

SZEGEDI TUDOMÁNYEGYETEM
TERMÉSZETTUDOMÁNYI ÉS INFORMATIKAI KAR
MIKROBIOLÓGIAI TANSZÉK

**Termesztett gombák penészkárokozóiak
összehasonlító vizsgálata**

Allaga Henrietta

Ph.D. értekezés

Témavezetők:

Dr. Kredics László, egyetemi docens

Dr. Hatvani Lóránt, tudományos munkatárs



2023

TARTALOMJEGYZÉK

BEVEZETÉS	5
1. RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE	6
2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS	8
2.1 Termesztett gombák zöldpenész betegsége	8
2.1.1. Csiperke-zöldpenész	8
2.1.1.1. <i>A csiperke zöldpenész-betegségének epidemiológiája</i>	9
2.1.1.2 <i>A termesztett csiperkegomba zöldpenész fertőzésének biológiája és diagnózisa</i>	15
2.1.2. Laskagomba-zöldpenész.....	21
2.1.2.1 <i>A termesztett laskagomba zöldpenészes fertőzésének epidemiológiája</i>	22
2.1.2.2 <i>A termesztett laskagomba zöldpenészes fertőzésének biológiája és diagnózisa</i> ..	23
2.1.3. A termesztett shiitakegomba zöldpenész fertőzése.....	24
2.1.4 Termesztett gombák zöldpenész-kórokozói elleni védekezés	26
2.2. Termesztett csiperkegomba száraz mólé fertőzése	30
2.2.1. <i>A száraz mólé fertőzés ökológiája</i>	31
2.2.2 <i>A száraz mólé kórokozóinak genetikai diverzitása</i>	32
2.2.3 <i>A száraz mólé kórokozói elleni védekezés</i>	33
2.3. A termesztett csiperkegomba nedves mólé fertőzése Hiba! A könyvjelző nem létezik.	
2.3.1 <i>A termesztett csiperkegomba nedves mólé fertőzésének biológiája és diagnózisa</i> ..	34
2.3.2 <i>A nedves mólé elleni védekezés</i>	35
2.4. Termesztett gombák pókhálós penész fertőzése	36
2.4.1 <i>A pókhálós penész kórokozói elleni védekezés</i>	37
3.CÉLKITŰZÉSEK.....	39
4.ANYAGOK ÉS MÓDSZEREK.....	40
4.1. Vizsgált gombatörzsek és tenyésztési körülményeik.....	40
4.2 Gombatörzsek izolálása	45
4.2.1 <i>Gombatörzsek izolálása tünetmentes csiperkekomposztból és takaróföldből</i>	45
4.2.2 <i>A csiperke-zöldpenész kórokozóinak izolálása zöldpenésszel fertőzött mintákból</i> ..	45
4.3 Izolált gombatörzsek fajszerű azonosítása	46
4.3.1 <i>DNS-kivonás</i>	46
4.3.2 <i>PCR-módszerek</i>	46
4.3.3 <i>DNS-szekvenciák elemzése és filogenetikai vizsgálatok</i>	47
4.4. Mesterséges fertőzési kísérlet beállítása	50
4.5 A vizsgált gombatörzsek fiziológiai vizsgálata	51
4.5.1 <i>Hőmérséklet növekedésre gyakorolt hatásának vizsgálata</i>	51

4.5.2 A pH növekedésre gyakorolt hatásának vizsgálata	52
4.5.3. A vízaktivitás növekedésre gyakorolt hatásának vizsgálata	52
4.5.4. A tápközeg növekedésre gyakorolt hatásának vizsgálata in vitro körülmények között	52
4.5.5 Szénforrás-hasznosítási vizsgálatok	53
4.5.6 Patogén penészgombák termesztett gombákkal szembeni agresszivitásának vizsgálata	54
4.6 A vizsgált gombatörzsek elleni védekezési lehetőségek vizsgálata	55
4.6.1 Fungicidek növekedésre gyakorolt hatásának vizsgálata	55
4.6.2 Aureobasidium pullulans izolátumok patogén gombákkal szembeni antagonista képességének vizsgálata	56
4.6.3 Aureobasidium pullulans törzsek által termelt illékony vegyületek patogén gombákkal szembeni gátló hatásának vizsgálata	56
5. EREDMÉNYEK ÉS MEGVITATÁSUK	57
5.1 A vizsgált törzsek faj- és alfajszintű azonosításának eredményei	57
5.1.1 Trichoderma aggressivum f. aggressivum: geográfiai expanzió és gazdakörbővülés	57
5.1.2 A Trichoderma harzianum fajkomplexumba tartozó fajok szerepe a zöldpenész-fertőzésekben	61
5.1.3 A Trichoderma decipiens megjelenése a csiperke termesztésében	64
5.1.4 A vizsgált Lecanicillium és Hypomyces törzsek faj- és változatszintű azonosításának eredményei	66
5.2 Gombatermesztésben kártevőként jelentkező penészgombák fiziológiai vizsgálata	69
5.2.1 A hőmérséklet növekedésre gyakorolt hatása	69
5.2.2 A pH micéliumnövekedésre gyakorolt hatása	70
5.2.3 A vizsgált gombatörzsek vízaktivitás-függése	71
5.2.4 A tápközeg növekedésre gyakorolt hatása in vitro körülmények között	73
5.2.5 Gombakártevő penészgombák szénforrás-hasznosítási profilja	74
5.2.6 A vizsgált gombatörzsek termesztett gombákkal szembeni in vitro antagonizmusa	86
5.3 A vizsgált gombakártevő penésztörzsek elleni védekezés lehetőségei	90
5.3.1 Fungicidek gombakártevő penészgombák növekedésére gyakorolt hatása	90
5.3.2. Aureobasidium pullulans törzsek in vitro antagonista képességének és az általuk termelt illékony vegyületek gombakártevőkkel szembeni gátló hatásának vizsgálata	94
6. ÖSSZEFOGLALÁS	96
7. SUMMARY	99

8. IRODALOMJEGYZÉK.....	102
9. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	120
10. FÜGGELÉK	121

BEVEZETÉS

A gombák ideális vitamin-, fehérje-, ásványianyag- és alacsony zsírtartalmú poliszacharid-források (Khan és mtsai., 1981). Egyes fajok élelemként és gyógyhatású szerként is széles körű felhasználási lehetőségeket kínálnak (Alice és Kustudia 2004). Az étkezési célra használt gombák különféle táplálkozási- és funkcionális élelmiszer-tulajdonságaik miatt fontos részét képezik az emberi étrendnek. Az *Auricularia* és a *Flammulina* mellett a *Lentinula*, a *Pleurotus* és az *Agaricus* is az öt leggyakrabban termesztett gombanemzetség közé tartozik a 21. században (Royse és mtsai., 2017). Becslések szerint a közelmúltban az ehető gombák termesztése éves szinten körülbelül 42 milliárd dollár értéket képviselt világviszonylatban (Prescott és mtsai., 2018). 2013-ban 4,43 millió tonna termelésével a fehér csiperkegomba (*Agaricus bisporus* J.E. Lange Imbach, 1946) volt a legnagyobb mennyiségben termelt gomba Európában és Észak-Amerikában, a világ teljes gombatermésének pedig mintegy 15%-át adta (Royse és mtsai., 2017). A késői laskagomba (*Pleurotus ostreatus* Jacq. P. Kumm. 1871) termesztése az utóbbi években ugrásszerűen megnőtt. Kína a legfontosabb *Pleurotus*-termesztő ország a világon, míg Európában Olaszország, Lengyelország és Magyarország a *P. ostreatus* fő termelői (Błaszczuk és mtsai., 2013). Amellett, hogy emberi fogyasztásra termesztik, mezőgazdasági és ipari lignocellulóz biokonverziójához is használják (Ballero és mtsai., 1990; Puniya és mtsai., 1996), továbbá az ipar és az orvostudomány számára fontos enzimek és metabolitok jelentős forrása (Marzullo és mtsai., 1995, Gunde-Cimerman 1999, Gregori és mtsai., 2007). A shiitakegombát (*Lentinula edodes* Berk. Pegler 1976), Kelet-Ázsiában széles körben használják élelmiszerforrásként és a világ számos országába exportálják (Chen 2005; Luo 2004). A shiitake, melynek jelenleg mintegy 20 változata ismert (Liu és mtsai., 2014), értékes gyógyászati tulajdonságokkal is rendelkezik (Yamamoto és mtsai., 1997).

A fent említett gombák termesztésében komoly gondot okoznak különféle penészgombák, melyek közül a legnagyobb károkért világszerte a *Trichoderma* fonalgomba-nemzetség (*Hypocreales*, *Ascomycota*) bizonyos képviselői által okozott, ún. zöldpenész betegség tehető felelőssé (Gupta és mtsai., 2014). A csiperke, laskagomba és shiitake termesztésében globálisan súlyos terméskieséseket eredményezhetnek még a *Hypomyces* és *Lecanicillium* nemzetség egyes tagjai is (Berendsen és mtsai., 2012; Muhammad és mtsai., 2019; Büchner és mtsai., 2020). Fontos a kártétel megelőzése érdekében a megfelelő védekezési stratégia kiválasztása, mely lehet kémiai, vagy biokontroll alapú (Lukovic és mtsai., 2020; Potočník és mtsai., 2008).

1. RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE

16S rDNS: 16S riboszomális DNS

AFLP: amplified fragment length polymorphism (amplifikált fragmenthossz-polimorfizmus)

AICc: Akaike information criterion (Akaike információs kritérium)

BOX-PCR: BOXA1R oligonucleotide polymerase chain reaction (BOXA1R oligonukleotid polimeráz láncreakció)

CAC-ing: compost added at casing (komposzt takaróföldhöz való keverése)

cal1: calmodulin (kalmodulin) gén

DMSO: dimethyl-sulfoxid (dimetil-szulfoxid)

ED₅₀: az a dózis, aminek hatására a micéliumnövekedés 50%-ra csökken

GC-FID: gas chromatography-flame ionization detector (gázkromatográfia-lángionizációs detektor)

GC-MS: gas chromatography-mass spectrometry (gázkromatográfia-tömegspektrometria)

GTP: guanozin-trifoszfát

HPLC: high performance liquid chromatography (nagyhatékonyságú folyadékkromatográfia)

HPLC-MS: high performance liquid chromatography-mass spectrometry (nagyhatékonyságú folyadékkromatográfia-tömegspektrometria)

HS-SPME-GC-MS: headspace-solid phase microextraction - gas chromatography-mass spectrophotometry (légtéres szilárd fázisú mikroextrakció – gázkromatográfia - tömegspektrometria)

ISSR: inter simple sequence repeat (mikroszatellit DNS)

ITS: internal transcribed spacer (köztes átírózó elválasztó régió)

LGX: linkage group X (X. kapcsoltsági csoport)

LGVIII: linkage group VIII (VIII. kapcsoltsági csoport)

MVOC: microbial volatile organic compound (mikrobiális illékony szerves vegyület)

QTL: quantitative trait locus (az a régió a kromoszómákon belül, ahol a mennyiségi tulajdonság kialakításában szerepet játszó gének helyezkednek el)

rpb2: RNA polymerase B subunit II (RNS-polimeráz B II. alegység) gén

SCAR: sequence characterized amplified region (szekvencia-karakterizált amplifikált régió)

SNA: synthetic low nutrient agar (szintetikus alacsony tápanyagtartalmú agar)

SRAP: sequence-related amplified polymorphism (szekvencia-kapcsolt amplifikált polimorfizmus)

SZMC: Szeged Microbiology Collection (Szegedi Mikrobiológiai Törzsgyűjtemény)

RAPD: random amplified polymorphic DNA (random amplifikált polimorf DNS)

RFLP: restriction fragment length polymorphism (restrikciós fragmenthossz-polimorfizmus)

tef1: translation elongation factor-1 alpha (transzlációs elongációs faktor-1 alfa) gén

THSC: *Trichoderma harzianum* species complex (*Trichoderma harzianum* fajkomplexum)

2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

2.1 Termesztett gombák zöldpenész betegsége

2.1.1. Csiperke-zöldpenész

A '80-as évekig a *Trichoderma* fajok gyakori jelenlétét a csiperke termesztésében marginális problémának tekintették. Később a gombatermesztők súlyos zöldpenész-járványokkal szembesültek a Brit-szigeteken, ami addig nem tapasztalt termés kiesést eredményezett. Ezt követően a betegség elterjedt számos európai országban (pl. Hollandia, Franciaország, Spanyolország, Magyarország, Lengyelország, Szerbia, Horvátország), és időközben Észak-Amerikában, Mexikóban és Ausztráliában is megjelent, hatalmas károkat okozva (**1. táblázat**) (Kredics és mtsai., 2010). A zöldpenész-fertőzés megjelenése világszerte gondokat jelent. A tünetek nagy, zöldes foltok formájában jelennek meg a komposztban.

1. táblázat: Zöldpenészjárványok a csiperkegomba-termesztésben

Ország/Régió	Első előfordulás éve	Referencia
Brit-szigetek	1990-91	Fletcher 1990; Morris és mtsai., 1995a,b; Seaby 1996a,b, 1998
Hollandia	1994	Geels 1994
Észak-Amerika	1990-es évek	Rinker 1993, 1994; Romaine és mtsai., 1996; Castle és mtsai., 1998; Ospina-Giraldo és mtsai., 1998, 1999; Spillman 2002
Franciaország	1997	Mamoun és mtsai., 2000a,b
Spanyolország	1996-97	Garcia-Morras és Oliván 1999; Hermosa és mtsai., 1999
Magyarország	2007	Hatvani és mtsai., 2007; Kredics 2008, Kredics és mtsai., 2010
Lengyelország	2008	Szczzech és mtsai., 2008; Sobieralski és mtsai., 2009a,b
Mexikó	2009	Romero-Arenas és mtsai., 2009
Ausztrália	2009	Clift és Shamshad 2009
Irán	2005	Vahabi 2005
Szerbia	2013	Kosanović és mtsai., 2013
Horvátország	2012	Hatvani és mtsai., 2012

2.1.1.1. A csiperke zöldpenész-betegségének epidemiológiája

Noha számos *Trichoderma* faj (pl. *T. citrinoviride*, *T. longibrachiatum*, *T. spirale*, *T. crassum*, *T. koningii*, *T. hamatum*) jelenlétét kimutatták a csiperkegomba termesztésére használt komposztban (Castle és mtsai., 1998), a súlyos következményekkel járó fertőzésekhez vezető agresszív komposztkolonizációt kezdetben kizárólag a *T. harzianum sensu lato* törzseknek tulajdonították (Seaby 1987, 1989; Doyle 1991). A Brit-szigetéről származó *T. harzianum sensu lato* izolátumokat növekedési sebességük, konídiumképzésük és az *A. bisporus*-szal szembeni agresszivitásuk alapján 3 biotípusba (Th1, Th2 és Th3) sorolták (Seaby 1987; Doyle 1991), melyet később 81 csiperkekomposztból származó *Trichoderma* izolátumon végzett molekuláris biológiai vizsgálatok (RAPD, RFLP, ITS régió szekvenciaelemzése) is megerősítettek (Fletcher 1990; Seaby 1987, 1989; Staunton 1987). Mesterséges fertőzési kísérletek alapján a zöldpenészjárványok kialakulása a legagresszívebb Th2 biotípusnak volt tulajdonítható (Staunton 1987; Seaby 1987, 1989; Fletcher 1990). A Th2 biotípus képviselői genetikailag homogénnek bizonyultak (Muthumeenakshi és mtsai., 1994), támogatva azt a feltételezést, hogy a zöldpenészjárvány a Brit-szigeteken egyetlen forrásból származhat, valószínűleg Észak-Írországból (Morris és mtsai., 1995a,b), egy agresszív komposztkolonizációs képesség kialakulását eredményező mutáció következtében (Seaby 1987). Az észak-amerikai, kezdetben a Th4 biotípusba sorolt törzsek is genetikailag homogénnek tűntek, ami arra utal, hogy ez a biotípus is egyetlen forrásból eredeztethető. A csiperkegomba zöldpenész-betegségét tehát nem egyetlen *Trichoderma* törzs okozza, hanem legalább két független forrásból (Brit-szigetek és Észak-Amerika) származó agresszív biotípusok, ami szintén magyarázza a brit/ír és észak-amerikai izolátumok közti különbségeket. A két agresszív (Th2 és Th4) biotípust a későbbiekben morfológiai jellemzőik, valamint ITS1 régiójuk és a transzlációs elongációs faktor 1 alfa (*tef1*) gén egy szakaszának filogenetikai elemzése alapján egy új faj két alfajaként írták le *T. aggressivum* f. *europaeum* (Ta2) és *T. aggressivum* f. *aggressivum* (Ta4) néven (Samuels és mtsai., 2002), melyek sikeresen versengenek a tápanyagokért és a területért, és extracelluláris enzimeket, gátló hatású másodlagos metabolitokat, valamint illékony szerves vegyületeket termelnek, drasztikus termés kiesést eredményezve (Kredics és mtsai., 2010).

A Ta2 volt felelős a legtöbb zöldpenészes fertőzésért az európai országokban, míg a Ta4 az USA, Kanada és Mexikó gombafarmjain okozott problémákat (Samuels és mtsai., 2002). A *T. aggressivum* azóta egyre súlyosabb gazdasági veszteségeket okoz világszerte az *A. bisporus* termesztésében (O'Brien és mtsai., 2014). A zöldpenésznek tulajdonított termés kiesés értékét az Egyesült Államokban 2011-ben 14 millió dollárra becsülték (Pecchia 2012). A Ta2 elterjedt

Európában, és 60–100% közötti, komoly hozamvesztést képes okozni a csiperketermesztésben (Kredics és mtsai., 2010; O’Brien és mtsai., 2017). A Ta4 biotípus jelenlétét egy Angliában, 2007 decemberétől végzett 6 hónapos, 15 csiperketermesztő üzemet érintő felmérés során nem tudták kimutatni (Lane 2008), Ausztráliában és Iránban viszont megjelent, és súlyos termésvesztést okozott (Khan és mtsai., 2008; Zargarzadeh és mtsai., 2011).

A *T. aggressivum* hatékony nyomon követésére fajspecifikus primerek és egyéb molekuláris biológiai módszerek (RAPD, RFLP, ITS és *tefl* szekvenciák elemzése) állnak rendelkezésre (**2. táblázat**) (Kredics és mtsai., 2010; Kosanović és mtsai., 2013; Hatvani és mtsai., 2012, 2019). Bár a *T. aggressivum* f. *europaeum* (Ta2) és a *T. aggressivum* f. *aggressivum* (Ta4) statisztikailag szignifikáns mikromorfológiai különbségeket és változatos növekedési sebességet mutat szintetikus, alacsony tápanyagtartalmú táptalajon (SNA) 25 °C-on, kizárólag morfológiai alapon történő elkülönítésük nehézkes.

2. táblázat: Zöldpenész-fajok elkülönítése és azonosítása

Módszer	Eredmény	Referencia
Növekedési sebesség, konídiumképzés vizsgálata	A ' <i>T. harzianum</i> ' 3 biotípusának (Th1, Th2, Th3) elkülönítése	Seaby 1987, 1989; Doyle 1991;
Mesterséges fertőzési kísérletek	A Th2 biotípus a legagresszívabb a csiperkegombával szemben	Staunton 1987; Seaby 1987, 1989; Fletcher 1990
RFLP, RAPD, ITS régió szekvenciaelemzése	A brit-szigeteki (Th2) és az észak-amerikai (Th4) biotípusok elkülönítése	Muthumeenakshi és Mills 1995; Castle és mtsai., 1998; Qi és mtsai., 1996; Muthumeenakshi és mtsai., 1998
β-tubulin gén szekvenciaelemzése	A Th2 és a Th4 biotípus egy közös őstől származik	Romaine és mtsai., 1999
Molekuláris filogenetikai vizsgálatok	Th1: <i>T. harzianum sensu stricto</i> Th3: <i>T. atroviride</i>	Gams és Meyer 1998 Castle és mtsai., 1998; Ospina-Giraldo és mtsai., 1998

Morfológiai jellemzők, az ITS1 régió és a <i>tefl</i> gén szekvenciáinak vizsgálata	Th2: <i>T. aggressivum</i> f. <i>europaeum</i> Th4: <i>T. aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i>	Samuels és mtsai., 2002
ITS és <i>tefl</i> szekvenciák elemzése	<i>T. atroviride</i> , <i>T. hamatum</i> , <i>T. harzianum</i> , <i>T. koningii</i> , <i>T. koningiopsis</i> , <i>T. tomentosum</i> és <i>T. virens</i> előfordulása a komposztban	Kredics és mtsai., 2010
Morfológiai karakterek és ITS-szekvenciák vizsgálata	<i>T. atroviride</i> , <i>T. citrinoviride</i> , <i>T. ghanense</i> , <i>T. harzianum</i> , <i>T. longibrachiatum</i> és <i>T. virens</i> jellemzése	Vahabi és mtsai., 2009
Morfológiai karakterek és ITS-szekvenciák vizsgálata	<i>T. atroviride</i> , <i>T. koningii</i> , <i>T. virens</i> , <i>T. aggressivum</i> f. <i>europaeum</i> és <i>T. harzianum</i> fajkomplexum (THSC) tagjainak jellemzése	Kosanović és mtsai., 2013
ITS-szekvenciák vizsgálata	THSC fajok detektálása	Hatvani és mtsai., 2012

A *T. aggressivum* fajt még nem izolálták természetes környezetből. Kredics és munkatársai (2010) megvizsgálták, hogy a vadon termő *Agaricus* fajok természetes szubsztrátuma és termőtestének felülete a *T. aggressivum* esetleges természetes forrása lehet-e. A tanulmány során vadon élő *Agaricus* fajok környezetéből izoláltak *Trichoderma* törzseket három magyarországi helyszínen (Szeged, Nagykőrös, Kecskemét). Az összesen 65 izolátumot *T. aggressivum*-ra specifikus PCR-technikával (Chen és mtsai., 1999), valamint az ITS- és *tefl*-szekvenciák elemzésével vizsgálták, és hét különböző fajt (*T. atroviride*, *T. hamatum*, *T. harzianum*, *T. koningii*, *T. koningiopsis*, *T. tomentosum* és *T. virens*) azonosítottak. A vadon termő csiperkegomba környezetéből származó mintákban a *T. aggressivum* jelenlétét egyelőre nem sikerült kimutatni, vagyis továbbra sem állnak rendelkezésre adatok e faj természetes előfordulására vonatkozóan (Kredics és mtsai., 2010).

