életéről szóló kiállítást is. Az olyan példák extrémnek számítanak, amikor Semsey Andorról, a reformkori tudós mecénásról kellett mellszobrot készítenem, ám róla csak egyetlen olajfestmény maradt fenn, így a képet tükrözte a szobor is. Nagyon közel áll hozzám a portréábrázolás, mert szeretem tanulmányozni a lélektant. In-