A *T. aggressivum* f. *europaeum* kezdetben valószínűleg a Brit-szigeteken található komposztkészítő üzemek között terjedt el, feltehetően közös ügyfeleken keresztül. A fertőzések forrásai lehetnek a levegő, járművek, szennyezett ruházat és állati vektorok. A létesítmények közötti terjedés jelentős kockázati tényezőinek számítanak a szállítójárművek, melyek micéliumtörmeléket, konídiumokat, port, atkákat és szúnyogokat is képesek nagy mennyiségben továbbítani. Emellett az első járvány során a termesztők zöldpenésszel fertőzött termesztőzsákok ezreit szórták ki, mely szintén elősegíthette a fertőzés kezdeti terjedését (Seaby 1996b). Az érintett gazdaságok gyakran szembesülnek elhúzódó zöldpenész-fertőzésekkel, és a friss komposzt zöldpenészes fertőzését csak szigorú higiénés beavatkozásokkal lehet elkerülni (Rinker és mtsai., 1997b; Seaby 1987). Egy másik fontos kérdés a fertőzés útvonala. A termesztők nyilvántartása szerint a zöldpenész-fertőzés előfordulási valószínűsége 60%-kal magasabb, ha a komposztot száraz, szeles időben helyezik zsákokba, és a leginkább szélnek kitett hőkezelő alagutakban termelt komposzt a legszennyezettebb, ami arra utal, hogy a levegőben lévő porszemcsék nagyban hozzájárulhatnak a szennyeződéshez (Seaby 1996b).

A gombakomposzt mellett a takaróanyag lehet a *T. aggressivum*-fertőzés másik forrása a csiperketermesztésben (Szczech és mtsai., 2008; Aydoğdu és mtsai., 2020). Egyéb *Trichoderma* fajokról általánosan ismert, hogy ritkán és csak kisebb kárt okoznak a csiperketermesztésben, és a *T. aggressivum*-hoz képest kevésbé képesek alkalmazkodni az *A. bisporus* által átszőtt komposztban történő növekedéshez. Iránban Vahabi és munkatársai (2009) az *A. bisporus* ipari szintű termesztéséből 423 *Trichoderma* törzset izoláltak komposztból, takaróföldből, gombacsírából és termőtestekről. Morfológiai jellegek és ITS-szekvenciák alapján *T. atroviride*, *T. citrinoviride*, *T. ghanense*, *T. harzianum*, *T. longibrachiatum* és *T. virens* izolátumokat azonosítottak, de a *T. aggressivum* faj ebben a vizsgálatban sem volt kimutatható. Kosanović és munkatársai (2013) 20 *Trichoderma* izolátumot gyűjtöttek be szerbiai csiperkefarmokról, valamint Bosznia-Hercegovinából. Tizenkét izolátumot azonosítottak morfológiai bélyegek és ITS-szekvenciák alapján, melyek a *T. atroviride*, *T. koningii*, *T. virens*, *T. aggressivum* f. *europaeum* és a THSC taxonok képviselőinek bizonyultak. Hatvani és munkatársai (2012) egy horvátországi, zöldpenésszel súlyosan fertőzött csiperketermesztő üzemből gyűjtött mintákból kizárólag a THSC képviselőit izolálták. Ez az eredmény eltér a korábbi beszámolóktól – más országok korábbi tanulmányai csak a *T. aggressivum*-ot azonosították a csiperkegomba zöldpenész-betegségének valódi kórokozójaként – és a lehetséges kórokozók szélesedő spektrumát jelzi, tovább hangsúlyozva a fertőzések nyomon követésének és a kórokozók azonosításának fontosságát. Sobieralski és

munkatársai (2012a) tanulmányozták a termesztési alapanyag *T. harzianum*, *T. aggressivum* (Ta2), *T. atroviride* és *T. hamatum* izolátumokkal történő fertőzésének az *A. bisporus* hozamára gyakorolt hatását. Bár a legnagyobb hozamcsökkenést a Ta2 okozta, más *Trichoderma* törzsek is gátolták a csiperke micéliumának növekedését. Górski és munkatársai (2014) négy termesztett csiperkefajta termesztési alapanyagát mesterségesen fertőzték különböző *Trichoderma* fajokkal (*T. aggressivum* f. *europaeum*, *T. atroviride*, *T. hamatum*, *T. harzianum*, *T. inhamatum*, *T. koningii* és *T. longibrachiatum*). A *T. atroviride* kivételével az összes vizsgált *Trichoderma* izolátum csökkentette a termesztett gombatörzsek hozamát. A csiperke-zöldpenész epidemiológiájában egyetlen tényező sem hat önállóan, a betegség kialakulásához számos faktor hozzájárulása szükséges (Mazin és mtsai., 2019).

A termesztési közeg és a komposztálási eljárásokhoz felhasznált alapanyagok jellegét tekintve a magas szénhidrát-, de alacsony nitrogéntartalmú komposztok kedveznek a zöldpenész kifejlődésének (Anderson és mtsai., 2001; Sharma és mtsai., 2007). A komposzt jellemzői, például a hőmérséklet, nedvesség, pH, vezetőképesség, szén/nitrogén arány, valamint a makro- és mikrotápanyagok jelentős mértékben befolyásolják mind az *A. bisporus*, mind pedig a zöldpenész-kórokozók micéliumának fejlődését. A csiperkegomba termesztése során a magasabb hőmérséklet, a páratartalom és a szerves anyagok jelenléte kedvez a *Trichoderma* fajok agresszív növekedésének (Grogan 2005). Ez különösen fontos az *A. bitorquis* termesztésében, mely az *A. bisporus*-nál magasabb hőmérsékleten növekszik (Guler és mtsai., 2006; Hasselbach és Mutsers 1971), ami a *T. aggressivum* f. *europaeum* magasabb hőmérsékleti optimuma miatt komoly problémát jelenthet.

Hatvani és munkatársai (2012) azt tapasztalták, hogy egy horvátországi csiperketermesztő üzemből zöldpenész-kórokozóként izolált THSC törzsek és a csiperkegomba hőmérsékleti profiljai átfedik egymást, mindkét esetben 25 és 30 °C közötti optimummal, így nincs olyan hőmérséklettartomány, ami lehetővé tenné a csiperke optimális növekedését a zöldpenész kizárásával. Kosanović és munkatársai (2015) a fény és a pH szerbiai, valamint bosznia-hercegovinai gazdaságokból származó *Trichoderma* izolátumok növekedésére gyakorolt hatását értékelték, és arról számoltak be, hogy a törzsek többsége (*T. aggressivum* f. *europaeum*, *T. atroviride*, *T. harzianum*, *T. koningii*, *T. virens*) 5,0-ös pH-értéken mutatott optimális növekedést, míg 5 izolátum pH 6,0 mellett, 3 izolátum azonban képes volt növekedni pH 7,0 értéken is. A leggyengébb micéliumnövekedést a pH 8,0–9,0 tartományban mutatták ki.

Seaby (1996b) részletes epidemiológiai vizsgálatokat végzett a Ta2 biotípus által okozott zöldpenésszel kapcsolatban az Ír Köztársaságban és Észak-Írországban. Ezeken a területeken az úgynevezett szatellit-rendszert használják a gombatermesztéshez, amelynek lényege, hogy a komposztgyártás és a gombatermesztés elválik egymástól: a komposztáló üzemek sok kis szatellit üzemet látnak el zsákos komposzttal (Győrfi 2002). A tanulmány a komposztból, illetve gombaüzemekből vett minták vizsgálatára, valamint mesterséges fertőzési kísérletekre is kiterjedt. A Ta2 törzsek nem voltak izolálhatók a gazdaságok szennyvizeiből, de szinte az összes felület (csomagológépek, természetűházak padlói, kapaszkodók, lépcsők, csíraadagolók, fa raklapok, pótkocsik) pozitívnak bizonyultak a Ta2 biotípus szempontjából. A *Trichoderma* törzseket – leggyakrabban a Ta2 biotípust – a munkások ruházatáról vett mintákban is megtalálták. A hőkezelt, szennyezett komposztból azonban nem sikerült Ta2 törzseket izolálni, ami arra utal, hogy a Ta2 nem éli túl a hőkezelést. A tanulmány a zöldpenész-fertőzés lehetséges biológiai vektorait is azonosította: a paprikaatkák (*Tarsonemus confusus*) testfelületén mikroszkópos vizsgálattal *Trichoderma* konídiumokat figyeltek meg, és Ta2 törzseket is izoláltak róluk (Seaby 1996b). Megállapították, hogy a paprikaatkák a komposztban jelen lévő összes *Trichoderma* fajt fogyasztják, jelenlétük nem egy adott zöldpenészfaj indikátora (Clift és Shamshad 2009).

Ta2 törzseket izoláltak sciarid gombalegyekről (*Lycoriella* spp.) is, és amikor atkákkal szennyezett egér, vagy madár érintkezésbe került a csírával, megjelent a zöldpenész is (Seaby 1996b). A sciarid gombalegyek – különösen a *Lycoriella ingenua* – a *T. aggressivum* f. *aggressivum* pásztázó elektronmikroszkóppal és molekuláris elemzéssel igazolt vektorai (Mazin és mtsai., 2019), ezért fontos szerepet játszhatnak a zöldpenész gombaüzemekben történő terjesztésében. A legyek konídiumokkal szennyeződhetnek, amikor leszállnak a *T. aggressivum* által fertőzött komposztfoltokra, majd további mozgás útján elterjeszthetik azokat a többi komposztágy felszínére. Mazin és munkatársai (2018) kimutatták, hogy a zöldpenésszel fertőzött komposzton nevelkedett sciarid gombalegyek lárvái gyorsabban fejlődnek imágókká, mint azok a lárvák, amelyek a zöldpenész által nem érintett, becsírázott komposzton nevelkedtek.

Mesterséges fertőzési kísérletekben a Ta2-vel történő korai beoltás (a 7. napon) a komposzt intenzív kolonizációját eredményezte, míg a késői beoltás (14. nap után) nem vezetett jelentős kolonizációhoz (Seaby 1996b). Kísérletileg fertőzött CAC-adalékanyag használata (CAC-ing: kis mennyiségű, csiperkemicéliummal átszövetett komposzt takaróanyaghoz történő hozzáadása a gyorsabb átszövetés céljából) nem vezetett a Ta2 megjelenéséhez, bár bizonyos

esetekben a zöldpenésszel fertőzött komposzt CAC-adalékként használva Ta2 konídiumok megjelenését eredményezte a takaró föld felületén. Az átszövetett komposztzsákok erősen megfertőződtek, ha a Ta2 biotípussal mesterségesen szennyezett kézzel megérintették őket. A csiperkegomba szaporodásához elengedhetetlen fémek (Cu, Fe, Mn és Zn) használata nem csökkentette a komposzt Ta2 biotípus általi kolonizációját, de néhány komposztból izolált baktérium gátolni tudta azt (Seaby 1996b). A Ta4 biotípus térbeli eloszlását Royse és munkatársai (1999) vizsgálták észak-amerikai gombaüzemekben. Eredményeik alapján a Ta4 megjelenési mintázata nem véletlenszerű: a zöldpenésgócok aggregátumok formájában jelentek meg a polcok szélén, ami nem levegőben terjedő fertőzésre utal. Kanadában Rinker (1996) megállapította, hogy a levegő csak kis mennyiségben hordozza a Ta4 konídiumait, így az észak-amerikai termesztési rendszerben feltehetően a szennyezett felszerelésektől és a munkásoktól erednek a fertőzések, a zöldpenész megjelenését befolyásoló legvalószínűbb tényezők pedig azok a tevékenységek, amelyek a termesztőpolcok mentén történő mozgással járnak (pl. a komposzt betöltése, becsírázás, takaróréteg szétterítése, tápanyag-kiegészítés stb.) (Royse és mtsai., 1999). O'Brien és munkatársai (2017) a csiperkegomba micéliumával teljesen átszövetett, III. fázisú komposzt zöldpenésszel történő mesterséges beoltásának gombatermeszre gyakorolt hatását tanulmányozták. A III. fázisú komposzt érzékenynek bizonyult a *T. aggressivum* általi fertőzéssel szemben. Amikor a teljesen átszövetett szubsztrátumot felosztották és összekeverték a keverési műveletek során, a nagyobb fokú keveredés jelentősen megnövelte a termésvesztést. A szerzők szerint a keverés eredményeként az érzékeny *A. bisporus* micéliumhálózat megszakad, ami olyan új tápanyagforrásokat és stimuláló metabolitokat szabadít fel és tesz hozzáférhetővé a *T. aggressivum* számára, melyek ép, teljesen kolonizált komposztban nem érhetők el.

2.1.1.2 A termesztett csiperkegomba zöldpenész fertőzésének biológiája és diagnózisa

A zöldpenész megtelepedhet a komposztban, amelyben az *A. bisporus*-t termesztik, de a növekvő termőtestek felületén is elszaporodhat (Largeteau és Savoie 2010). A kezdeti fázisban a *Trichoderma* fajok fehér micéliuma nem különböztethető meg a csiperkegomba fonalaitól, így a fertőzés nehezen kimutatható (Largeteau-Mamoun és mtsai., 2002). Később a *Trichoderma* konídiumok fejlődésének eredményeként nagy zöld foltok jelennek meg a felületen (Rinker 1996; Seaby 1996a) (**1. ábra**), ezért a zöldpenész fő tünete a zöld konídiospórák képződése a takaróanyagon vagy a gombakomposztban (Morris és mtsai., 1995a,b; Seaby 1987; Fletcher és Gaze 2007). A *T. aggressivum* fertőzés miatt a termőtestek

kialakulása elhúzódik, és a fejlődő termőtestek gyakran rossz minőségűek lesznek az elszíneződés vagy a deformálódás miatt (Largeteau és Savoie 2010). A termés kiesés arányos a fertőzött terület kiterjedésével, és elérheti akár a 100%-ot is. Még ha a gombatermőtestek ki is alakulnak, a termés a barna nekrotikus elváltozások miatt nem értékesíthető (Seaby 1989; Largeteau és Savoie 2010).



1. ábra: A termesztett csiperkegomba zöldpenészes fertőzése egy magyarországi termesztőüzemben (Fotó: Büchner Rita)

A zöldpenészes fertőzésben döntő fontosságúnak tartják az átszövetési fázist, mivel a csírában könnyen hozzáférhető szénhidrátok szubsztrátként szolgálnak a *T. aggressivum* számára a kolonizációhoz (Fletcher 1997; Seaby 1996). A korlátozott hozzáférés miatt az *A. bisporus* által teljesen átszőtt komposztról úgy gondolják, hogy ellenállóbb a zöldpenészes fertőzéssel szemben, és a becsírázás utáni fertőzés általában a zsákok vagy komposztblokkok széleire korlátozódik (Fletcher 1997; Rinker és Alm 2000). Sharma és munkatársai (1999) megállapították, hogy a Ta2 minden irányban gyorsan terjed, amikor becsírázás közben a

komposztba juttatják. A *T. harzianum* (Th1) és a *T. atroviride* (Th3) ezzel szemben lassan kolonizál, és csak korlátozott távolságra képes eljutni a bejutas helyétől. Bár ezek a biotípusok ronthatják a termés minőségét, a terméshozamra kevés hatással vannak. A csiperke termesztési körülményei (szén- és nitrogénforrások jelenléte, magas relatív páratartalom, magas hőmérséklet, fény, a peszticidok alkalmazásának hiánya) ideális feltételeket biztosítanak a *Trichoderma* fajok számára, hogy könnyen megtelepedjenek a komposztban. A *Trichoderma* kolonizációjának sebességét és mértékét a komposztban a komposztálási hőmérséklet és a nedvességtartalom befolyásolja (Sharma és mtsai., 1999). A csiperkegomba fejlődését kedvezően befolyásoló paraméterek a *Trichoderma* növekedését is elősegítik.

A *T. aggressivum* f. *europaeum* az *A. bisporus* tőfejképződésének (a csiperke termőtestképződés első szakaszának) gátlását okozhatja (Sobieralski és mtsai., 2010a). Sobieralski és munkatársai (2010b) a Ta2-fertőzés lengyelországi vadon élő *Agaricus* törzsek hozamára gyakorolt hatását vizsgálták, és akár 75%-os termésveszteséget is tapasztaltak. A szubsztrátum Ta2-vel történő beoltásának különböző *A. bitorquis* törzsek hozamára gyakorolt hatását tanulmányozva mind a termesztett gombatörzs, mind pedig a természetes környezetből nyert törzsek jelentős terméscsökkenését figyelték meg (Sobieralski és mtsai., 2010c).

A *T. aggressivum* és az *A. bisporus* közötti kölcsönhatásban számos tényező szerepet játszik, beleértve az illékony vegyületeket, a kis nem illékony molekulákat és a *T. aggressivum* extracelluláris enzimeit, amelyek gátolják a csiperke növekedését (Mumpuni és mtsai., 1998; Krupke és mtsai., 2003; Guthrie és Castle 2006), továbbá az *Agaricus* által termelt metabolitokat, például fungisztatikus hatású vegyületeket, melyeket a penészgomba növekedésének gátlása, vagy pedig a *Trichoderma* törzsek által termelt, növekedést korlátozó metabolitok hatásának ellensúlyozása érdekében állít elő a gomba (Foulongne-Oriol és mtsai., 2011). A betegség súlyossága csökkenthető, ha a csiperkegomba a *T. aggressivum* megjelenése előtt képes sikeresen megtelepedni a komposztban. Azok az *A. bisporus* törzsek, amelyek képesek alkalmazkodni vagy ellenállni a *T. aggressivum* antifungális hatású metabolitjainak és lítikus enzimeinek, kevésbé érzékenyek egy esetleges fertőzésre (Foulongne-Oriol és mtsai., 2011).

Marik és munkatársai (2017) *T. aggressivum* f. *europaeum* által termelt peptaibolok - nem riboszómális úton szintetizált bioaktív másodlagos metabolitok - termelését tanulmányozták tömegspektrometriával kapcsolt nagyhatékonyságú folyadékkromatográfiás (HPLC-MS) módszerekkel, és számos hipomurocin-szerű peptaibolvegyületet detektáltak. Hipomurocin-

szerű vegyületeket termel még a *Hypocrea muroiana* és a *Hypocrea pulvinata* (Becker és mtsai., 1997; Degenkolb és mtsai, 2003; Röhrich és mtsai, 2012). *In vitro* kísérletek során a peptaibolok a csiperkegomba micéliumnövekedésének gátlását okozták, a gazdaszervezetről pedig bebizonyosodott, hogy befolyásolja a *Trichoderma* peptaibolprofilját. Ez arra utal, hogy a peptaibolok szerepet játszhatnak a Ta2 és az *A. bisporus* közötti antagonista kölcsönhatásban.

Foulongne-Oriol és munkatársai (2011) QTL (quantitative trait locus) analízissel vizsgálták az *A. bisporus* *Trichoderma* törzsek metabolitjaival és lítikus enzimeivel szembeni rezisztenciájának genetikai hátterét. A tenyészeteket a Lysing Enzyme® kereskedelmi termékkel vagy Lysing Enzyme®-mentes táptalajon *in vitro* kísérletben tanulmányozták. A QTL kimutatásához használt tulajdonságok a micélium növekedési sebessége kontroll körülmények között, a tolerancia szintje és az alkalmazkodóképesség voltak. Az eredmények alapján a *Trichoderma* lítikus enzimeivel és metabolitjaival szembeni tolerancia szorosan összefügg a micélium növekedési képességével, és mennyiségileg öröklődik, ami arra utal, hogy a *Trichoderma* metabolitjainak és lítikus enzimeinek ellenállni, vagy azokhoz alkalmazkodni képes genetikai tényezők az *A. bisporus* törzsek alkalmazkodó képességéhez kapcsolódnak.

Abubaker és munkatársai (2013) a *T. aggressivum* *prb1* (proteináz), *ech42* (endokitináz) és β -glükánáz génjeinek szerkezetét tanulmányozták annak érdekében, hogy felderítsék a sejtfalbontó enzimek szerepét az *A. bisporus* növekedésének gátlásában. A *prb1* és az *ech42* promóterelemei arra utalnak, hogy ezen gének transzkripcióját a szén- és nitrogénszint szabályozza. Mindkét gén rendelkezik mikoparazitizmussal kapcsolatos elemekkel, amelyek a fehérjetermékek antagonizmusban játszott potenciális szerepét jelzik. A β -glükánáz gén promótere nem tartalmaz mikoparazitizmushoz kapcsolódó elemeket, de CreA és AreA kötőhelyek vannak jelen, ami katabolit-szabályzásra utal. Egy zöldpenészre érzékeny és egy rezisztens *A. bisporus* fajtát (offwhite és barna törzsek) együtt tenyésztettek a *T. aggressivum*-mal, hogy a transzkriptumszintek mérésével értékeljék a gének lehetséges szerepét a betegség kialakulásában és súlyosságában. Az eredmények azt mutatták, hogy a *prb1* és az *ech42* 5 nap elteltével koordináltan, míg a β -glükánáz gén transzkripciója a 0. naptól kezdve, *Agaricus* törzsek jelenlétében szabályozódott. A *T. aggressivum* és az ellenálló *Agaricus* törzs együttes kultúráiban a *prb1*, *ech42* és a β -glükánáz gének upregulációja sokkal kevésbé volt kifejezett, mint az érzékeny törzs esetében. Az eredmények arra utalnak, hogy a vizsgált gének által kódolt fehérjék szerepet játszanak a tápanyagfelvételben, de a zöldpenész tüneteinek súlyosságát is befolyásolják.

O'Brien és munkatársai (2014) *in vitro* proteomanalízist végeztek *T. aggressivum* f. *europaeum* és *A. bisporus* törzseken. A III. fázisú komposztban vagy az *A. bisporus*-t tartalmazó táptalajon tenyésztett Ta2 intracelluláris frakcióján végzett differenciális expressziós vizsgálat egy kontroll táptalajjal összehasonlítva 31 fehérje funkcionális azonosítását eredményezte, melyek közül hétnél differenciált expressziót figyeltek meg. Három és két fehérje up- és downregulálódott mindkét kezelés során, míg kettő minőségileg eltérő szabályozást mutatott a két kezelésben. A gomba sejtfalának lebontásában közvetlenül szerepet játszó fehérjék nem voltak megfigyelhetők. Ez annak tudható be, hogy ezek az extracelluláris térbe szekretálódnak, ami viszonylag alacsony mennyiséget eredményez az intracelluláris proteinfrakcióban. A differenciálisan termelődött intracelluláris fehérjék funkcionálisan kapcsolatban álltak a citoskeletális szerkezettel, az oxidatív stresszel szembeni toleranciával és a sejtek hosszú élettartamával. Az azonosított fehérjék funkciójuk szerint strukturális, hírvivő, metabolikus és stresszválasz csoportokba oszthatók. Ezeknek a fehérjéknek a differenciális termelése szerepet játszhat a Ta2 komposztban történő növekedésében és az *A. bisporus* elleni virulenciájában. Az azonosított fehérjék többsége metabolikus protein volt, amelyek a tápanyagok felvételében és az energiatermelésben vesznek részt. A pentóz lebontásában szerepet játszó specifikus fehérjék a gombakomposzt komponenseiből felszabaduló szénhidrátok lebontásában lehetnek fontosak. Az aktinkötő és a depolimerizáló fehérje mindkét kísérletben felülszabályozódott, ami arra utal, hogy a gombakomposzt és az *A. bisporus* jelenlétében a Ta2-ben citoskeletális szerkezetváltozás játszódhat le.

A *T. aggressivum*-nak kitett *A. bisporus* nemrégiben végzett proteomikai vizsgálata (Kosanović és mtsai., 2020) a gomba oxidatív stresszválaszával összefüggő, megnövekedett fehérjemennyiséget mutatott ki (cinkion-kötődés, peroxidáz, karbonsavészter-hidroláz, dipeptidáz), valamint piruvát-kináz aktivitással és hidroláz aktivitással rendelkező fehérjéket. Míg a növekedéshez kapcsolódó fehérjék, folyamatok (a riboszómák szerkezeti alkotóelemei, transzláció, a nukleárisan átírt mRNS deadenilációtól függő dekódolása, kis GTPáz által közvetített szignáltranszdukció és a dezoxiribonukleotid-lebontás) mennyisége relatívan növekedett. Ezzel szemben csökkent a GTP-kötés, a glicinhasítási rendszer P-fehérje és a β -proteasóma alegység, valamint a poliszacharid katabolikus folyamatban, az extracelluláris régió kialakulásában és a liáz aktivitásában szerepet játszó fehérjék mennyisége. E tanulmány eredményei arra utalnak, hogy bár gyakran szaprofita komposztzennyezőnek, nem pedig kórokozónak tekintik (Williams és mtsai., 2003a), a *T. aggressivum* az *A. bisporus* fejlődésére

gyakorolt közvetlen hatása, illetve az oxidatív stresszel szembeni reakciójának kiváltása miatt valódi patogénként kezelendő.

Az ipari szempontból fontos *T. reesei*, valamint a *T. atroviride* és *T. virens* biokontroll ágensek teljes genomszekvenciájának meghatározásával a *Trichoderma*-kutatások a genomikai és transzkriptomikai korszakba léptek (Martinez és mtsai., 2008; Kubicek és mtsai., 2011). Azóta a *T. aggressivum* f. *europaeum* teljes genomja is szekvenálásra került (Urbán és mtsai., 2016), ami az *A. bisporus* rendelkezésre álló genomszekvenciájával együtt (Morin és mtsai., 2012) megnyitotta az utat a zöldpenész-betegség molekuláris hátterének megértéséhez.

Az egyre gyakrabban előforduló járványok szükségessé tették olyan megbízható módszerek kidolgozását, amelyek lehetővé teszik a csiperke-zöldpenész korai felismerését. O'Brien és munkatársai (2017) kvantitatív polimeráz láncreakció (qPCR) módszert alkalmaztak fluoreszcencia-detektálással és a *tefl* gént célzó primerekkel a *T. aggressivum* kimutatására. A qPCR módszer megbízható eredményeket adott, és jóval érzékenyebbnek bizonyult, mint a mikrobiológiai számlálási módszerek. Másrészt viszont – a tenyésztéstől függő módszerekkel ellentétben – a PCR-alapú eszközök nem tesznek különbséget az életképtelen és az életképes sejtek között, amit figyelembe kell venni az eredmények értelmezése során.

A zöldpenésszel fertőzött és egészséges *Agaricus* komposztok illóanyag-keverékük alapján is megkülönböztethetők egymástól. Egy, a *T. aggressivum* komposztalagutak levegőjében történő kimutatására alkalmas, kifinomult, non-invazív eszköz kifejlesztése érdekében Baars és munkatársai (2011) a *T. aggressivum* kimutatásának lehetőségét tesztelték kibocsátott illékony anyagok alapján. A szerzők mesterségesen fertőzött és kezeletlen komposztból származó levegőmintákat elemeztek tömegspektrometriával kombinált gázkromatográfiás módszerrel (GC-MS). A normál komposztkolonizáció során keletkező illékony vegyületek szignifikánsan eltértek a *T. aggressivum*-mal fertőzött komposzt kolonizációja során megjelenőktől, és a *T. aggressivum*-specifikus illékony anyagok egyértelműen azonosíthatók voltak. A *T. aggressivum*-mal fertőzött komposzt levegőjében jelen lévő specifikus terpenoid illékony anyagok az egészséges komposztban nem voltak kimutathatók (Baars és mtsai., 2011).

Radányi és munkatársai (2020) azonosították a Ta2 táptalajfüggő és -független biomarkereit különböző tápközegekben. Kimutatták a levegőből a kibocsátott mikrobiális illékony szerves vegyületeket (MVOC) a fejtér szilárd fázisú mikroextrakcióval kapcsolt gázkromatográfiás-tömegspektrometriával (HS SPME GC-MS), és megvizsgálták az intenzitásukban bekövetkezett változásokat, amit a gomba növekedési fázisaihoz kapcsoltak. Az ilyen

biomarkerek felhasználhatók a minőségellenőrzési rendszerekben, amelyek célja a zöldpenész-betegség korai fázisban történő felismerése, ezáltal több időt biztosítva a termelőknek a megfelelő védekezési módszerek alkalmazására a hozamvesztés minimalizása érdekében.

2.1.2. Laskagomba-zöldpenész

A laskagomba termesztésében számos kártevő és kórokozó ismert (pl. *Pseudomonas* fajok, rovarok), de az utóbbi években a legjelentősebb termés kiesésekért a *Trichoderma* fajok által okozott zöldpenész-fertőzések voltak felelősek. A laskagomba-termesztők zöldpenész-fertőzéseket észleltek többek között Észak-Amerikában (Sharma és Vijay 1996), Dél-Koreában (Park és mtsai., 2004, 2005), Olaszországban (Woo és mtsai., 2004), Romániában (Kredics és mtsai., 2006), Magyarországon (Kredics és mtsai., 2006; Hatvani és mtsai., 2007), Spanyolországban (Gea 2009), Lengyelországban (Siwulski és mtsai., 2011), továbbá Horvátország (Hatvani és mtsai., 2012), illetve Szerbia, Észak-Macedónia (Luković és mtsai., 2021), Irak (Al-Rubaiey és Al-Juboory 2020), valamint Srí Lanka (Jayalal és Adikaram 2007) egyes területein. Ezen észlelések arra utalnak, hogy a *Pleurotus*-zöldpenész globális problémává válik.

Dél-Koreában a laskagomba-termesztés a 80-as évek elején gyors ütemben fejlődött, mára a laskagomba az ország egyik jelentős mezőgazdasági cikkévé vált. Park és munkatársai (2006) 100 laskagomba-termesztésből származó *Trichoderma* izolátumot vizsgáltak morfológiai jellemzőik alapján, és 7 különböző fajba sorolták őket. Ebből kettő új fajnak bizonyult, amit az ITS, *tef1* és *rpb2* régiók szekvenciái alapján készített filogenetikai elemzés is alátámasztott (Park és mtsai., 2003; 2004; 2005). A laskagomba termesztésében detektált két új faj a *Trichoderma pleuroticola* és *Trichoderma pleurotum* nevet kapta (Park és mtsai., 2006), utóbbit később *Trichoderma pleuroti*-ra nevezték át. A *Trichoderma* zöldpenész a laskagomba termesztési alapanyagán jelenik meg, és kitörésszerű fertőzéseket eredményez, ami termésvesztéshez vezet (Park és mtsai., 2006).

Komoń-Zelazowska és munkatársai (2007), laskagomba termesztéséből származó magyarországi izolátumokat vizsgáltak ITS, *tef1* és *chi18-5* gének alapján. Az általuk vizsgált törzsek a Park és munkatársai által leírt *Trichoderma pleuroti* (korábban *Trichoderma pleurotum*) és *Trichoderma pleuroticola* fajokba tartoznak. Dél-Koreán kívül *T. pleuroti* és *T. pleuroticola* által okozott fertőzéseket figyeltek meg Olaszországban és Iránban is (Komoń-Zelazowska és mtsai., 2007).

2.1.2.1 A termesztett laskagomba zöldpenészes fertőzésének epidemiológiája

A magyarországi, horvátországi és romániai laskagomba-termesztési alapanyagból izolált *Trichoderma* törzsek közül Hatvani és munkatársai (2007, 2008, 2012) a *T. pleuroti*-t találták a legelterjedtebbnek, de a vizsgált mintákban a *T. pleuroticola*, *T. atroviride*, *T. asperellum* és a *T. longibrachiatum* is kimutatható volt. Innocenti és Montanari (2014) *T. pleuroti*-t és *T. pleuroticola*-t izoláltak a termesztési alapanyag zöldpenésszel fertőzött részeiről, míg *T. harzianum*-ot csak a tünetmentes területeken találtak. Nemrégiben Lee és munkatársai (2020) először izolálták a *T. pleuroticola*-t a *P. eryngii* termesztési alapanyagából.

Błaszczyk és munkatársai (2013) morfológiai jellemzők, valamint ITS- és *tef1*-szekvenciák alapján *T. pleuroti* és *T. pleuroticola* fajokként azonosították a lengyelországi laskagomba-üzemekben izolált törzseket, és az előbbi találták gyakoribbnak. A *T. pleuroti* megjelenése a magyar és a lengyel laskagombaüzemekben a hasonló, búzaszalmán alapuló termesztési technológiának köszönhető, amely eltér az Olaszországban alkalmazott módszerektől, ahol a *T. pleuroticola* a *Pleurotus* zöldpenész fő kórokozója (Komoń-Zelazowska és mtsai., 2007; Błaszczyk és mtsai., 2013). Az összehasonlító ITS-szekvenciaelemzés kimutatta, hogy az összes lengyelországi *T. pleuroti* izolátum egyetlen haplotípust képvisel, ami megegyezik a Magyarországon és a Romániában izolált törzsekével, míg a *tef1*-szekvenciák elemzése a Kárpát-medencéből ismert típus mellett Lengyelországban egy egyedülálló *tef1*-allélt is feltárt (Błaszczyk és mtsai., 2013). Két lengyelországi *T. pleuroticola* izolátum ITS- és *tef1*-szekvenciájának részletes elemzése viszont azonosságot mutatott egy Olaszországból származó törzsszel. Mivel a laskagomba-termesztésben a zöldpenész-fertőzések forrásának a szubsztrátumot tartják (Komoń-Zelazowska és mtsai., 2007), a két lengyelországi *T. pleuroti* haplotípus megoszlása nagy valószínűséggel a *Pleurotus* számára használt búzaszalma forrásától függ. A termesztési tevékenység el is terjeszthet bizonyos haplotípusokat az országok közötti kereskedelmi (import-export) tevékenységek révén.

Luković és munkatársai (2021) a zöldpenész által érintett *P. ostreatus* mintákat vizsgálva kimutatták, hogy Észak-Macedóniában a *T. pleuroticola* és a *T. pleuroti* a kórokozók, míg Szerbiában a *T. pleuroticola* mellett a THSC tagjait is kimutatták.

Míg a *T. pleuroti*-t eddig csak laskagomba termesztéséből izolálták, a *T. pleuroticola* környezeti mintákban történő előfordulásával kapcsolatban a világ különböző pontjairól állnak rendelkezésre adatok, beleértve a magyarországi búzamezők talajmintáit (Kredics és mtsai., 2012) és ausztriai talajokat, ami arra utal, hogy ez a két faj különböző ökológiai és trofikus

niche-t foglalhat el a természetben (Komoń-Zelazowska és mtsai., 2007). Kredics és munkatársai (2009) a Magyarországon vadon termő *P. ostreatus* természetes környezetéből és termőtesteiről a következő fajokat izolálták: *T. pleuroticola*, *T. harzianum*, *T. atroviride*, *T. longibrachiatum* és *T. asperellum* – a *T. pleuroti* fajt viszont nem sikerült megtalálni. Az eredmények alapján a vadon termő laskagomba a gombaüzemekben megjelenő *T. pleuroticola* fertőzések forrása lehet.

A zöldpenésszel fertőzött *Pleurotus*-termesztési alapanyagból izolált egyéb fajok közé tartozik a *T. harzianum*, *T. atroviride* (Lengyelország, Błaszczyk és mtsai., 2013), *T. longibrachiatum*, *T. asperellum* és a *T. ghanense* (Magyarország, Hatvani és mtsai., 2007). Al-Rubaiey és Al-Juboory (2020) a *P. eryngii* zöldpenész-kórokozójaként a *T. longibrachiatum*-ról számoltak be Irakban, míg Sobieralski és munkatársai (2010d) mesterséges fertőzési kísérletekkel megállapították, hogy a *T. aggressivum* f. *europaeum* törzsek jelentősen csökkentik a *P. eryngii* termésmennyiségét Lengyelországban, anélkül, hogy a gomba morfológiai jellemzőire jelentős hatást gyakoroltak volna.

2.1.2.2 A termesztett laskagomba zöldpenészes fertőzésének biológiája és diagnózisa

A *T. pleuroti* és a *T. pleuroticola* egyaránt jelentős veszteségeket okoz a *P. ostreatus* terméshozamában (Sobieralski és mtsai., 2012b,c), de a jelentősebb, akár 84%-os hozamcsökkenést a *T. pleuroticola* eredményezi. A csökkenés mértéke a patogén törzstől és a gombafajtától is függ. Sobieralski és munkatársai (2012d) meghatározták a különböző *T. pleuroticola* és *T. pleuroti* izolátumok és különböző *Pleurotus* fajok és törzsek közötti kölcsönhatásokat. A zöldpenész-fertőzésre a *P. cornucopiae* volt a legérzékenyebb, míg a vadon élő *P. ostreatus* törzsek viszonylag alacsony hozamcsökkenést mutattak a termesztett törzsekhez képest.

A *Trichoderma* fajok a *P. ostreatus* hifaival versengenek az élőhelyért és a tápanyagokért, melyben Innocenti és munkatársai (2019) sem hifainterakciót, sem illékony vagy nem illékony metabolitok szerepét nem mutatták ki. Marik és munkatársai (2017) HPLC-MS-alapú módszerekkel vizsgálták a *T. pleuroti* peptaiboltermelését, és felfedezték a tripleurinokat, melyek a 18 aminosavas peptaibolok új csoportját képviselik. A tripleurinok gátló hatást gyakoroltak a *P. ostreatus* micéliumának növekedésére, ami arra utal, hogy ezek a bioaktív peptidek szerepet játszhatnak a *T. pleuroti* laskagombával szembeni antagonista aktivitásában. A tripleurinok termeléséért felelős, nem riboszomális peptid-szintetáz gén szekvenciáját

azonosították a *T. pleuroti* genomjában (Marik és mtsai., 2017), ami már elérhető a laskagomba zöldpenész-betegségével kapcsolatos jövőbeni tanulmányok céljaira is (Urbán és mtsai., 2016).

A zöldpenész rohamosan terjed a laskagomba-üzemekben világszerte, ezért sürgőssé vált a kórokozók kimutatására szolgáló hatékony diagnosztikai módszerek kifejlesztése. Kredics és munkatársai (2009) a *T. pleuroti* és *T. pleuroticola* gyors azonosítására alkalmas, polimeráz láncreakción (PCR) alapú technikát dolgoztak ki. A *tef1* gén variábilis intronjainak szekvenciája alapján három primert terveztek, melyek közül kettő mindkét laskagomba-patogén *Trichoderma* fajra specifikus, a harmadik viszont csak a *T. pleuroti tef1* génjéhez képes bekötni. Ennek megfelelően, egy reakcióban alkalmazva a három primer egyetlen fragmentumot amplifikál a *T. pleuroticola* genomi DNS-éből, míg a *T. pleuroti* esetében két PCR-termék keletkezik. Ezzel a multiplex PCR-technikával a *T. pleuroticola* és a *T. pleuroti* mellett további 28 *Trichoderma* faj és több egyéb gombafaj sem mutatott keresztreakciót. A *T. pleuroti* és *T. pleuroticola* tiszta tenyészetben egyértelműen megkülönböztethetők egymástól és más gombafajoktól ezen három primer alkalmazásával, sőt a módszer lehetővé teszi a két laskagomba-patogén *Trichoderma* faj gyors kimutatását közvetlenül a laskagomba-termesztésre használt, zöldpenésszel fertőzött szubsztrátummintákból is, így elősegítheti a laskagomba zöldpenészes fertőzésének korai felismerését, megnyitva az utat a megfelelő védekezési eljárások alkalmazása előtt. A technika alkalmazásával mindkét patogén fajt sikerült detektálni a termesztőházakban jelen lévő rovarok felszínén, rávilágítva a laskagomba-zöldpenész vektoraiként betöltött lehetséges szerepükre (Hatvani és mtsai., nem publikált adat). Ennek a módszernek az alkalmazásával mutatták ki a *T. pleuroticola* jelenlétét a vadon termő laskagomba szubsztrátumában és a termőtestének felszínén is (Kredics és mtsai., 2009).

Lee és munkatársai (2020) kifejlesztettek egy gyors *Trichoderma*-detektálási módszert, mely azonban fajsztípusú diagnózis felállítására nem alkalmas. A technika egyetlen *Trichoderma*-specifikus primerkészlet használatára épül, amelyet 11 laskagomba-termesztési közegben előforduló *Trichoderma* faj ITS-szekvenciái alapján terveztek. A módszer a *Trichoderma* micéliumot tiszta és *P. eryngii*-vel kevert tenyészetből is képes kimutatni, akár a csírázás korai szakaszában is, amikor a mennyisége még nagyon alacsony.

2.1.3. A termesztett shiitakegomba zöldpenész fertőzése

A shiitakegomba-termesztésben előforduló legfontosabb kórokozók szintén a *Trichoderma* nemzetség képviselői (**1. ábra**), melyek elsősorban a *L. edodes* micéliumait támadják meg

rönkökön és fűrészportartalmú termesztőközegben, súlyos károkat okozva a gombatermesztésben. Miyazaki és munkatársai (2009) 9 *Trichoderma* fajról (*T. atroviride*, *T. citrinoviride*, *T. harzianum*, *T. longibrachiatum*, *T. pseudokoningii*, *T. polysporum*, *T. stramineum*, *T. virens* és *Trichoderma* sp.) számoltak be, melyek gazdasági kárt okoznak a japán shiitake-termesztésben. Kim és munkatársai (2012a, 2013) leírták a *T. mienum* és a *T. pseudolacteum* (korábban *Hypocrea lactea*) fajokat, mint új zöldpenész-kórokozókat, melyeket shiitake-, és laskagomba-üzemekben is kimutattak Japánban. Kim és munkatársai (2010) a *Gliocladium viride*-t (syn. *Hypocrea lutea*) a shiitakegomba új zöldpenész-kórokozójaként jelentette Koreában. Bár ez a faj morfológiailag hasonló volt a *Gliocladium*-okhoz, növekedési jellemzők, a holomorf morfológia és az ITS, *rpb2*, *tef1*, endokitináz és aktin filogenetikai markerek vizsgálata alapján a *Trichoderma* nemzetségbe helyezendő, ezért Jaklitsch (2011) a faj tudományos nevét *T. deliquescens*-re változtatta. A koreai shiitake-termesztő üzemekből jelentett *Trichoderma* fajok közé tartozik továbbá a *T. atroviride*, a *T. citrinoviride*, a *T. harzianum*, a *T. polysporum*, a *T. longibrachiatum*, a *T. viride*, valamint két további faj, amelyeket morfológiai és növekedési jellemzők, valamint ITS-, *tef1*- és *rpb2*-szekvenciáik alapján *Hypocrea pseudogelatinosa* (jelenlegi neve: *T. pseudogelatinosum*) és *H. pseudostraminea* (jelenlegi név: *T. pseudostramineum*) neveken írták le (Kim és mtsai., 2012b). Kínában Cao és munkatársai (2014) a *T. oblongisporum* fajt a shiitake új zöldpenész-kórokozójaként említették, míg Wang és munkatársai (2016) hat patogén *Trichoderma* fajról (*T. harzianum*, *T. atroviride*, *T. viride*, *T. pleurotica*, *T. longibrachiatum* és *T. oblongisporum*) számoltak be morfológiai jellemzők, valamint ITS- és *tef1*-szekvenciák alapján, melyek között a *T. harzianum* és a *T. atroviride* bizonyult a legelterjedtebbnek. Luković és munkatársai (2021) a THSC-tagjait izolálták shiitake-termesztésből Szerbiában.

A termesztőzsákokban a zöldpenésszel fertőzött shiitake micéliuma rothadt, fonnyadt, sárgás lesz, végül elhal, és a zsákok felületét sötétzöld telepek borítják. 20 °C felett néhány gombaüzemben a betegség közel 100%-os kártételét tapasztalták (Cao és mtsai., 2014). Wang és munkatársai (2016) arról számoltak be, hogy a különböző *Trichoderma* fajok metabolitjai gátolták a *L. edodes* micéliumnövekedését, és *in vitro* torzulást és duzzanatot okoztak a hifáikban. A gátlás mértéke azonban jelentősen változott a különböző fajok között. Ezenkívül a *T. harzianum* hifái a shiitake micéliuma köré tekeredtek, ami a gazdagomba fokozatos elhalását eredményezte.

Miyazaki és munkatársai (2009) PCR-alapú diagnosztikai módszert fejlesztettek ki a *T. harzianum* shiitakegomba-termesztő létesítményekben történő kimutatására. *T. harzianum*

törzsek és számos más faj ITS-szekvenciája alapján három primerpárt terveztek, amelyek közül a THITS-F2 és a THITS-R3 használatával a *T. harzianum* elkülöníthető más *Trichoderma* fajoktól, és sikeresen kimutatható a fertőzött *L. edodes* tenyészetekben.

2.1.4 Termesztett gombák zöldpenész-kórokozó elleni védekezés

A termesztett gombák zöldpenész-kórokozói elleni védekezés lehetséges módjait a **3. táblázat** foglalja össze.

3. táblázat: Termesztett gombák zöldpenész fertőzései elleni védekezési módszerek

Termesztett gomba	Patogén penészgomba	Fungicid	Illóolaj	Mikrobiológiai védekezés	Forrás
<i>Agaricus bisporus</i>	<i>T. aggressivum</i> f. <i>europaeum</i>	metrafenon, prokloráz			Luković és mtsai., 2021
<i>A. bisporus</i>	Ta4	imazalil-szulfát			Romain és mtsai., 2008
<i>A. bisporus</i>	<i>Trichoderma aggressivum</i> f. <i>europaeum</i> , <i>T. aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i>	tiabendazol, klórtalonil, tiofanát-metil			Grogan és Gaze 2000; Potočnik és mtsai., 2018
<i>A. bisporus</i>	<i>T. atroviride</i> Th1 Ta2		<i>Thymus vulgaris</i> - timol, <i>Origanum vulgare</i> - karvakrol		Soković és van Griensven 2006
<i>A. bisporus</i>	<i>T. aggressivum</i> f. <i>europaeum</i>		<i>Ocimum basilicum</i> - bazsalikom olaj, <i>Mentha piperita</i> -mentol - menthone		Đurović-Pejčev és mtsai., 2014
<i>A. bisporus</i>	<i>T. harzianum</i>		<i>Melaleuca alternifolia</i> - teafaolaj		Kosanović és mtsai., 2013

3. táblázat - folytatás

Termesztett gomba	Patogén penészgomba	Fungicid	Illóolaj	Mikrobiológiai védekezés	Forrás
<i>A. bisporus</i>	<i>T. aggressivum</i>			<i>Bacillus</i> fajok	Savoie és mtsai., 2001; Györfi és Geösel (2008)
<i>A. bisporus</i>	<i>Trichoderma</i> sp.			<i>B. amyloliquefaciens</i> (korábban <i>B. subtilis</i>) QST713 - SerenadeMax® (Bayer CropScience)	Pandin és mtsai., 2018
<i>A. bisporus</i>	<i>T. harzianum</i> , <i>Trichoderma</i> sp.			<i>B. amyloliquefaciens</i> QST713 Serenade® WP (AgraQuest, Davis)	Kosanović és mtsai., 2013
<i>A. bisporus</i>	<i>Trichoderma aggressivum</i> f. <i>europaeum</i>			<i>B. subtilis</i> - Ekstrasol F SC	Potočnik és mtsai., 2019
<i>A. bisporus</i>	<i>Trichoderma</i> sp.			<i>B. amyloliquefaciens</i> B-241	Stanojević és mtsai., 2019
<i>A. bisporus</i>	<i>T. aggressivum</i>			<i>B. amyloliquefaciens</i> D747 (Amylo-X®, Biogard, CBC (Europe) S.r.l., Nova Milanese, Olaszország)	Stanojević és mtsai., 2019
<i>A. bisporus</i>	<i>T. aggressivum</i> f. <i>europaeum</i>			<i>Streptomyces flavovirens</i>	Šantrić és mtsai., 2018
<i>A. bisporus</i>	<i>Trichoderma aggressivum</i>			<i>Pseudomonas putida</i>	Kosanović és mtsai., 2019
<i>Pleurotus ostreatus</i>	<i>T. pleuroti</i> , <i>T. pleuroticola</i>			<i>Bacillus subtilis</i>	Potočnik és mtsai., 2019a
<i>P. ostreatus</i>	<i>T. pleuroti</i> , <i>T. pleuroticola</i>	prokloráz			Innocenti és mtsai., 2019
<i>P. ostreatus</i>	<i>T. harzianum</i>		<i>Melaleuca alternifolia</i> -teaolaj		Angelini és mtsai., 2008
<i>P. ostreatus</i>	<i>T. harzianum</i>		<i>Azadiracta indica</i>		Shah és mtsai., 2011
<i>P. ostreatus</i>	<i>T. pleuroti</i> , <i>T. atrobrunneum</i>		<i>Pycnoporus</i> kivonat		Talavera-Ortiz és mtsai., 2020
<i>P. ostreatus</i>	<i>T. pleuroti</i>			<i>B. subtilis</i> , <i>B. amyloliquefaciens</i> , <i>B. licheniformis</i>	Nagy és mtsai., 2012
<i>P. ostreatus</i>	<i>T. pleuroti</i> , <i>T. pleuroticola</i>			<i>B. subtilis</i>	Potočnik és mtsai., 2019
<i>P. ostreatus</i>	<i>T. pleuroti</i> , <i>T. pleuroticola</i>			<i>Aureobasidium pullulans</i>	Roberti és mtsai., 2019
<i>Lentinula edodes</i>	THSC-komplex	prokloráz, metrafenon			Luković és mtsai., 2021
<i>L. edodes</i>	<i>T. harzianum</i> , <i>T. pseudokoningii</i> , <i>T. viride</i>			<i>B. licheniformis</i> , <i>B. subtilis</i>	Chittihunsa és mtsai., 2007

A zöldpenész-fajok több milliárd konídiumot termelnek, amelyek megtelepedhetnek a nem megfelelő módon fertőtlenített berendezéseken, a termesztési alapanyagon, esetleg akár a gombatermesztésben dolgozók ruházatán, ezen kívül a rovarok is szállíthatják őket. Emiatt a fertőzés gyorsan terjed, a betegség kezelése pedig rendkívül nehéz (Anderson és mtsai., 2001; Rinker és Alm 2000). A csiperkekomposzt, valamint a termesztőhelyiségek építéséhez használt fa pasztörizálása minimális zöldpenész-fertőzést, valamint magasabb termés hozamot eredményezett (Peil és mtsai., 1996; Catlin és mtsai., 2004). Catlin és munkatársai (2004) 6 órás kezelést javasoltak 60 °C-on a becsírázás utáni pasztörizálásra. Ez az eljárás azonban nem mindig hatékony: a zöldpenész izolálható a frissen pasztörözött komposztból (Morris és mtsai., 2000), mivel képes túlélni a 60 °C-os hőmérsékletet. A komposzt sterilizálása kedvezhet a *Trichoderma* fajok növekedésének azáltal, hogy károsítja a szubsztrátumban található természetes, kompetitív mikrobaközösséget (Velázquez-Cedeño és mtsai., 2006; Colavolpe és mtsai., 2014). A takaróanyag pH-jának szabályozása szintén a zöldpenész elleni védekezés egyik lehetséges módszere (Rinker és Alm 2008). Szükséges figyelmet fordítani a gombatermesztésben használt épületfelületek minőségére is. A durvább felületek (fa, beton) jobban kedveznek a zöldpenész-szennyeződés fennmaradásának, mint a simább, üvegezett felszínek (Abosriwil és Clancy 2002). A zöldpenész-fertőzéseket szigorú higiéniai eljárásokat követve, valamint szokásos fertőtlenítőszerrel (pl. klór, etanol, jód, formaldehid, fenol vagy kvaterner ammóniumvegyületek) alkalmazásával lehetséges megelőzni, ezek némelyike azonban károsíthatja a termesztett gombát, ezen kívül humán vonatkozásban is veszélyes lehet (Geels és mtsai., 1988). Az ipari léptékű csiperketermesztésben sok esetben használnak fertőtlenítőszerrel az általános higiéniai eljárások kiegészítésére (Lelley 1987). Ezen szereket a termesztő konténerek, polcok, gépek, munkafelületek, folyosók, falak tisztítására is használják (Fletcher és mtsai., 1989; Lelley és Straetman 1986). A termesztésben használt eszközök nem kellő mértékű fertőtlenítése, a szennyvízkezelésre fordított figyelem csökkenése, a szennyezett levegő beáramlása a gombatermesztő helyiségbe, továbbá a fertőzött termék eltávolítását követő nem megfelelő gőzölési eljárások megkönnyítik a kórokozók bejutását. A sciarid gombalegyek elleni védekezés is lényeges, mivel ezek a *T. aggressivum* potenciális vektorai (Mazin és mtsai., 2019). A fertőzés korai stádiumban való kezelésének elmulasztása súlyos gazdasági következményekkel járhat, mivel a konídiumok a nem megfelelően tisztított helyeken csírázásnak indulhatnak, és elterjeszthetik a betegséget a gazdaság más területeire is (Grogan 2008).

T. aggressivum-fertőzés esetén régóta bevett gyakorlat a só szórása a zöldpenészfoltokra. Ha a termesztett gomba súlyosan érintett, általában gőzzel kezelik, majd a fertőzött takaróföldet

eltávolítják, és új takaróanyagot alkalmaznak (Györfi 2002; Fletcher és Gaze 2007). A leghatékonyabb kezelésnek azonban a kémiai eljárások bizonyultak. A termesztett gombák különféle penészgombák által okozott megbetegedései hatékonyan megelőzhetőek azol fungicidek alkalmazásával, amelyek gátolják a gombákban a lipoprotein membrán stabilitásáért és működéséért felelős ergosterol bioszintézisének demetilációs lépését, továbbá benzimidazol-vegyületekkel (karbendazim, benomil), melyek a gomba mikrotubulusaihoz kötődnek, és megállítják a hifanövekedést.

A laskagomba zöldpenész-betegségének megelőzése és leküzdése érdekében a hőmérséklet és a pH hatását Coi (2004) tanulmányozta, és optimalizálta a laskagomba termesztésére. Bár a laskagomba növekedésének optimális hőmérséklete változhat a termesztett törzsek függvényében, az átszövetéshez körülbelül 25 °C, a termőtestképzés indukciójához 13-15 °C, a termőtestek fejlődéséhez pedig 12-18 °C szükséges. A szubsztrátum hőmérséklete akár 30 °C-ra is emelkedhet a laskagomba micéliuma által termelt metabolikus hő hatására, viszont a kórokozó *Trichoderma* törzsek maximális micéliumnövekedést pontosan a 25-30 °C közötti hőmérsékleti tartományban mutatnak. A *Trichoderma* a laskagombánál szélesebb hőmérsékleti tartományban (20-28 °C) képes növekedni, 25 °C-on pedig háromszor gyorsabban nő (Woo és mtsai., 2004). A zöldpenész-fertőzés kialakulásának és terjedésének megakadályozása céljából ezért ajánlott a 15-18 °C-os hőmérsékletet fenntartása az átszövetés utáni fázisban.

A laskagomba növekedésének pH-optimuma a lúgos tartományba (pH 8-9) esik, a *Trichoderma* fajok viszont az enyhén savas és semleges pH-t (pH 5-7) részesítik előnyben (Woo és mtsai., 2004). A szerzők szerint a termesztőközeg pH-értékének 8 és 9 közötti értékre történő beállítása lelassíthatja a zöldpenésztörzsek növekedését, ami a fertőzés terjedésének csökkenését eredményezi. Chang és Miles (2004) viszont a *P. ostreatus* vegetatív micéliumának növekedését alacsonyabb pH-értékek (5,4-6,0) mellett találták optimálisnak. A laskagomba-micélium növekedése során savanyítja a szalmaalapú termesztési alapanyagot, melynek következtében a pH 5-6 nap alatt 8-9-ről 4,5-5-re csökken. A magasabb pH-érték beállítása ezért csak a termesztési ciklus elején képes védelmet biztosítani, mivel micéliumának növekedésével a laskagomba később a kórokozók számára kedvező körülményeket teremt. A pasztörizálás időtartamának meghatározásakor figyelembe kell venni a termesztési alapanyag hővezetőképességét is, amely függ annak típusától, térfogatától és nedvességtartalmától. A közeg 30 percig tartó 60 °C-os forró vízben vagy 36 órán át lúgosított vízben történő áztatása képes csökkenteni a *Trichoderma*-fertőzés kialakulásának esélyét a laskagomba-termesztés átszövetési fázisában (Colavolpe és mtsai., 2014).

Luković és munkatársai (2021) shiitake-kórokozó THSC-törzsekről kimutatták, hogy nagyon érzékenyek a kereskedelmi forgalomba hozott metrafenon és prokloráz fungicidekre. A *B. licheniformis* és *B. subtilis* törzsek képesek voltak hatékonyan gátolni a *T. harzianum*, a *T. pseudokoningii* és a *T. viride* növekedését a *L. edodes* és *Pleurotus sajor-caju* termesztésében (Chittihunsa és mtsai., 2007).

2.2. Termesztett csiperkegomba száraz mólé fertőzése

A *Lecanicillium fungicola* szintén gombakártevő penészgomba, mely nagy károkat képes okozni a csiperkegomba termesztésében. Az ITS régió és az SSU rDNS (a riboszomális DNS kis alegysége) vizsgálata alapján a korábban *Verticillium fungicola*-ként említett faj nagyon közel áll a *Lecanicillium* nemzetséghez (Zare és Gams, 2008), valamint a 18S rRNS és Mat1-2-1 (Mating type genes – párosodási típus gének) szekvenciái alapján már korábban mutattak ki rokonságot a *Lecanicillium* nemzetséggel, míg egyéb fajokat a *Verticillium* szekcióba soroltak (Yokoyama és mtsai., 2004). A *L. fungicola* (Preuss) Hassebrauk fajnak két variánsa létezik: a var. *fungicola* Európában, míg a var. *aleophilum* Észak-Amerikában okoz terméskiesést az *A. bisporus* termesztésében (Potočnik és mtsai., 2008). A betegséget először 1892-ben írták le (Dragt és mtsai., 1996), melynek súlyossága és a tünetek kialakulása függ a gomba fejlődési stádiumától a fertőzés időszakában (North és Wuest, 1993; Grogan és mtsai., 2000). A betegség tünetei lehetnek nekrotikus léziók barna színű foltokkal vagy csíkokkal, illetve a tönk felhasad, és differenciálatlan struktúrájú micélium jön létre a gazdából és a patogén gombából (Savoie és Largeteau, 2004) (**2. ábra**). A fertőzéssel szembeni védekezés világszerte számos helyen fungicideken alapul (benomil, iprodion, mankozeb és a prokloráz-mangán) Gea és mtsai., 1997; Potočnik és mtsai., 2008), melyek közül azonban az Európai Unió területén csak a prokloráz-mangán használata engedélyezett. A *L. fungicola* elleni védekezés másik formája a megfelelő higiénias körülmények betartása. A *L. fungicola* által fertőzött gomba eladhatatlan, ami jelentős terméskieséshez vezet (Berendsen és mtsai., 2010).



2. ábra: *Lecanicillium fungicola* okozta tünetegyüttes csiperkegombán. A: egészséges csiperkegomba; B: nekrotikus léziók; C: tönk felhasadása; D: differenciálatlan szerkezetű micélium (dry bubble). Forrás: Berendsen és mtsai., 2010

2.2.1. A száraz mólé fertőzés ökológiája

A *L. fungicola* általi fertőzés valószínűleg a takaróanyagban történik, mivel úgy tűnik, hogy a *L. fungicola* nem képes megfertőzni a komposztban lévő vegetatív *A. bisporus* micéliumot (Cross és Jacobs, 1968; Calonje és mtsai., 2000a; Bernardo és mtsai., 2004). A takaróanyagban a *L. fungicola* spórák nem csíráznak azonnal. Cross és Jacobs (1968) megállapították, hogy kezeletlen talajban és tőzegben a legtöbb spóra 7 nap elteltével sem csírázott ki, és a kevés kicsírázott spóra is csak rövid csíratömlőt fejlesztett. Sterilizált talajban és tőzegben azonban a spórák könnyen csíráznak, és 7 nap elteltével kiterjedt micélium és sporuláció volt látható. Az a jelenség, hogy a szaporítóanyag csírázását és növekedését aktív talajmikroorganizmusok gátolják, a legtöbb talaj esetében általános, és talajfungisztázisként ismert (Lockwood és Filonow, 1981). Cross és Jacobs (1968) szerint a *L. fungicola* spórák csírázásához külső tápanyagforrásra van szükség. A takaróanyagban a *L. fungicola* spórák nem csíráztak, csak közvetlenül az *Agaricus*-hifák közelében. A csírázás után a kórokozó a csiperke hifái mentén növekedett. Ezek az eredmények arra utalnak, hogy a csiperke hifáiból kiszivárgó tápanyagok indították el a *L. fungicola* spóráinak csírázását. Ezzel egyetértésben Thapa és Jandaik (1987b) kimutatták, hogy bár a kórokozó spórái steril vízben is képesek csírázni, a csírázást és a csíratömlő növekedését nagymértékben elősegíti a tápanyagok hozzáadása, és a szénforrás a fő serkentő tényező. A fungisztázist nem csak a tápanyagok kimerülése okozhatja, a gátló vegyületek termelése is hozzájárul a spórák csírázásának akadályozásához. A *L. fungicola* esetében kimutatták, hogy a komposztból származó illékony anyagok gátolják a spórák csírázását (Wuest és Forer, 1975). Úgy tűnik, hogy a *L. fungicola* spórái nyugalmi állapotban vannak, és csak akkor csíráznak ki, amikor az *Agaricus* megtelepszik a takaróanyagban.

2.2.2 A száraz mólé kórokozójának genetikai diverzitása

A száraz mólé betegségről először Constantin és Dufour (1892) számolt be, akik az összes akkoriban ismert mólébetegséget "la môle" néven említették. Constantin és Dufour azt feltételezték, hogy az összes mólébetegséget egyetlen gomba, a *Hypomyces perniciosus* okozza, amely különböző formákban jelenhet meg. Az egyik kétféle spórát képez: klamidospórát és nagy, *Verticillium*-szerű konídiumokat, a másik pedig csak kis *Verticillium*-szerű konídiumokat. Smith 1924-ben megkülönböztette a száraz és a nedves mólé betegségeket, és két különböző gombafajt írt le kórokozóként, a *Cephalosporium constantinii* nevet javasolva a *Verticillium*-szerű, apró konídiumokkal rendelkező gomba számára, amely a száraz mólé betegséget okozta. Ware (1933) szintén leírta a száraz mólé betegséget, és a kórokozót *Verticillium malthousei*-nak nevezte el, feltételezve, hogy az izolált faj nem *Cephalosporium constantinii*, hanem egy Malthouse által 1901-ben leírt gombához hasonló faj. Szintén 1901-ben Preuss izolált és leírt egy gombafajt egy azonosítatlan gomba kalapjából, és *Acrostalagmus fungicola*-nak nevezte el (Gams, 1971). Hassebrauk (1936) egy hasonló gombát izolált a *Puccinia coronifera* gombáról, és átnevezte *Verticillium fungicola*-ra. Gams (1971) szerint a *Verticillium fungicola*, a *Cephalosporium constantinii* és a *Verticillium malthousei* ugyanahhoz a fajhoz tartozik. Gams és Van Zaayen (1982) megkülönböztette a *V. fungicola* három változatát: var. *fungicola*, var. *aleophilum* és var. *flavidum*. Nemrégiben arra a következtetésre jutottak, hogy az ITS-régió és az SSU rDNS szekvenciái alapján a *V. fungicola* közelebbi rokonságban áll a *Lecanicillium* nemzetség általában rovarpatogén fajaival, mint a növénypatogén *Verticillium* fajokkal (Zare és Gams, 2008). A *V. fungicola*-t és annak *fungicola* és *aleophilum* változatait *L. fungicola*-ként nevezték át. A *V. fungicola* var. *flavidum*-ot átminősítették, majd külön fajként határozzák meg, mint *L. flavidum*. Ez utóbbi faj a *L. fungicola*-tól ITS-szekvenciájában, optimális és maximális növekedési hőmérsékletében, morfológiailag pedig konidiofórjainak ismételt elágazásában különbözik (Zare és Gams, 2008). A *L. fungicola* két alfaja elsősorban abban különbözik egymástól, hogy 24°C-on nagyobb a növekedési sebesség a var. *aleophilum* esetében. Ennek következtében az *A. bitorquis*-on, amely magasabb hőmérsékletet igényel a növekedéshez, mint az *A. bisporus*, a var. *aleophilum* fordul elő leggyakrabban, bár mindkét *L. fungicola* alfaj képes mindkét *Agaricus* faj fertőzésére (Gea és mtsai., 2003; Zare és Gams, 2008). Kanadában és az Egyesült Államokban általában a var. *aleophilum* károsítja a termesztett gombákat, míg Európában a var. *fungicola* a száraz mólé betegség fő kórokozója (Collopy és mtsai., 2001; Largeau és mtsai., 2004a). Bonnen és Hopkins (1997) számos *L. fungicola* var. *aleophilum* izolátum morfológiáját, virulenciáját,

fungicidrezisztenciáját és RAPD-mintázatát vizsgálta. Kimutatták, hogy bár a kezdeti izolátumok az Egyesült Államokból származtak és genotípusukat, illetve fenotípusukat tekintve egyaránt változatosak voltak, az újabb izolátumok sokkal inkább hasonlítanak egymásra. A RAPD- és az AFLP-vizsgálatok eredményei alapján arra a következtetésre jutottak, hogy a var. *fungicola* európai izolátumai genetikailag is homogének, bár létezik néhány polimorfizmus, és a populáció kevésbé homogén, mint a var. *aleophilum* (Largeteau és mtsai., 2006). Ebben a vizsgálatban három francia izolátum nagyobb polimorfizmust mutatott, mint egy 15 izolátumból álló csoport, amelyet 27 év alatt gyűjtöttek Hollandiában, Franciaországban és az Egyesült Királyságban. A genetikai homogenitás leginkább valószínűleg a hasonló termesztési gyakorlathoz kapcsolódik, beleértve a használt takaróanyagot (tőzeg) és a fungicidek alkalmazása miatti szelekciós nyomást (Bonnen és Hopkins, 1997; Largeteau és mtsai., 2006). Juarez del Carmen és munkatársai (2002) arra a következtetésre jutottak, hogy a két változat földrajzilag elszigetelt patotípusnak tekinthető.

2.2.3 A száraz mólé kórokozói elleni védekezés

A *L. fungicola* képes más bazídiumos gombákat (pl. *A. bitoqris*, *P. ostreatus*, *Laccaria laccata*, *Hypophyloma capnoides*, *Allopsalliota geesterani*) is megfertőzni (Zare és Gams, 2008; Berendsen és mtsai, 2010), de az *A. bisporus* a leginkább érintett.

A fertőzéssel szembeni védekezés világszerte fungicideken (pl. benomil, iprodion, mankozeb, prokloráz-mangán) alapul (Gea és mtsai., 1997; Potočnik és mtsai., 2008), de a patogének fungicidekkel szembeni rezisztanciája és a gazdagomba érzékenysége nagy problémát jelent (Potočnik és mtsai., 2008). Ezért szükség van olyan fungicidhatású természetes anyagok felkutatására, amelyeknek nincs káros hatása az emberre és a környezetre. Lehetséges megoldást jelenthet antimikrobiális aktivitású növényi kivonatok és illóolajok alkalmazása (Glamočlija és mtsai., 2006; Soković és Van Griensven, 2006). A száraz mólé kórokozó elleni védekezési lehetőségeket a **4. táblázat** foglalja össze.

2.3. A termesztett csiperkegomba nedves mólé fertőzése

A nedves mólé tünetegyüttest, mely az *A. bisporus* egyik legfontosabb betegsége, a *Hypomyces perniciosus* (Magnus) Delacroix (régebben *Mycogone perniciosus*) okozza (Sharma és Kumar, 2000; Bora és Özaktan, 2000; Sharma és Singh, 2003). A betegség káros hatással van a termés minőségére és mennyiségére is. A *H. perniciosus* kis, vékony falú fialokonídiumokat hoz létre

a *Verticillium*-szerű konidiofórokon. Így, egy sokkal nagyobb, bicelluláris konídium alakul ki (aleuriospórák), amin kis, laterális hifák jönnek létre, és tartalmaz egy sötét, szférikus, vékony

4. táblázat: A száraz mólé kórokozó elleni védekezési lehetőségek

Termesztett gomba	Patogén penészgomba	Fungicid	Illóolaj	Mikrobiológiai védekezés	Forrás
<i>Agaricus bisporus</i>	<i>Lecanicillium fungicola</i> var. <i>fungicola</i>	prokloráz-manganáz	<i>Zataria multiflora</i> , <i>Satureja hortensis</i>		Mehrparvar és mtsai., 2016
<i>A. bisporus</i>	<i>L. fungicola</i> var. <i>fungicola</i>	prokloráz-manganáz		<i>Pseudomonas fluorescens</i> , <i>Pseudomonas putida</i>	Berendsen és mtsai., 2012
<i>A. bisporus</i>	<i>L. fungicola</i> var. <i>fungicola</i>			termesztett gomba illékonyanyag – 1-oktén-3-ol	Berendsen és mtsai., 2013

falú, apikális elhelyezkedésű sejtet a vékony falú bazális sejtben. A *H. perniciosus* vegetatív micéliuma, fialospórái és aleuriospórái is fertőzőek (Holland és Cooke 1990). A *H. perniciosus* által kiváltott fertőzést a világ számos csiperke termesztő területéről jelentették.

A fertőzés jellemzően szórványosan jelenik meg a gombaágyakon. A termőtestek szerkezete elrothad, meggyengül, kocsonyássá válik, és jellegzetes, rothadó húsról emlékeztető, savanyú szaguk lesz. Az elrothadt termőtestek kereskedelmi forgalomba nem hozhatók (Schilberszky, 1899). A *H. perniciosus* micéliuma sűrű, fehér színű, hifái szeptáltak, elágazóak (Kouser és mtsai., 2015). A fertőzés után a *Hypomyces* spórái fehér vagy barna réteget képeznek a termőtestek felszínén. A szaporítóképletek morfológiai tulajdonságait tekintve a konidiofórok egyenesek, hosszúak és elágazóak, a konídiumok oválisak, vékonyfalúak, két sejtből állnak (Kouser és mtsai., 2015). A kórokozó spórái levegővel, rovarokkal, de akár a termesztésben részt vevő személyek ruháján, eszközein megtapadva is könnyen elterjedhetnek. Kitartóspórák képződhetnek az esetlegesen fellépő kedvezőtlen körülmények átvészelésére, melyek hosszú ideig, akár hónapokig, évekig életképesek maradnak. Szintén megfigyelték, hogy a *H. perniciosus* micéliuma az idő múlásával változik: a nagy mennyiségű, pelyhes micélium először fehér, majd világosbarna, végül sötétbarna színre vált (Glamočlija és mtsai., 2007).

2.3.1 A termesztett csiperkegomba nedves mólé fertőzésének biológiája és diagnózisa

A penészgomba növekedését vizsgálták különböző táptalajokon, és komposzt-agaron volt tapasztalható a legnagyobb növekedés, ezt követte a burgonyadextróz-agar, míg a malátás

táptalajon nőtt telepek mérete az előzőekénél kisebb volt (Kouser és mtsai., 2015). A tápanyagigény-felmérések alapján megállapították, hogy a magnézium-, kálium-, valamint foszforhiányos táptalajok a *H. pernicius* micéliumnövekedésére kedvezőtlen hatást gyakorolnak (Han és mtsai., 1974). A táptalaj összetétele morfológiai változásokat idézett elő káliumhiányos tápközegen: a micéliumszövedék megritkult, ezzel szemben a telepátmérő gyorsabban nőtt a káliumtartalmú táptalajon növekvő kórokozóhoz viszonyítva. Szintén érdekes megfigyelés, hogy a foszfor hiánya a táptalajban a fent említettel ellentétes változást okozott. A *H. pernicius* magnézium-, esetleg nehézfémhiányos táptalajon történő tenyésztésekor nem történt eltérés a komplett táptalajhoz képest (Han és mtsai., 1974).

A kórokozókról szerzett genetikai ismeretek jelentős mértékben hozzájárulhatnak védekezési stratégiák kidolgozásához, a fertőzések megelőzéséhez, továbbá kezeléséhez. A védekezést nagymértékben hátráltatja, hogy a különféle törzsek könnyen mutálódnak, degradálódnak, esetleg változik a morfológiájuk, így pontos beazonosításuk kihívást jelent. Wang és munkatársai (2016) PCR-alapú molekuláris biológiai módszerek (RAPD: random amplified polymorphic DNA, ISSR: inter simple sequence repeat, SRAP: sequence-related amplified polymorphism) segítségével genetikailag feltérképeztek 49 *Hypomyces* törzset. A DNS-szekvenciapolimorfizmus alapján két fő csoportra lehetett osztani a vizsgált törzseket. Meghatározták a RAPD-, ISSR-, illetve SRAP-technikákkal azonosított specifikus DNS-fragmentumok szekvenciáit, melyeket SCAR (sequence characterized amplified region) markerek tervezéséhez használtak fel. A tervezés során kapott SCAR-markerek felhasználhatók a törzsek beazonosítására (Wang és mtsai., 2016). Illékony szerves anyagcseretermékeinek azonosításával a kórokozó kimutatható a termesztőhelyiség levegőjéből szilárd fázisú mikroextrakciós mintavételi technikával kombinált gázkromatográfiás tömegspektrometriai (HS-SPME-GC-MS) eljárással is (Radványi és mtsai., 2015).

2.3.2 A nedves mólé elleni védekezés

A gombatermesztésre alkalmazott helyiségek, az ott használt eszközök és a termesztési közeg hőkezeléssel fertőtleníthetők, minimum 4 órán át, megközelítőleg 49 °C-os hőmérsékleten tartva (Lambert, 1931). Későbbi kutatások megállapították, hogy 50 °C-os vagy annál magasabb hőkezelés legalább 20 percig alkalmazva a kórokozót elpusztítja (Han és mtsai., 1974).

A *H. perniciosus* fertőzési mechanizmusát számos közlemény taglalta (Fletcher és mtsai., 1995; Kouser és Shah 2013), elsősorban a kémiai védekezésre koncentrálnak (Gandy és Spencer 1978; Gea és mtsai., 2010). A *H. perniciosus* különféle izolátumai eltérő érzékenységet mutatnak fungicidekkel szemben, emiatt lényeges a gyors és pontos beazonosításuk (Tan és mtsai., 1996). A nedves mólé elleni védekezési lehetőségeket az **5. táblázat** foglalja össze.

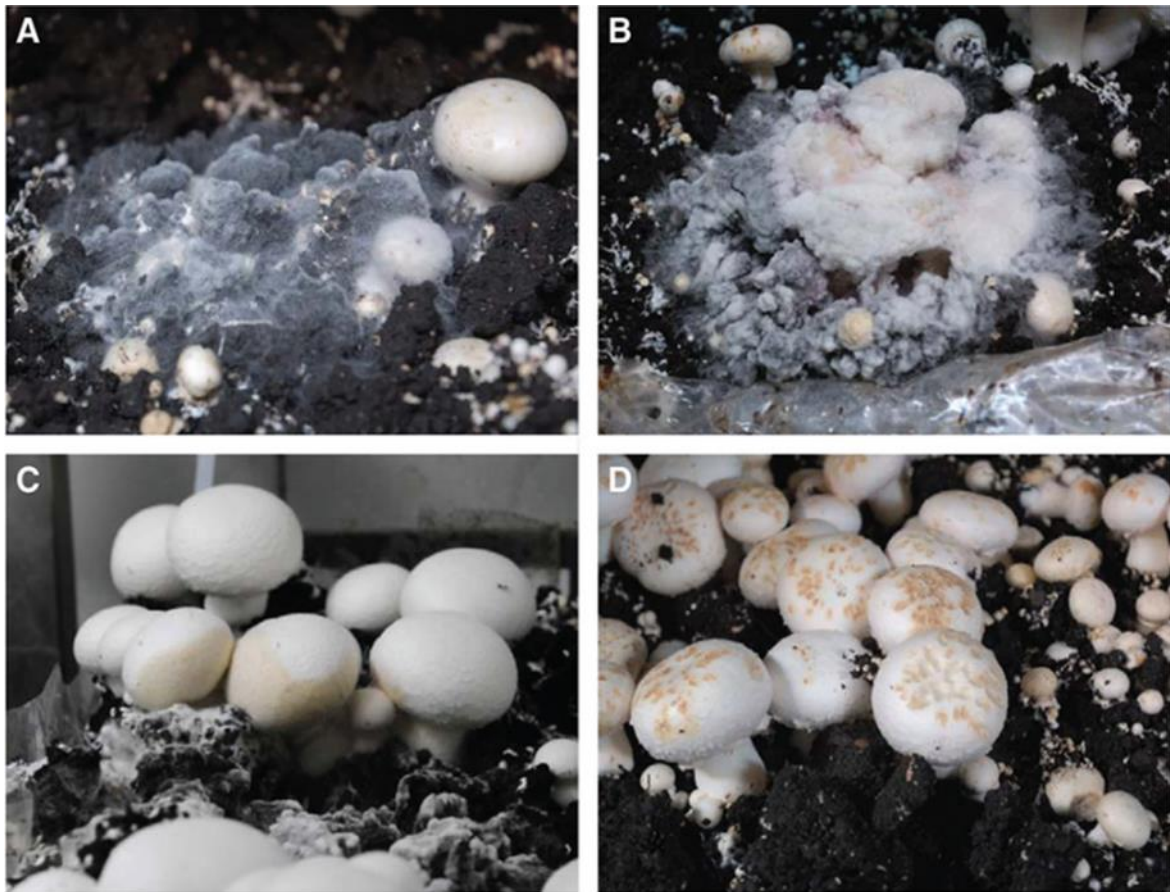
5. táblázat: Nedves mólé elleni védekezési lehetőségek

Termesztett gomba	Patogén penészgomba	Fungicid	Illóolaj	Forrás
<i>Agaricus bisporus</i>	<i>Hypomyces perniciosus</i>		<i>Lippia citriodora</i> , <i>Cymbopogon citratus</i> , <i>Thymus vulgaris</i>	Reigner és mtsai., 2010
<i>A. bisporus</i>	<i>H. perniciosus</i>	himexazol, trifloxistrobin, fluazinam, fludioxonil, dinikonazol, fenbukonazol, imazalil, mankozeb, iminoktadin- trisz-albezilát		Shi és mtsai., 2020

2.4. Termesztett gombák pókhálós penész fertőzése

Számos *Hypomyces* és *Cladobotryum* faj, mint a *Hypomyces rosellus* (korábban *Cladobotryum dendroides*), *H. odoratus* (korábban *C. mycophilum*), *H. aurantius*, *C. multiseptatum* és *H. ochraceus* (korábban *C. verticillatum*) okozhatja a termesztett csiperkegomba ún. pókhálós penész („cobweb”) betegségét (Grogan és Gaze 2000; Adie és mtsai., 2006; McKay és mtsai., 1999), ami széles körben okoz veszteségeket a gombatermesztőknek világszerte (Gaze és Fletcher 2008). Koreában 2009-ben is megfigyelték a szokatlan tüneteket egy csiperketermesztő üzemben: pókhálószerű micéliumszövedék jelent meg a termőtesteken és a szubsztrátumon is. A fertőzött termőtestek később barnás vagy fekete színűek lettek, és végül elrothadtak. Néhány nap után a takaróföldön lévő, pókhálószerű micélium lisztes vagy porszerű struktúrává alakult, és kalapfoltozottság szintén megjelent a termőtesteken. A pókhálós penész tünetegyüttest a **3. ábra** szemlélteti. A fertőzött kalapok legtöbbször barnák vagy vörösesbarnák, hullámos körvonallal (Back és mtsai., 2010). Írországból és Angliából a pókhálós penész betegséget főként a *H. rosellus* (korábban *C. dendroides*) okozta (Cooke

1986). Koreában 2009-2010-ben a pókhálós penész tüneteit figyelték meg az ördögsekér laskagomba (*P. eryngii*) termesztését végző farmokon (Kim és mtsai., 2013). Spanyolországban szintén a *P. eryngii* termesztésében voltak megfigyelhetők a *H. odoratus* (korábban *C. mycophilum*) okozta szimptómák 2010-ben (Gea és mtsai., 2016).



3. ábra: *Hypomyces odoratus* által okozott pókhálós penész. A, B: Micélium a fertőzött csiperkegomba felszínén; C, D: *H. odoratus* által okozott kalapelszíneződés és -foltozottság (C-D). Forrás: Carrasco és mtsai., 2015

2.4.1 A pókhálós penész kórokozói elleni védekezés

Az 1970-es években a metilbenzimidazol-karbamátot (MBC, karbendazim), illetve a benomil fungicideket alkalmazták a patogénekkel szemben (Fletcher 1973). Az 1980-as évek közepén Angliában (Gaze 1995) és Írországból megjelent az ezen fungicidekkel szembeni rezisztencia a karbendazim túlzott használata miatt, és 1992-ben megjelentek a pókhálós penészt okozó rezisztens törzsek (McKay és mtsai., 1999). Az izolátumok MBC-rezisztenciáját a β -tubulin génben történő pontmutáció okozta (McKay és mtsai., 1998). Grogan és munkatársai (2000) a *H. odoratus* és a *H. dendroides* gombakórokozók izolátumainak fungicidrezisztenciáját vizsgálták a tiabendazol, a karbendazim és a prokloráz-mangán hatóanyagokkal szemben az

1994/95-ös brit és írországi járványt követően. A vizsgált *H. rosellus* törzseket két típusba sorolták. Az I. típusú izolátumokban a konídiumsejtek szabálytalan kiterjedésűek az egymást követő szimpodikus spóratermelés eredményeként, és hasonlóak a Gams és Hoozemans (1970) által e fajra adott leíráshoz. A II. típusú izolátumok konídiumai nem képeznek szabálytalan alakú, kinyúló csúcsot. Az izolátumok többsége (41/57) erősen rezisztens volt a tiabendazollal szemben ($ED_{50} > 200$ ppm), ezek kizárólag II. típusú *H. rosellus* törzsek voltak. Minden *H. odoratus* és *H. rosellus* I. típusú izolátum és négy II. típusú *H. rosellus* izolátum alacsony rezisztenciát mutatott a tiabendazollal szemben (ED_{50} 1-10 ppm). A tiabendazol-rezisztens *H. rosellus* II. típusú izolátumok csak alacsony szintű rezisztenciát mutattak a karbendazimmal szemben (ED_{50} 2-10 ppm), és a tiabendazollal szemben kismértékű rezisztenciát mutató törzsek karbendazim-érzékenyek voltak ($ED_{50} < 1$ ppm). Ez bizonyítja a keresztrezisztencia hiányát a két benzimidazol gombaölőszer között. Az ED_{50} értéke a prokloráz-mangán vonatkozásában 0,14 és 7,8 ppm között változott az összes izolátum esetében. A benzimidazol-rezisztenciát az 1994/95-ös pókhálós penész járvány súlyosságát befolyásoló fontos tényezőnek tekintették, a begyűjtött izolátumok 25%-a benzimidazol-érzékenynek bizonyult. A pókhálós penész elleni védekezési módszereket a **6. táblázat** foglalja össze.

6. táblázat: Termesztett gombák pókhálós penész megbetegedése elleni védekezési módszerek

Termesztett gomba	Patogén penészgomba	Fungicid	Illóolaj	Forrás
<i>Agaricus bisporus</i>	<i>H. odoratus</i>		<i>Syzygium aromaticum</i>	Muhammad és mtsai., 2019
<i>A. bisporus</i>	<i>H. odoratus</i>		<i>Thymus vulgaris</i> , <i>Satureja montana</i>	Gea és mtsai., 2019
<i>A. bisporus</i>	<i>H. rosellus</i> <i>H. odoratus</i>	karbendazim, tiabendazol, benzimidazol, prokloráz-mangán		Grogan és mtsai., 2000
<i>Pleurotus spp.</i>	<i>H. odoratus</i>	prokloráz-mangán, metrafenon, tiabendazol, tiofanát-metil, klorotalonil		Carrasco és mtsai., 2016; 2017; Kim és mtsai., 2014

3. CÉLKITŰZÉSEK

Mivel a termesztett gombák penészgombák által okozott betegségeivel szembeni hatékony védekezéshez alapvető fontosságú a kórokozók pontos fajszintű azonosítása és részletes jellemzése, a dolgozat elkészítéséhez az alábbi célkitűzéseket fogalmaztuk meg:

1. A csiperke-zöldpenész jelenlegi kórokozóinak izolálása, azonosítása és jellemzése
2. Termesztett gombák zöldpenész-betegségét okozó, a *Trichoderma harzianum* fajkomplexumba tartozó izolátumok pontos fajszintű azonosítása és részletes jellemzése
3. A termesztett csiperkegomba ismert kórokozóinak (*Trichoderma*, *Hypomyces* és *Lecanicillium* fajok izolátumai) összehasonlító vizsgálata
4. A csiperkegomba kórokozóival szembeni biológiai védekezési célokra felhasználható gombatörzsek izolálása, azonosítása és antagonista képességük vizsgálata

4. ANYAGOK ÉS MÓDSZEREK

4.1. Vizsgált gombatörzsek és tenyésztési körülményeik

Jelen dolgozatban különböző európai országokban található csiperke-, laska- és shiitakegomba-termesztő létesítményekből származó *Trichoderma*, *Lecanicillium* és *Hypomyces* izolátumokat, valamint gazdagombáikat vizsgáltuk. A törzseket burgonyadextróz agar (PDA – 20 g/L agar, 4 g/L glükóz, 4 g/L burgonyapor) táptalajon tartottuk fent 25 °C-on. A vizsgált törzsek és fontosabb adataik a **7. táblázat**ban vannak feltüntetve.

7. táblázat: A munka során felhasznált gombatörzsek

Faj	SZMC* szám	Forrás	Hivatkozás
<i>Agaricus bisporus</i> (csiperkegomba)	23395	csiperkegomba- termesztés, Magyarország	-
<i>Aureobasidium pullulans</i>	26854	szőlő, Magyarország	-
<i>Aureobasidium pullulans</i>	26853	szőlő, Magyarország	-
<i>Aureobasidium pullulans</i>	26855	szőlő, Magyarország	-
<i>Hypomyces odoratus</i>	23817	csiperkegomba- termesztés, Magyarország	-
<i>Hypomyces odoratus</i>	20795	csiperkegomba- termesztés, Szerbia	-
<i>Hypomyces perniciosus</i> **	20792	csiperkegomba- termesztés, Horvátország	-
<i>Hypomyces perniciosus</i> **	20793	csiperkegomba- termesztés, Szerbia	-
<i>Lecanicillium fungicola</i> var. <i>fungicola</i>	24042	csiperkegomba- termesztés, Magyarország	Kartali és mtsai., 2017
<i>Lecanicillium fungicola</i> var. <i>fungicola</i>	20790	csiperkegomba- termesztés, Szerbia	Kartali és mtsai., 2017
<i>Lecanicillium fungicola</i> var. <i>fungicola</i>	20791	csiperkegomba- termesztés, Szerbia	Kartali és mtsai., 2017
<i>Lecanicillium fungicola</i> var. <i>fungicola</i> **	23852	csiperkegomba- termesztés, Szerbia	Kartali és mtsai., 2017

7. táblázat - folytatás

Faj	SZMC* szám	Forrás	Hivatkozás
<i>Lecanicillium fungicola</i> var. <i>fungicola</i> **	23853	csiperkegomba- termesztés, Szerbia	Kartali és mtsai., 2017
<i>Lecanicillium fungicola</i> var. <i>fungicola</i> **	23854	csiperkegomba- termesztés, Szerbia	Kartali és mtsai., 2017
<i>Lecanicillium fungicola</i> var. <i>fungicola</i>	23855	csiperkegomba- termesztés, Írország	Kartali és mtsai., 2017
<i>Lecanicillium fungicola</i> var. <i>fungicola</i>	23856	csiperkegomba- termesztés, Írország	Kartali és mtsai., 2017
<i>Lecanicillium fungicola</i> var. <i>fungicola</i> **	23857	csiperkegomba- termesztés, Írország	Kartali és mtsai., 2017
<i>Lecanicilium fungicola</i> var. <i>fungicola</i>	24043	csiperkegomba- termesztés, Magyarország	-
<i>Lecanicilium fungicola</i> var. <i>fungicola</i>	24044	csiperkegomba- termesztés, Magyarország	-
<i>Lecanicilium fungicola</i> var. <i>fungicola</i>	24045	csiperkegomba- termesztés, Magyarország	-
<i>Lecanicilium fungicola</i> var. <i>fungicola</i>	24051	csiperkegomba- termesztés, Magyarország	-
<i>Lecanicilium fungicola</i> var. <i>fungicola</i>	24052	csiperkegomba- termesztés, Magyarország	-
<i>Lecanicilium fungicola</i> var. <i>fungicola</i>	24053	csiperkegomba- termesztés, Magyarország	-
<i>Lecanicilium fungicola</i> var. <i>fungicola</i>	24054	csiperkegomba- termesztés, Magyarország	-
<i>Lecanicilium fungicola</i> var. <i>fungicola</i>	24059	csiperkegomba- termesztés, Magyarország	-
<i>Lentinula edodes</i> (shiitakegomba)	24442	shiitakegomba- termesztés, Magyarország	-
<i>Pleurotus ostreatus</i> (laskagomba)	23392	laskagomba- termesztés, Magyarország	-

7. táblázat - folytatás

Faj	SZMC* szám	Forrás	Hivatkozás
<i>Trichoderma afroharzianum</i>	25728	laskagomba- termesztés, Észak- Macedónia	Allaga és mtsai., 2021
<i>Trichoderma afroharzianum</i>	26672	laskagomba- termesztés, Szerbia	Luković és mtsai., 2021; Allaga és mtsai., 2021
<i>Trichoderma afroharzianum</i>	12432	laskagomba- termesztés, Spanyolország	Allaga és mtsai., 2021
<i>Trichoderma aggressivum f. aggressivum</i>	23834	csiperkegomba- termesztés, Magyarország	Hatvani és mtsai., 2017
<i>Trichoderma aggressivum f. aggressivum</i>	23035	csiperkegomba- termesztés, Kanada	Chaverri és mtsai., 2003
<i>Trichoderma aggressivum f. aggressivum</i>	26663	csiperkegomba- termesztés, Magyarország	-
<i>Trichoderma aggressivum f. aggressivum</i>	26664	csiperkegomba- termesztés, Magyarország	-
<i>Trichoderma aggressivum f. aggressivum</i>	26665	csiperkegomba- termesztés, Horvátország	-
<i>Trichoderma aggressivum f. aggressivum</i>	26666	csiperkegomba- termesztés, Horvátország	-
<i>Trichoderma aggressivum f. aggressivum</i>	23839	csiperkegomba- termesztés	Hatvani és mtsai., 2017
<i>Trichoderma aggressivum f. aggressivum</i>	23840	csiperkegomba- termesztés	Hatvani és mtsai., 2017
<i>Trichoderma aggressivum f. aggressivum</i>	23841	csiperkegomba- termesztés	Hatvani és mtsai., 2017
<i>Trichoderma aggressivum f. aggressivum</i>	23660	laskagomba- termesztés, Magyarország	-
<i>Trichoderma aggressivum f. aggressivum</i>	23661	laskagomba- termesztés, Magyarország	-
<i>Trichoderma aggressivum f. aggressivum</i>	23662	laskagomba- termesztés, Magyarország	-

7. táblázat - folytatás

Faj	SZMC* szám	Forrás	Hivatkozás
<i>Trichoderma aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i>	23663	laskagomba- termesztés, Magyarország	-
<i>Trichoderma aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i>	23664	laskagomba- termesztés, Magyarország	-
<i>Trichoderma aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i>	23672	csiperkegomba- termesztés, Magyarország	Hatvani és mtsai., 2017
<i>Trichoderma aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i>	23673	csiperkegomba- termesztés, Magyarország	Hatvani és mtsai., 2017
<i>Trichoderma aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i>	23674	csiperkegomba- termesztés, Magyarország	Hatvani és mtsai., 2017
<i>Trichoderma aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i>	23675	csiperkegomba- termesztés, Magyarország	Hatvani és mtsai., 2017
<i>Trichoderma aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i>	23676	csiperkegomba- termesztés, Magyarország	Hatvani és mtsai., 2017
<i>Trichoderma aggressivum</i> f. <i>europaeum</i>	1746	csiperkegomba- termesztés, Magyarország	Hatvani és mtsai., 2007
<i>Trichoderma aggressivum</i> f. <i>europaeum</i>	1811	csiperkegomba- termesztés, Észak- Írország	Hatvani és mtsai., 2007
<i>Trichoderma atrobrunneum</i>	26673	laskagomba- termesztés, Észak- Macedónia	Allaga és mtsai., 2021
<i>Trichoderma atrobrunneum</i>	25744	shiitakegomba- termesztés, Szerbia	Allaga és mtsai., 2021
<i>Trichoderma decipiens</i>	24111	csiperkegomba- termesztés, Magyarország	Geösel András, csiperketermesztés
<i>Trichoderma decipiens</i>	24112	csiperkegomba- termesztés, Magyarország	Geösel András, csiperketermesztés
<i>Trichoderma guizhouense</i>	22514	laskagomba- termesztés, Horvátország	Allaga és mtsai., 2021
<i>Trichoderma guizhouense</i>	25749	shiitakegomba- termesztés, Szerbia	Luković és mtsai., 2021; Allaga és mtsai., 2021

7. táblázat - folytatás

Faj	SZMC* szám	Forrás	Hivatkozás
<i>Trichoderma guizhouense</i>	25750	shiitakegomba- termesztés, Szerbia	Luković és mtsai., 2021; Allaga és mtsai., 2021
<i>Trichoderma guizhouense</i>	26669	laskagomba- termesztés, Szerbia	Allaga és mtsai., 2021
<i>Trichoderma harzianum</i>	1844	csiperkegomba- termesztés, Horvátország	Hatvani és mtsai., 2012
<i>Trichoderma harzianum</i>	1764	csiperkegomba- termesztés, Magyarország	Hatvani és mtsai., 2007
<i>Trichoderma harzianum</i>	25729	laskagomba- termesztés, Észak- Macedónia	Allaga és mtsai., 2021
<i>Trichoderma harzianum</i>	25730	laskagomba- termesztés, Észak- Macedónia	Allaga és mtsai., 2021
<i>Trichoderma pleuroticola</i>	23033	laskagomba- termesztés, Magyarország	Komoń- Zelazowska és mtsai., 2007
<i>Trichoderma pollinicola</i>	24399	shiitakegomba- termesztés, Magyarország	Allaga és mtsai., 2021
<i>Trichoderma pollinicola</i>	24445	shiitakegomba- termesztés, Magyarország	Allaga és mtsai., 2021
<i>Trichoderma reesei</i>	22614	Salamon-szigetek	Komoń- Zelazowska és mtsai., 2007
<i>Trichoderma simmonsii</i>	26674	laskagomba- termesztés, Észak- Macedónia	Allaga és mtsai., 2021
<i>Trichoderma simmonsii</i>	26671	laskagomba- termesztés, Szerbia	Allaga és mtsai., 2021
<i>Trichoderma simmonsii</i>	25740	shiitakegomba- termesztés, Szerbia	Allaga és mtsai., 2021
<i>Trichoderma simmonsii</i>	24248	shiitakegomba- termesztés, Magyarország	Allaga és mtsai., 2021

*SZMC: Szeged Microbiology Collection (a SZTE TTIK Mikrobiológiai Tanszék törzsgyűjteménye), **Mikovírus-hordozó izolátum (Kartali és mtsai., 2017), NR: nem releváns, Félkövér betűtípus – saját izolátum.

4.2 Gombatörzsek izolálása

4.2.1 Gombatörzsek izolálása tünetmentes csiperkekomposztból és takarófelldből

A törzsiszolálást gombaszelektív PDA-táptalajon végeztük. Autoklávban történő 35 perces sterilizálás után az 50 °C-ra lehűtött táptalajt antibakteriális hatású vegyületekkel egészítettük ki (0,1 mg/l sztreptomicin, klóramfenikol, illetve oxitetraciklin, 99,5% dimetil-szulfoxidban [DMSO] oldva). A megszilárdult táptalaj felszínére egy magyarországi csiperke-, laska- és shiitaketermesztő üzemből származó, penészgomba-betegségek tüneteit nem mutató 1 grammnyi komposzt- és takarófelldmintákat helyeztünk, illetve ezen minták 1 grammját 10 ml fiziológiás sóoldatban vettük fel, majd desztillált vízben 100×-ra hígított szuszpenzióját (990 µl steril fiziológiás sóoldat, 10 µl tömény takarófelld/komposztoldat) oltottuk steril fülpiszkáló segítségével. A csészéket szobahőmérsékleten inkubáltuk. A táptalajon 3-5 nap után megjelenő gombatelepekből csíkhúzásos technikával PDA-táptalajon tiszta tenyészeteket készítettünk. Az izolált törzseket PDA-táptalajon tartottuk fenn.

4.2.2 A csiperke-zöldpenész kórokozóinak izolálása zöldpenésszel fertőzött mintákból

Zöldpenésszel fertőzött komposztmintákat szereztünk be 1-1 magyar- és horvátországi csiperketermesztő üzemből. A kórokozók izolálását bengálrózsa táptalajon (pepton 5 g/l, KH_2PO_4 1 g/l, glükóz 10 g/l, MgSO_4 0,5 g/l, agar 20 g/l, desztillált víz) végeztük. Autoklávban történő 35 perces sterilizálás után az 50 °C-ra lehűtött táptalajhoz az alábbi gátlószereket és antibakteriális hatású vegyületeket adtuk:

- járomspórás gombák növekedésének gátlása céljából:
 - bengálrózsa (5%-os vizes törzsoldat) 0,5 ml/l
 - diklorán (0,2%-os etanos törzsoldat) 1 ml/l
- antibakteriális hatású vegyületek:
 - sztreptomicin, klóramfenikol, oxitetraciklin (DMSO-ban oldva) 0,1 mg/l

A megszilárdult táptalaj felszínére helyeztük az 1 grammnyi komposztmintákat, illetve ezen minták 1 grammját 10 ml fiziológiás sóoldatban vettük fel, majd desztillált vízben 100×-ra hígított szuszpenzióját (990 µl steril fiziológiás sóoldat, 10 µl tömény komposztoldat) oltottuk steril fülpiszkáló segítségével. A csészéket szobahőmérsékleten inkubáltuk. A szelektív táptalajon 3-5 nap után megjelenő gombatelepekből csíkhúzásos technikával PDA-táptalajon

tiszta tenyészeteket készítettünk. Az izolált törzseket PDA-táptalajon tartottuk fenn, és SZMC számokkal ellátva elhelyeztük őket a SZTE TTIK Mikrobiológiai Tanszék törzsgyűjteményében (www.szmc.hu).

4.3 Izolált gombatörzsek fajsztíű azonosítása

4.3.1 DNS-kivonás

Az izolált gombatörzseket steril celofánnal borított PDA-táptalajra oltottuk, majd 1 napos, 25 °C-on történő inkubáció után a fiatal micéliumból vontuk ki a DNS-t E.Z.N.A.® Fungal DNA Mini Kit (Omega Bio-tek, Norcross, Georgia, USA) felhasználásával, a gyártó utasításainak megfelelően. A DNS-izolálás sikerességének ellenőrzése céljából a kivonatokat TAE-pufferben (Tris-HCl 48,4 g/l, ecetsav 11,4 ml/l, 0,5 M Na₂-EDTA (pH=8) 20 ml/l, desztillált víz) készített 1%-os agaróz gélen (50 ml TAE-puffer, 0,5 g agaróz, 5 µl etídium-bromid 10 mg/ml koncentrációjú törzsoldatból) futtattuk meg. A gél egyes zsebeibe 10 µl DNS-kivonatot és 2 µl brómfenolkéket vittünk fel, a futtatást 100 bp-os molekulasúly marker (Thermo Scientific, Vilnius, Litvánia) mellett végeztük 100 V feszültséggel 30 percig. A kivont DNS-mintákat további felhasználásig -20°C-on tároltuk.

4.3.2 PCR-módszerek

A fajazonosításhoz első lépésben az izolátumok ITS (internal transcribed spacer) régióit PCR (polymerase chain reaction = polimeráz láncreakció) módszerrel szaporítottuk fel, az ITS1 és ITS4 primereket alkalmazva (**8. táblázat**, White és mtsai., 1990). Második lépésben az izolátumok *tef1* (transzlációs elongációs factor 1-alfa) génjének egy szakaszát szintén PCR-módszerrel sokszorozítottuk fel az EF1-728F és TEF-LLerev primerek használatával (**8. táblázat**). A THSC fajkomplexum képviselőinek pontos, fajsztíű azonosításához az izolátumok *cal1* (calmodulin) génjének egy szakaszát PCR módszerrel szaporítottuk fel a CMD5 és CMD6 primerek, az *rpb2* (RNS polimeráz B II. alegység) génjének egy szakaszát pedig a fRPB2-5F és fRPB2-7cR primerek használatával (**8. táblázat**, Hatvani és mtsai., 2019). A fragmentumok felsokszorozítását MJ Mini™ Personal Thermal Cycler (BIO-RAD, Hercules, California, USA) készülékkel végeztük. A reakciók sikerességének ellenőrzésére agaróz gélelektroforézist alkalmaztunk, ahol 1%-os agaróz gélen (lásd: DNS-kivonás) futtattuk meg a keletkezett PCR-termékeket. A futtatáshoz 5 µl PCR-terméket és 1 µl brómfenolkéket vittünk fel a gél zsebeibe. A minták futtatását 100 V feszültséggel végeztük 20 percig. A DNS-

amplikonok szekvenciáinak meghatározása külső szolgáltatás igénybevételével történt (Eurofinngonomics Tubeseq service, Bécs, Ausztria, Sanger-szekvenálás).

A reakcióelegy mintánként a következőket tartalmazta:

- 10 × Dream Taq Buffer + 20 mM MgCl₂ (Thermo Scientific, Vilnius, Litvánia) 2 µl
- 2 mM dNTP mix (Thermo Scientific, Vilnius, Litvánia) 2 µl
- 5 U/µl Dream Taq DNA Polymerase (Thermo Scientific, Vilnius, Litvánia) 0,1 µl
- forward primer (1 µM) 4 µl
- reverz primer (1 µM) 4 µl
- bidesztillált víz 7 µl
- DNS-kivonat 1 µl (10 µM)

4.3.3 DNS-szekvenciák elemzése és filogenetikai vizsgálatok

A kapott ITS-szekvenciák elemzéséhez az alábbi szoftvereket használtuk:

- *TrichOKEY* 2 (Hatvani és mtsai., 2017)
- NCBI Standard Nucleotide BLAST
(https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi?PROGRAM=blastn&PAGE_TYPE=BlastSearch&LINK_LOC=blasthome)
- ClustalX2 (<http://www.clustal.org/>)
- GeneDoc (<http://nrbsc.org/gfx/genedoc/>)

A THSC fajkomplexumba tartozó izolátumok fajszerű azonosítása az ITS-régió, valamint a *tef1*, *cal1* és az *rpb2* gének egyes fragmentumainak szekvenciaelemzése alapján történt. Az egylokuszos, kétlokuszos és multilokusz-szekvenciatisztázását (MLST) egyaránt Maximum Likelihood (ML) módszerrel végeztük a RAxML-NG v0.9.0 program (Kozlov és mtsai., 2019) segítségével, 1000 bootstrap ismétléssel. A többszörös szekvenciaillesztéseket a MAFFT v7.312 (Katoh és Toh, 2010) segítségével végeztük el, az E-INS-i opciót használva. Az

adathalmazt a *cal1* és *tef1* szekvenciák esetében exonokra és intronokra, míg az ITS-adathalmazt riboszomális DNS és ITS-régióra osztottuk fel. Az összekapcsolt adathalmazon a ModelTest-NG v0.1.4 (Darriba és mtsai., 2020) segítségével választottuk ki az egyes partíciókhoz legjobban illeszkedő modellt (**9. táblázat**), a korrigált Akaike információs

8. táblázat: Az azonosítás során alkalmazott primerek és hőmérsékletprofilok

Lókuszt	Primer	Hőmérséklet profil
Internal transcribed spacer (ITS)	ITS1 (forward) primer:	• 94 °C 2 perc; 1 ciklus
	5'-TCCGTAGGTGAACCTGCGG-3'	• 94 °C 30 másodperc, 48 °C 40 másodperc, 72 °C 40 másodperc; 35 ciklus
	ITS4 (reverz) primer:	• 72 °C 2 perc; 1 ciklus
	5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3' (White és mtsai., 1990)	
Transzlációs elongációs faktor 1α (<i>tef1</i>)	EF1-728F (forward) primer:	• 94 °C 2 perc – 1 ciklus
	5'-CATCGAGAAGTTCGAGAAGG-3'	• 94 °C 30 másodperc 56 °C 30 másodperc 72 °C 40 másodperc – 35 ciklus
	TEF-LLErev (reverz) primer:	• 72 °C 2 perc – 1 ciklus
	5'-AACTTGCAGGCAATGTGG-3' (Hatvani és mtsai., 2007)	
Kalmodulin (<i>cal1</i>)	CMD5 (forward) primer:	• 94 °C 1 perc – 1 ciklus
	5'- CCGAGTACAAGGARGCCTTC-3'	• 94 °C 30 másodperc 56 °C 30 másodperc 72 °C 30 másodperc – 30 ciklus
	CMD6 (reverz) primer:	• 72 °C 2 perc – 1 ciklus
	5'- CCGATRGAGGTCATRACGTGG-3' (Hong és mtsai., 2005)	
RNS polimeráz B alegység II (<i>rpb2</i>)	fRPB2-5F (forward) primer:	• 95 °C 5 perc – 1 ciklus
	5'-GAYGAYMGWGATCAY TTY GG-3'	• 95 °C 1 perc 55 °C 90 másodperc 72 °C 90 másodperc – 35 ciklus
	fRPB2-7cR (reverse) primer:	• 72 °C 7 perc – 1 ciklus
	5'- CCCATRGCT TGY TTR CCC AT-3' (Liu és mtsai., 1999)	

kritérium (AICc) alapján. A *T. aggressivum* törzsek alfajszintű azonosítását az ITS és *tef1* lokuszok alapján végeztük. A vizsgálatba bevont törzsek ITS és *tef1* szekvenciáit a MAFFT szoftver 7.453-as verziójának E-INS-i algoritmusával illesztettük (Katoh és Standley, 2013). Az illesztéseket egybefűztük, és partíciókra osztottuk. Az ITS-adatsort riboszomális DNS és köztes átíró régiókra, míg a *tef1* adatsort intron- és exonrégiókra osztottuk (**9. táblázat**).

9. táblázat Best fit evolutionary modellek a ModelTest-NG, RAXML-NG alapján

Genomi régió	Választott modell	Vizsgált fajok
<i>cal1</i> intron	TPM1uf+G4	THSC fajkomplexum
<i>cal1</i> exon	TIM1+G4	THSC fajkomplexum
riboszomális régió	TPM1uf+G4	THSC fajkomplexum
ITS régió	TPM2uf+G4	THSC fajkomplexum
<i>rpb2</i>	GTR+G4	THSC fajkomplexum
<i>tef1</i> intron	TIM2+G4	THSC fajkomplexum
<i>tef1</i> exon	TIM1+G4	THSC fajkomplexum
riboszomális DNS	JC+G4	<i>T. aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i>
ITS régió	HKY+F+G4	<i>T. aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i>
<i>tef1</i> exon	HKY+F+G4	<i>T. aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i>
<i>tef1</i> intron	K2P+G4	<i>T. aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i>

A *T. decipiens* és *L. fungicola* var. *fungicola* fajok filogenetikai elemzéséhez az IQ-TREE 1.6.12-es (Nguyen és mtsai., 2015) verzióját használtuk. Az analízis során az IQ-TREE szoftver beépített modellszelekcióját (Kalyaanamoorthy és mtsai., 2017) alkalmazva megállapítottuk az egyes partíciókhoz leginkább illeszkedő evolúciós modellt (**10. táblázat**), majd Maximum Likelihood analízist hajtottunk végre. Az adatsorhoz leginkább illeszkedő filogenetikai fa támogatottságát 5000 ismétléses Ultrafast bootstrap (Hoang és mtsai., 2018) segítségével állapítottuk meg.

10. táblázat. Az IQ-TREE szoftver egyes partíciókhoz tartozó evolúciós modelljei

Génszakasz	Evolúciós modell	Vizsgált fajok
<i>tef1</i> intron	TNe+G4	<i>T. decipiens</i>
<i>tef1</i> exon	TIM2+F+G4	<i>T. decipiens</i>
riboszomális régió	TIM2+F+G4	<i>L. fungicola</i> var. <i>fungicola</i>
ITS régió	K2P+G4	<i>L. fungicola</i> var. <i>fungicola</i>

A későbbi elemzésekhez a fajazonosítás eredményei alapján az egyes kimutatott fajokat, gazdagombákat és földrajzi helyeket megfelelően reprezentáló izolátumokat választottunk ki.

4.4. Mesterséges fertőzési kísérlet beállítása

A mesterséges fertőzési kísérlethez felhasznált alapanyagok (III. fázisú komposzt, friss takaró föld, zsákban tárolt, régi takaró föld) egy magyarországi gombatermesztő üzemből származtak. A vizsgálatot egy pincehelyiségben indítottuk el, melynek hőmérsékletét folyamatosan mértük. A termesztési alapanyagot 15×15×20 cm-es virágcserepekbe mértük ki, a következő kezelési terv alapján: 3 napos PDA (burgonyadextróz agar) táptalajon növesztett *T. decipiens* tenyészeteket steril desztillált vízzel lemostunk, majd összegyűjtöttük egy üvegbe. A kísérlet indításához (16 cserép fertőzéséhez) 32 Petri-csészét mostunk le. A szuszpenzió végtérfogata 300 ml volt, melyből alapos keverés után 15 ml szuszpenziót használtunk fel a micéliumtörmeléből komposzt, takaró föld, illetve primordiumok fertőzéséhez. A kísérleteket 4 párhuzamosban végeztük. A hőmérséklet változását a termesztés folyamán, illetve az alkalmazott kezeléseket a **11. táblázat** mutatja be. A kísérlet során egy terméshullám volt megfigyelhető, mely a 20. napon kezdődött, majd a 38. napon ért véget. Termőtestképzés elsőként a kezelt takaró földet, valamint a mesterségesen fertőzött primordiumokat tartalmazó cserepekben jelentkezett a 15. napon, melyeket a fertőzött komposztot tartalmazó, és a kontroll cserepek követtek a 16. napon.

11. táblázat. A termesztési kísérlet során fennálló hőmérsékleti viszonyok és a cserepenként alkalmazott kezelések.

Nap	Hőmérséklet	Kezelés
0.	19 °C	
1.	19 °C	öntözés 50 ml csapvízzel
2.	20 °C	öntözés 50 ml csapvízzel
3.	20,5 °C	
4.	19 °C	öntözés 50 ml csapvízzel
5.	19 °C	öntözés 50 ml csapvízzel
6.	19 °C	
7.	18 °C	mintavétel, öntözés 50 ml csapvízzel
8.	17 °C	mintatenyésztés, öntözés 50 ml csapvízzel
9.	18 °C	
10.	18 °C	öntözés 50 ml csapvízzel
11.	19 °C	öntözés 50 ml csapvízzel
12.	19 °C	

11. táblázat - folytatás

Nap	Hőmérséklet	Kezelés
13.	18 °C	öntözés 50 ml csapvízzel
14.	19 °C	mintavétel, öntözés csapvízzel
15.	19 °C	minta tenyésztés
16.	18 °C	öntözés 50 ml csapvízzel
17.	19 °C	öntözés 50 ml csapvízzel
18.	19 °C	
19.	18 °C	öntözés 50 ml csapvízzel
20.	19 °C	öntözés 50 ml csapvízzel, terméshullám kezdete
21.	19 °C	
22.	19 °C	
23.	19 °C	
24.	19 °C	
25.	19 °C	
26.	19 °C	öntözés 50 ml csapvízzel
27.	18 °C	öntözés 50 ml csapvízzel
28.	18 °C	
29.	19 °C	öntözés 50 ml csapvízzel
30.	18 °C	
31.	15 °C	öntözés 50 ml csapvízzel
32.	15 °C	
33.	14 °C	
34.	14 °C	
35.	13 °C	öntözés 50 ml csapvízzel
36.	13 °C	öntözés 50 ml csapvízzel
37.	12 °C	
38.	12 °C	öntözés 50 ml csapvízzel, terméshullám vége
39.	10 °C	
40.	9 °C	
41.	9 °C	
42.	4 °C	
43.	5 °C	
44.	4 °C	

4.5 A vizsgált gombatörzsek fiziológiai vizsgálata

4.5.1 Hőmérséklet növekedésre gyakorolt hatásának vizsgálata

A patogén törzsek (*Trichoderma*, *Hypomyces*, *Lecanicillium*) és a csiperkegomba növekedésének hőmérsékletfüggését PDA-táptalajon vizsgáltuk 20, 25 és 30 °C inkubációs hőmérsékleten. A törzseket 5 mm átmérőjű agarkorongok formájában oltottuk a táptalajra

PDA-n növesztett tenyészetekből, majd a csészéket az adott hőmérsékleteken inkubáltuk 3-7 napon keresztül. A kísérleteket 2 párhuzamos alkalmazásával végeztük, az inkubáció után vonalzó segítségével lemértük a létrejött telepek átmérőjét, és kiszámoltuk a telepátmérő-növekedés mértékét (mm/nap).

4.5.2 A pH növekedésre gyakorolt hatásának vizsgálata

A gombatörzsek pH-függésének vizsgálatához élesztő-glükóz táptalajt használtunk (5 g/L élesztőkivonat, 10 g/L glükóz, 10 g/L agar, desztillált víz). A pH-értékek beállításához McIlvaine A (35,59 g/L $\text{Na}_2\text{HPO}_4 \times 2\text{H}_2\text{O}$, desztillált víz) és McIlvaine B (21,01 g/L citromsav $\times 2\text{H}_2\text{O}$, desztillált víz) pufferoldatokat alkalmaztunk (McIlvaine, 1921). A 2-es, 4-es, 6-os és 8-as pH-értékekre beállított táptalajokra 5 mm átmérőjű agarkorongokat, PDA-n növesztett tenyészetekből helyeztünk három párhuzamosban. Friss micéliumot alkalmaztunk, amit a *Trichoderma* törzsek esetében 2 napos telepek, míg a *Lecanicillium*, *Hypomyces* és *Agaricus* törzsek esetében 5 napos telepek széléről vágunk. A csészéket termosztátban, 25 °C-on inkubáltuk. A telepátmérők leolvasását *Trichoderma* törzsek esetében 1 nap, *Hypomoces odoratus* törzseknél 2 nap, míg *Lecanicillium*, *Hypomyces perniciosus* és *Agaricus bisporus* törzseknél 5 nap után végeztük el.

4.5.3. A vízaktivitás növekedésre gyakorolt hatásának vizsgálata

A vizsgálat során élesztő-glükóz táptalajt egészítettünk ki 1% ($a_w=0,991$), 2% ($a_w=0,980$), illetve 5% ($a_w=0,968$) NaCl-dal. A különböző sókoncentrációjú táptalajokra 5 mm átmérőjű agarkorongokat helyeztünk, három párhuzamosban. Az alkalmazott törzsek leoltása, valamint az eredmények leolvasása a **4.5.2. szakaszban** leírtak alapján történt.

4.5.4. A tápközeg növekedésre gyakorolt hatásának vizsgálata in vitro körülmények között

A tápközeg növekedésre gyakorolt hatásának vizsgálata során PDA, élesztő-glükóz (ÉG) és malátakivonatos (MEA) táptalajokat alkalmaztunk. A leoltás során 5 mm átmérőjű agarkorongokat helyeztünk az egyes táptalajokra, melyet PDA-n növesztett telepekből vágunk, három párhuzamosban. A csészéket 25 °C-on inkubáltuk. Az alkalmazott törzsek és eredményeik leolvasása a **4.5.2 szakaszban** leírtak szerint történt. A különböző tápközégek hatására bekövetkező mikro- és makromorfológiai változásokat Zeiss Stemi-K-LAB-305

(sztereomikroszkóppal Carl Zeiss AG, Jéna, Németország) 10 × és 40 ×, valamint Zeiss AxioLab FL8/AxioCam ERc5s fénymikroszkóppal (Carl Zeiss AG, Jéna, Németország) 200 × nagyításban követtük nyomon.

4.5.5 Szénforrás-hasznosítási vizsgálatok

A törzsek szénforrás-hasznosítását csészés, illetve BIOLOG-módszerrel is tanulmányoztuk. A csészés kísérletek során minimál táptalajt (0,5% (NH₄)₂SO₄, 0,1% KH₂PO₄, 0,05% MgSO₄, 1,5% agar, desztillált víz) alkalmaztunk, amelyet egyedüli szénforrásonként a vizsgálandó vegyületekkel egészítettünk ki 0,2 m/m%-os koncentrációban. A vizsgálat során 91 szénforrást alkalmaztunk (**Függelék, F1. táblázat**). Pozitív kontrollként a D-(+)-glükózt, míg negatív kontrollként szénforrásmentes alaptáptalajt használtunk (Vágvolgyi és mtsai., 1996). A gombatörzsek táptalajra oltása, az inkubáció és az eredmények regisztrálása az **4.5.1 szakaszban** leírtak szerint történt 2 párhuzamos alkalmazásával.

A Biolog Phenotype MicroArray technika (Biolog Inc., Hayward, CA) *Trichoderma* törzsekre optimalizált változatának (Druzhinina és mtsai., 2006; Friedl és mtsai., 2008; Atanasova és Druzhinina 2010) alkalmazása során a vizsgált gombatörzseket 3%-os maláta kivonat-agaron tenyésztettük szórt nappali fényben, 25 °C-on, 5 napig. Az érett konídiumokat steril, megnedvesített fültisztító pálcával gyűjtöttük össze, és 16 ml BIOLOG FF inokulációs oldatban (0,25% Phytigel, 0,03% Tween 40) szuszpendáltuk eldobható boroszilikát csövekben (20 × 150 mm). A spóraszuszpenziót 5 másodpercig vortexeltük, majd 70%-os transzmisszióra állítottuk be 590 nm-en. Ezt követően 90 µl konídiumszuszpenziót adagoltunk a szénforráshasznosítás vizsgálatára szolgáló 96-lyukú BIOLOG FF mikrolemezek minden mintahelyére. A mikrolemezeket sötétben, 30 °C-on inkubáltuk, és a micéliumnövekedés mérése céljából 24, 48, 72, 96, 120, 144 és 168 óra után mikrotiterlap-leolvasó (BIOLOG Inc., Hayward, CA, USA) segítségével meghatároztuk az OD₇₅₀-értékeket. Minden egyes törzset legalább három független kísérletben elemeztünk, külön-külön előkészített oltóanyag felhasználásával. A fotometriás eredmények három párhuzamosának értékeiből átlagot számítottunk, majd szórásértékeikkel együtt vonaldiagramon ábrázoltuk őket.

További vizsgálatokat végeztünk csészés kísérletben vanillin, csersav, N-metil-D-glükamid, 3-O-metil-D-glükopiranozid és L-lizin szénforrásokkal 0,2% koncentrációban, 0,2% glükóz jelenléte mellett a szénforrások esetleges gátló hatásának megállapítása céljából. Ahol teljes gátlás mutatkozott, tovább vizsgáltuk a vegyületeket 0,1, 0,05 és 0,025 % koncentrációban,

0,2% glükóz jelenlétében. A csészék közepére a vizsgált törzsekből 5 mm átmérőjű agarkorongot helyeztünk PDA-n növesztett tenyészetekből 3 párhuzamosban. Az eredmények kiértékelése a telepátmérők lemerésével történt.

A szénforrás-hasznosítási vizsgálatokat a GraphPad Prism v8.3.0 (GraphPad Software Inc., San Diego, CA, USA) szoftver segítségével értékeltük ki. A szignifikancia-értékek meghatározásához kétutas ANOVA-analízist hajtottunk végre.

4.5.6 Patogén penészgombák termesztett gombákkal szembeni agresszivitásának vizsgálata

A *Trichoderma*, *Hypomyces* és *Lecanicillium* törzsek termesztett gombákkal szembeni agresszivitását *in vitro* konfrontációs kísérletekkel vizsgáltuk. A Szekeres és munkatársai (2006) által kidolgozott, gombakártevő *Trichoderma* törzsekre adaptált protokollt alkalmaztuk kisebb módosításokkal. A gombatelepek (*A. bisporus* SZMC 23395, *P. ostreatus* SZMC 23392, *L. edodes* SZMC 24442) növekedési zónájából kivágott, 5 mm átmérőjű agarkorongokat 9 cm átmérőjű Petri-csészék középpontjától 3 cm távolságra, PDA-táptalajra oltottuk. A *Trichoderma* izolátumokat ugyanígy oltottuk le a lemezekre a csésze középpontjától 3 cm-re, ellentétes irányban az *A. bisporus* esetében 7, a *P. ostreatus*, illetve a *L. edodes* esetében pedig 3 napos, 25 °C-on történő inkubáció után. A termesztett gombákra nem patogén *T. reesei* SZMC 22614 törzset negatív kontrollként, míg a *T. aggressivum* f. *agressivum* SZMC 23834, illetve a *T. pleuroticola* SZMC 23033 izolátumokat *A. bisporus*, illetve *P. ostreatus* és *L. edodes* esetében pozitív kontrollként használtuk. A kísérleteket 2 ismétlésben végeztük. A lemezeket 7 napos, 25 °C-on történő együtnövesztés után lefényképeztük, és a képeket az IrfanView v3.95 szoftverrel dolgoztuk fel. Az agresszivitási index (AI, %) értékeit a gombakoloníák által elfoglalt területekből számoltuk ki egy korábban kifejlesztett, képelemzésen alapuló értékelési módszerrel (Szekeres és mtsai., 2006), a következő képlet alapján:

$$AI = \frac{\text{patogén által elfoglalt terület}}{\text{teljes terület (patogén és termesztett gomba)}} \times 100$$

A kapott adatok statisztikai elemzését az R (4.0.3 verzió; <https://www.r-project.org/>) és az RStudio Desktop (1.3.1093 verzió; <http://www.rstudio.com/>) szoftverek segítségével végeztük. A statisztikai tesztek alkalmazása előtt ellenőriztük a parametrikus tesztek feltételeit, mint a maradékok normális eloszlását és a homoszkedaszticitást (hasonló szórások minden

csoportban). Azokat a változatokat, amelyek nem feleltek meg a parametrikus tesztek említett feltételezéseinek, az ANOVA nem-parametrikus alternatívájával, a Kruskal-Wallis-tesztel elemeztük. Minden szignifikáns ANOVA-eredményt ($p < 0,05$) további post-hoc páronkénti összehasonlításoknak vetettük alá (Tukey HSD - honestly significant difference - teszt). Az adatokat 2 ismétlés átlaga \pm szórás formájában adtuk meg. Az agresszivitást magasnak, közepesnek és alacsonynak tekintettük, ha az AI-értékek >85 , $60-85$, illetve <60 voltak.

4.6 A vizsgált gombatörzsek elleni védekezési lehetőségek vizsgálata

4.6.1 Fungicidek növekedésre gyakorolt hatásának vizsgálata

A csiperkegomba-patogén izolátumok érzékenységét a Harvinta (BASF S.E., Ludwigshafen, Németország; hatóanyag: metrafenon, 500 g/l) és a Sporgon 50 WP (BASF Agro B.V., Zürich Branch, Svájc; hatóanyag: prokloráz, 461 g/kg) kereskedelmi forgalomban kapható fungicidekkel szemben ezen hatóanyagokkal kiegészített PDA-táptalajon vizsgáltuk makrodilúciós módszerrel. A Harvinta és a Sporgon 50 WP micéliumnövekedésre gyakorolt hatását 32, 16, 8, 4, 2 és 1 mg/l koncentrációkban vizsgáltuk, összehasonlítva a fungicidet nem tartalmazó kontrollokkal. A *Trichoderma*, *Hypomyces* és *Lecanicillium* törzseket a **4.5.1 fejezetben** leírtak alapján oltottuk le a lemezek közepére, 3 ismétlésben. A *Hypomyces perniciosus* és a *Lecanicillium* törzsek esetében 7 napos, míg a *Hypomyces odoratus* és *Trichoderma*, törzsek esetében 3 napos, 25 °C-on történő inkubáció után megmértük a telepek sugarát, és a növekedésgátlás mértékét (gátlási index, GI, %) az alábbi képlet segítségével számoltuk ki:

$$GI = 100 - (r_f / r_c \times 100)$$

ahol r_f a különböző koncentrációjú fungicidek jelenlétében megjelent telepek sugara, míg r_c a kontroll csészéken mért telepek sugara. A kapott adatok statisztikai elemzését az R (4.0.3 verzió; <https://www.r-project.org/>) és az RStudio Desktop (1.3.1093 verzió; <http://www.rstudio.com/>) szoftver segítségével végeztük. Az adatokat 3 ismétlés átlaga \pm standard eltérés (SD) formájában adtuk meg.

4.6.2 *Aureobasidium pullulans* izolátumok patogén gombákkal szembeni antagonista képességének vizsgálata

Az Eszterházy Károly Katolikus Egyetem Élelmiszertudományi és Borászati Tudásközpontja (Eger) által rendelkezésünkre bocsátott 3 *Aureobasidium pullulans* izolátum (Y37, Y43, Y60) csiperkekártevő penészgombákkal szembeni esetleges antagonista képességét a Roberti és munkatársai (2019) által leírt módszerrel vizsgáltuk. A kettős tenyésztési kísérletben minden egyes termesztett gomba-, illetve *Trichoderma*, *Hypomyces* és *Lecanicillium* törzset külön-külön tenyésztettük az egyes élesztőtörzsekkel 9 cm átmérőjű PDA-lemezeken. Minden egyes lemezre a termesztett gombák vagy a patogén törzsek 7 napos kolóniájából származó, 6 mm átmérőjű micéliumkorongot oltottunk le a lemez szélétől 30 mm távolságra. Az *A. pullulans* tenyészetekből inokulumot (100 µl, 10^8 sejt/ml) készítettünk 1,5 mL-es eppendorf csőben. A 48 órás NYDA (Nutrient Yeast Dextrose Agar: élesztőkivonat 2 g/l, glükóz 5 g/l, húspepton 5 g/l, húskivonat 3 g/l, agar 15 g/l, desztillált víz; pH=6,8) táptalajon lévő kolóniából származó anyagot steril oltókacccsal 30 mm-re a csésze peremétől és 30 mm-re az agarkorongtól oltottuk le (Di Francesco és mtsai., 2019). A kontroll lemezekre csak termesztett gombát vagy patogén gombát oltottunk le. A lemezeket 25 °C-on inkubáltuk sötétben 3 napig, majd a gombatelepek sugarát megmértük az agarkorong közepétől az élesztőtelep irányában. A vizsgálatokat 3 párhuzamosban végeztük el.

4.6.3 *Aureobasidium pullulans* törzsek által termelt illékony vegyületek patogén gombákkal szembeni gátló hatásának vizsgálata

Az *A. pullulans* törzsek által termelt illékony vegyületek gátló hatásának vizsgálatára a Roberti és munkatársai (2019) által közölt technikát alkalmaztuk. Az *A. pullulans* törzsek fiziológiás sóoldatban (0,9% NaCl) készített, 10^8 sejt/ml koncentrációjú szuszpenziójából 100 µl mennyiséget szélesztettünk NYDA táptalajra, majd a csészéket 48 órán keresztül inkubáltuk 25 °C-on. A patogén gombatörzseket PDA-táptalajra oltottuk a **4.5.1 szakaszban** bemutatott agarkorongmódszer segítségével, és a csészéket összefordítottuk úgy, hogy a patogén izolátumot tartalmazó csészealj alul, az *Aureobasidium* törzset tartalmazó csészealj pedig felül helyezkedett el. Az így összeállított két csészealjat parafilmmel zártuk le, majd 25 °C-on inkubáltuk 3-7 napon keresztül. Az inkubálás után a telepátmérőket vonalzó segítségével olvastuk le, majd az adatokat mm/nap értékben adtuk meg.

5. EREDMÉNYEK ÉS MEGVITATÁSUK

5.1 A vizsgált törzsek faj- és alfajszintű azonosításának eredményei

A munka céljára izolált, illetve beszerzett gombatörzseket a **7. táblázat** foglalja össze.

5.1.1 *Trichoderma aggressivum* f. *aggressivum*: geográfiai expansió és gazdakör-bővülés

A vizsgált törzsek közül az ITS-vonalkódon alapuló azonosítás eredményei szerint 9 izolátum bizonyult a csiperke termesztésében zöldpenészes megbetegedést okozó fajként ismert *T. aggressivum* képviselőjének (**7. táblázat, Függelék, F2. táblázat**). A *T. aggressivum* törzsek alfajszintű azonosítására ITS- és *tefl*-szekvenciákon alapuló filogenetikai elemzést végeztünk annak megállapítása céljából, hogy az általunk vizsgált izolátumok a szakirodalomból európai alfajként ismert *T. aggressivum* f. *europaeum* (Samuels és mtsai., 2002, Hatvani és mtsai., 2007) képviselői-e (**4. ábra**). Eredményeink alapján azonban valamennyi izolátum a szakirodalomból észak-amerikai alfajként ismert *T. aggressivum* f. *aggressivum*-nak bizonyult (Samuels és mtsai., 2002).

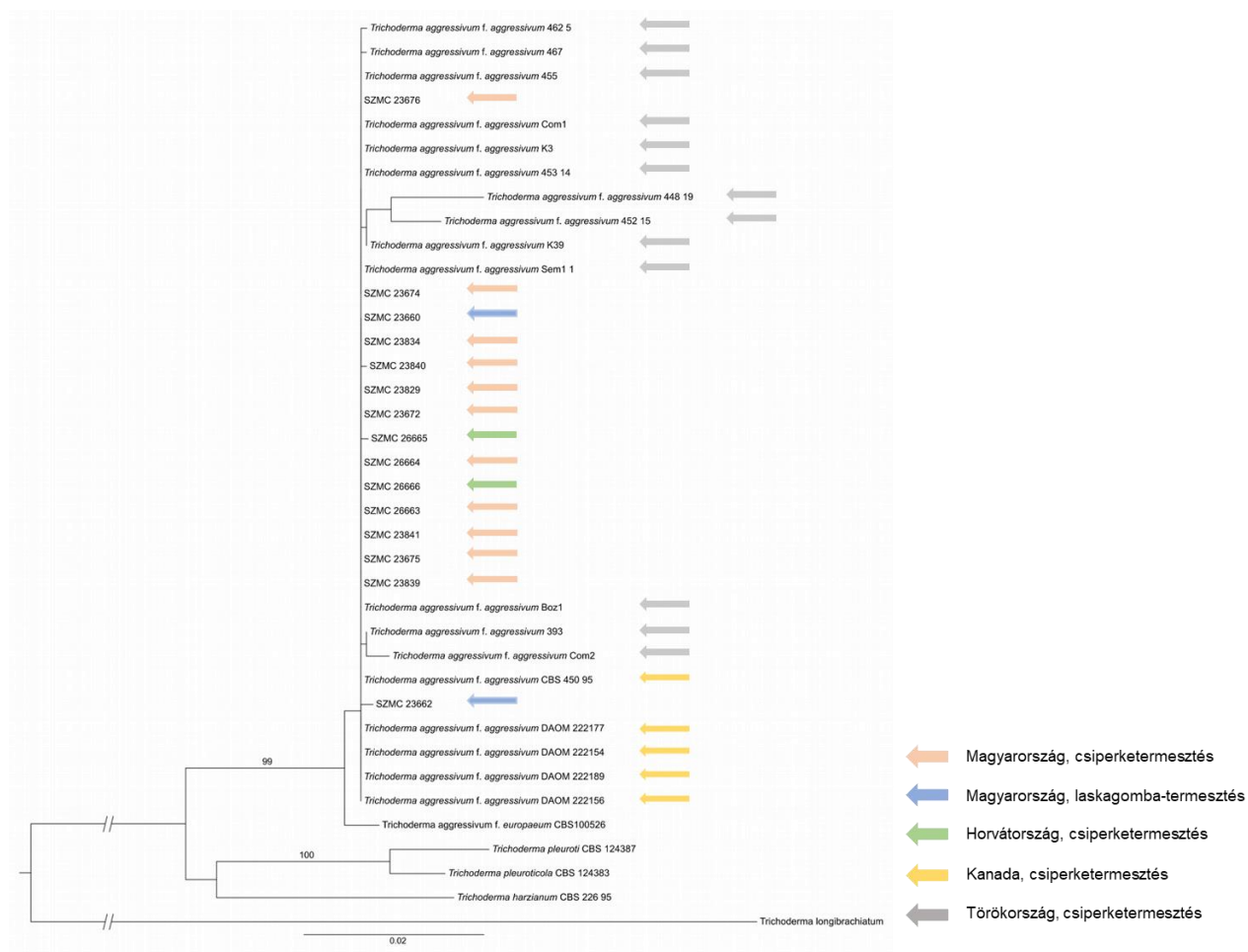
Kilenc izolátum Dr. Geösel Andrásról (Szent István Egyetem, Zöldség- és Gombatermesztési Tanszék) származott (**7. táblázat**), aki 2015-ben egy közép-magyarországi és egy észak-magyarországi csiperketermesztő üzemben szokatlanul agresszív, közel 100%-os termés kiesést okozó zöldpenészes fertőzéseket észlelt (**Függelék, 1. ábra**). A közép-magyarországi (komposzt: SZMC 23834, SZMC 23675, SZMC 23676; takaró föld: SZMC 23672, SZMC 23673, SZMC 23674) és észak-magyarországi (SZMC 23839, SZMC 23840, SZMC 23841) izolátumok egyaránt *T. aggressivum* f. *aggressivum*-nak bizonyultak, elsőként igazoltuk tehát a csiperke-zöldpenész észak-amerikai alfájának európai megjelenését (Hatvani és mtsai., 2017).

A kimutatott *T. aggressivum* f. *aggressivum* egy izolátumának (SZMC 23834) csiperke-patogenitását Geösel András és kollégái igazolták (Hatvani és mtsai., 2017). Hat 2 kg-os, III. fázisú komposzttal töltött termesztőzsákot beoltottak a *T. aggressivum* f. *aggressivum* SZMC 23834 jelű törzsével. A konídium-szuszpenziókat (10^6 konídium ml^{-1} , 50 ml/termesztőzsák) takarás előtt alaposan bekeverték a komposztba, illetve a termőtestfejlődés primordium-fázisában a takaró földre permetezték, kontrollként hat oltatlan zsákot alkalmazva. Kereskedelmi termesztési protokoll alkalmazása mellett, 12 nappal az SZMC 23834-es jelű törzsszel történt beoltás után a komposzt szinte fekete volt, látható csiperkemicélium nélkül, míg 14 nappal a leoltás után zöld foltok voltak kimutathatók a komposztban és a takaró földön is. A mesterségesen beoltott zsákokban gátlódott a termőtest érett gombává történő fejlődése. A

fejletlen termőtesteket mélybarna foltok borították, míg az oltatlan zsákokon fejlődő termőtestek egészségesek maradtak. A komposzt fertőzése 100%-os termés kiesést, a takaróföld fertőzése pedig 50%-os termőtestszám-vesztést eredményezett (Hatvani és mtsai., 2017). A kórokozót a beoltott komposzt- és takaróföld-mintákból egyaránt sikerült visszaizolálni, és 10 izolátumot ITS-szekvencia-elemzéssel *T. aggressivum* f. *aggressivum*-ként azonosítottunk (Hatvani és mtsai., 2017).

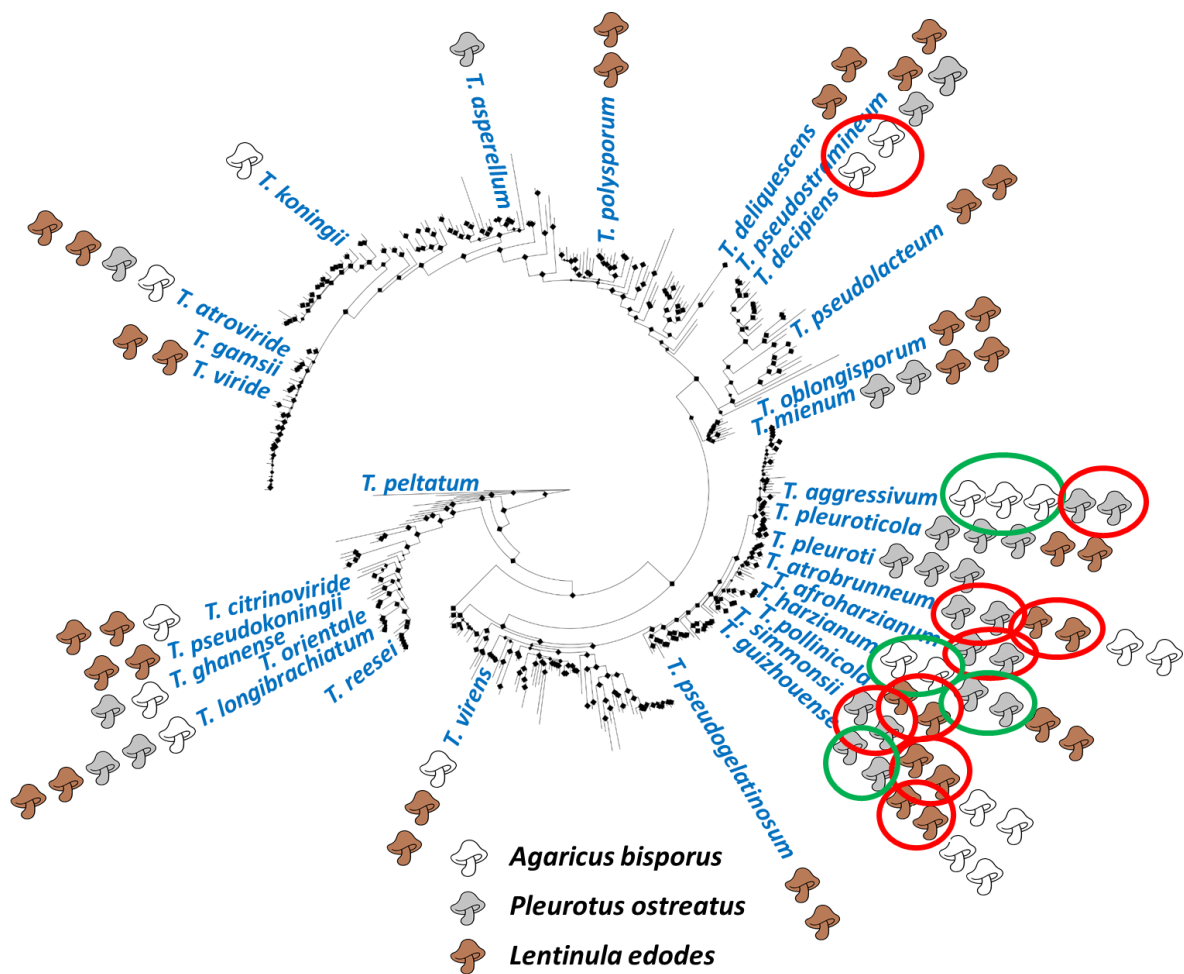
Az ezt követő időszakban további 29 *T. aggressivum* törzset (SZMC 23671 – SZMC 23679, SZMC 23829 – SZMC 23848) izoláltunk az érintett, észak-magyarországi gombatermesztő üzem csiperketermesztő házaiból 2017-ben, két törzset pedig Horvátországból (SZMC 26665 és SZMC 26666) 2017-ben, valamennyi *T. aggressivum* f. *aggressivum*-nak bizonyult. Az általunk izolált törzsek a korábban izolált, észak-amerikai alfajba tartozó törzsektől nem különülnek el (**4. ábra**). A *T. aggressivum* f. *aggressivum* geográfiai expanziójára további bizonyítékot szolgáltatott Aydoğdu és munkatársai (2020) Törökországból. Ezen felül egy lengyelországi tanulmányban (Błaszczyk és mtsai., 2011) közölt, *T. aggressivum*-ként azonosított törzsek ITS-szekvenciáinak retrospektív BLAST-elemzésével egyes, Poznań-ban gombakomposztból izolált törzseket (AN 208, AN209,) valamint a Turek, Człuchów, Pila, Skierniewice lengyelországi falvakból izolált törzseket (AN 582, AN 583, AN 584, AN 587) *T. aggressivum* f. *aggressivum*-ként azonosítottunk, ami arra utal, hogy az észak-amerikai alfaj a magyarországi detektálásánál korábban kerülhetett be Európába. A *T. aggressivum* f. *aggressivum* európai megjelenése feltételezésünk szerint a gombacsíra Észak-Amerikából Európába történő importjával magyarázható.

További jelentős eredményünk, hogy 5, zöldpenészes fertőzés által sújtott laskagomba-termesztésből származó izolátumot (SZMC 23660 - SZMC 23664) szintén *T. aggressivum* f. *aggressivum*-ként azonosítottunk (**5. ábra**). Az izolátumok annak a gombatermesztő üzemnek a laskagomba-termesztő részlegéből származnak, ahol egyidejűleg a csiperke termesztésében *T. aggressivum* f. *aggressivum* által okozott zöldpenész-fertőzés jelentkezett. A *T. aggressivum* f. *aggressivum* tehát a laskagomba termesztésében is képes problémákat okozni, melynek általunk azonosított kockázata, ha egy termesztőhelyen egyidejűleg zajlik a csiperke és a laskagomba termesztése. A *T. aggressivum* európai alfaja is képes lehet a csiperkétől eltérő gazdagombát fertőzni, amit Sobieralski és munkatársai (2010) mesterséges fertőzéssel igazoltak ördögszekér-laskagombán (*P. eryngii*).



4. ábra: A gombatermesztő létesítmények zöldpenésszel fertőzött mintáiból izolált *Trichoderma aggressiveum* törzsek filogenetikai helyzete a konkatenált ITS- és *tef1*-szekvenciák maximum-likelihood analízise alapján. Az ágak feletti számok az ultra fast bootstrap-értékeket jelölik, csak a 95%-nál magasabb értékek szerepelnek. A dolgozatban azonosított törzsek és a referenciatörzsek szekvenciáinak NCBI GenBank azonosítói a

Függelék F3. és F4. táblázatában található.



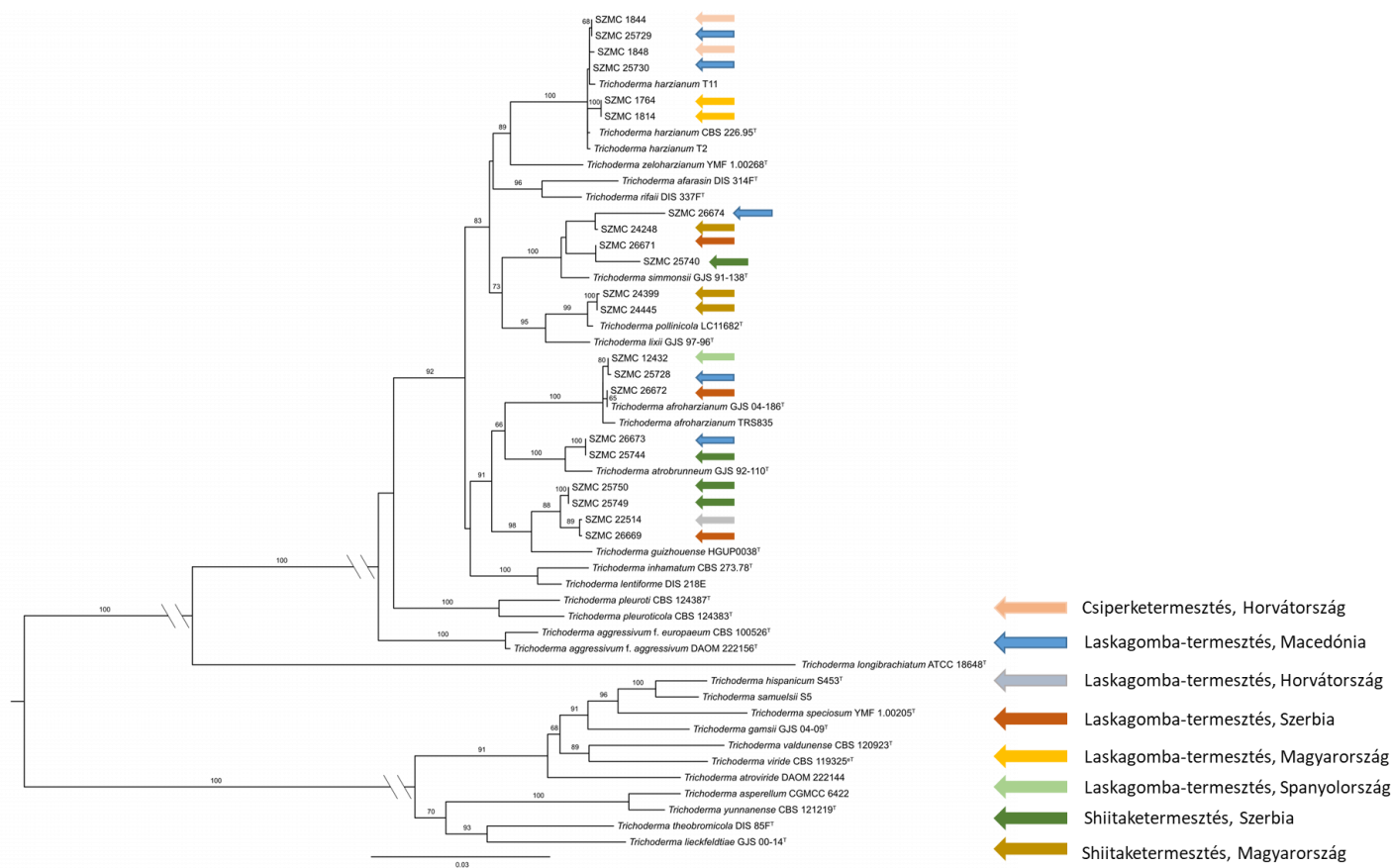
5. ábra: A gombatermesztésben detektált *Trichoderma* fajok rendszertani helyzete. A különböző színű gombaszimbólumok eltérő gazdagombákat jelölnek. Az azonos színű szimbólumok száma az adott gomba jelentőségét tükrözi (egy szimbólum: termesztési szubsztrátumban kimutatott; két szimbólum: zöldpenész kórokozójaként azonosított; három szimbólum: járványos kitöréseket okozott). Az ellipszis alakú kiemelések a jelen dolgozatban igazolt asszociációkat jelölik: a zöld szín a szakirodalomból már ismert kapcsolatokat, a piros szín pedig a dolgozat eredményei alapján azonosított asszociációkat jelöli. Az ábra alapját képező Bayes-fa az *rpb2* gén 808 nukleotidjának az NCBI GenBankban megtalálható 349 szekvencia illesztése alapján készült (Kai és mtsai., 2020), a 0,94 feletti poszterior valószínűséggel támogatott csomópontokat fekete rombuszok jelölik.

Eredményeink alapján az utóbbi időben Európában (Magyarország - Hatvani és mtsai., 2017; Horvátország) és Kis-Ázsiában (Törökország - Aydoğdu és mtsai., 2020) izolált *T. aggressivum* f. *aggressivum* törzsek nem különülnek el a korábbi észak-amerikai izolátumoktól (**4. ábra**).

Egy érdekes aspektusa a *T. aggressivum*-nak, hogy Sánchez-Montesinos és munkatársai (2020) az európai alfaj biostimuláns hatását igazolták paradicsom- és paprikanövényekben, palántanevelésben és üvegházi körülmények között. A Ta2-ről azt is leírták, hogy sóstressz alatt serkenti a dinnyepalánták növekedését, és képes csökkenteni a palánták *Pythium ultimum* által okozott betegségének súlyosságát (Sánchez-Montesinos és mtsai., 2019). A fentiek ellenére sem javasoljuk ennek a termesztett gombákra agresszív, zöldpenészes fertőzéseket okozó *Trichoderma* fajnak a biológiai védekezési célokra történő mezőgazdasági felhasználását, mert az a gombatermesztőkre nézve jelentős kockázattal járhat (Kredics és mtsai., 2022).

5.1.2 A *Trichoderma harzianum* fajkomplexumba tartozó fajok szerepe a zöldpenész-fertőzésekben

Összesen 21 olyan *Trichoderma* törzset vizsgáltunk, melyek különböző európai országokban található, *A. bisporus*-, *P. ostreatus*- és *L. edodes*-termesztő üzemek zöldpenészes tüneteket mutató mintáiból származnak (**7. táblázat**). ITS-szekvenciáik alapján eredetileg a *Trichoderma harzianum* fajkomplexumba (THSC) soroltuk őket, azonban az izolátumok ITS, *tef1*, *cal1* és *rpb2* szekvenciáinak MLST-elemzése során különböző fajokként lettek azonosítva (**6. ábra**). A *T. harzianum sensu stricto* volt az egyetlen faj, amely mind Magyarországon, mind Horvátországban az *A. bisporus*-hoz társult, és egy észak-macedóniai *P. ostreatus* termesztő gazdaságban is előfordult. A laska- és shiitake-termesztésből származó mintákban a *T. atrobrunneum*, a *T. guizhouense* és a *T. simmonsii* volt kimutatható a különböző országokban. A *T. afroharzianum* a földrajzi elhelyezkedéstől függetlenül a *P. ostreatus* termesztési körülményeit részesítette előnyben, míg a *T. pollinicola*-t kizárólag egy magyarországi shiitake-termesztő gazdaságban mutattuk ki.

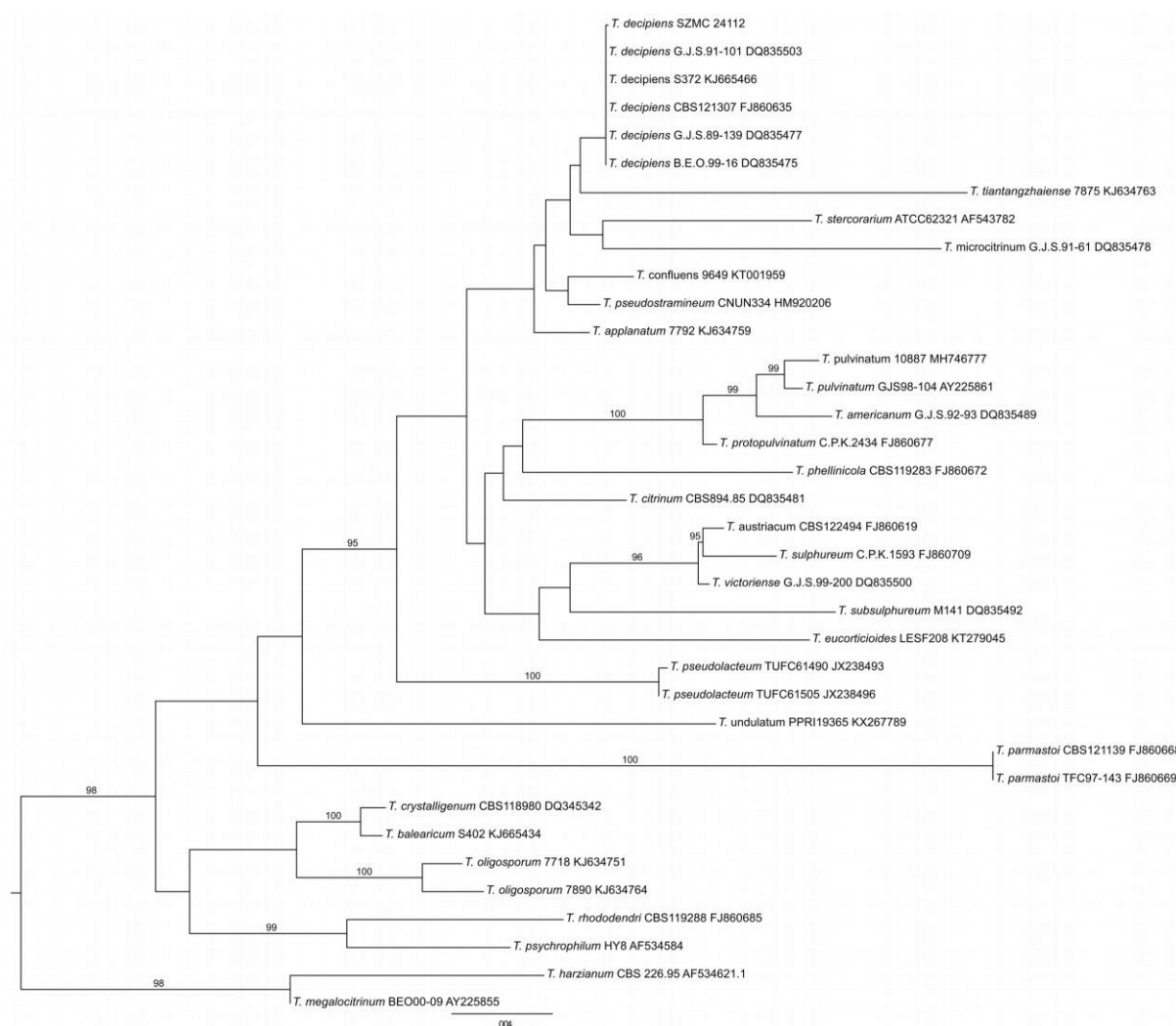


6. ábra. A gombatermesztő létesítmények zöldpenésszel fertőzött mintáiból izolált, *Trichoderma harzianum* fajkomplexumba tartozó törzsek filogenetikai helyzete a konkatenált ITS, *tef1*, *rpb2* és *cal1* szekvenciák maximum-likelihood analízise alapján. T=ex-típus, eT=ex-epitípus. Az ágak feletti számok a bootstrap-értékeket jelölik, csak a 70%-nál magasabb értékek kerültek feltüntetésre. A dolgozatban azonosított törzsek és a referenciatörzsek szekvenciáinak NCBI GenBank azonosítói a **Függelék 3. és 4. táblázatában** találhatóak.

Vizsgálatunk kimutatta, hogy a *Trichoderma harzianum* fajkomplexumhoz tartozó további fajok széles köre is képes zöldpenészes tüneteket okozni a különböző ehető gombák termesztésében. A *T. harzianum sensu stricto* kizárólagos jelenlétét horvátországi csiperkeüzem fertőzött mintáiban és a magyarországi *A. bisporus* termesztésben mutattuk ki, megerősítve Hatvani és munkatársai (2007, 2012) korábbi eredményeit. Sőt, Észak-Macedóniában laskagombatermesztésből is kimutattuk a fajt. A *T. harzianum* által okozott, különböző termesztett ehető gombákat (pl. *Pleurotus* spp., *A. bisporus*, *L. edodes*, *Flammulina velutipes* (Curtis) Singer, *Ganoderma lucidum* (Curtis) P. Karst., *Volvariella volvacea* (Bull.) Singer és *Calocybe indica* Purkay. & A. Chandra) érintő zöldpenész-betegségekről számos tanulmányban beszámoltak (Błaszczuk és mtsai., 2013; Miyazaki és mtsai., 2009, Wang és mtsai., 2006, Choi és mtsai., 2003, Park és mtsai., 2005, Singh és mtsai., 2006, Kim és mtsai., 2008, Błaszczuk és mtsai., 2011, Kosanović és mtsai., 2013, Kim és mtsai., 2016). A fent említett vizsgálatokban azonban a *Trichoderma* izolátumokat morfológiai jellemzők, illetve ITS- vagy *tefl*-szekvenciák alapján azonosították. A THSC-be tartozó fajok pontos megkülönböztetésének biztosítása érdekében több molekuláris marker, például a *cal1*, *rpb2* vagy *chi18-5* (kitináz 18-5) szekvenciák elemzése javasolható. Oskiera és munkatársai (2015) több-lokuszos megközelítéssel a THSC több tagját (*T. harzianum sensu stricto*, *T. cf. harzianum*, *T. atrobrunneum* és *T. simmonsii*) azonosították lengyel gombafarmokon gyűjtött mintákban, míg a *T. harzianum*-ot *A. bisporus*-on Törökországban (Aydoğdu és mtsai., 2020) és a koreai shiitake-termesztésben is megtalálták (Kim és mtsai., 2012). A *T. harzianum*-on kívül a zöldpenészes laskagomba-mintákban a *T. afroharzianum*, *T. atrobrunneum*, *T. guizhouense* és *T. simmonsii* törzseit, míg a shiitake-termesztésben a *T. atrobrunneum*, *T. guizhouense*, *T. simmonsii* és *T. pollinicola* törzseit találtuk. Elemzéseink eredményeként az SZMC 25749 és az SZMC 25750 THSC izolátumokat *T. guizhouense*, az SZMC 26672 izolátumot pedig *T. afroharzianum* (Luković és mtsai., 2020) fajokként azonosítottuk. A *T. atrobrunneum*, a *T. simmonsii* és a *T. guizhouense* előfordulását a gombatermesztésben már dokumentálták (Oskiera és mtsai., 2015, Innocenti és mtsai., 2019, Grujić és mtsai., 2019, Sun, 2019), azonban legjobb tudomásunk szerint a *T. afroharzianum* és a *T. pollinicola* fajokról eddig nem tudósítottak a gombák zöldpenészes megbetegedésével összefüggésben.

5.1.3 A *Trichoderma decipiens* megjelenése a csiperke termesztésében

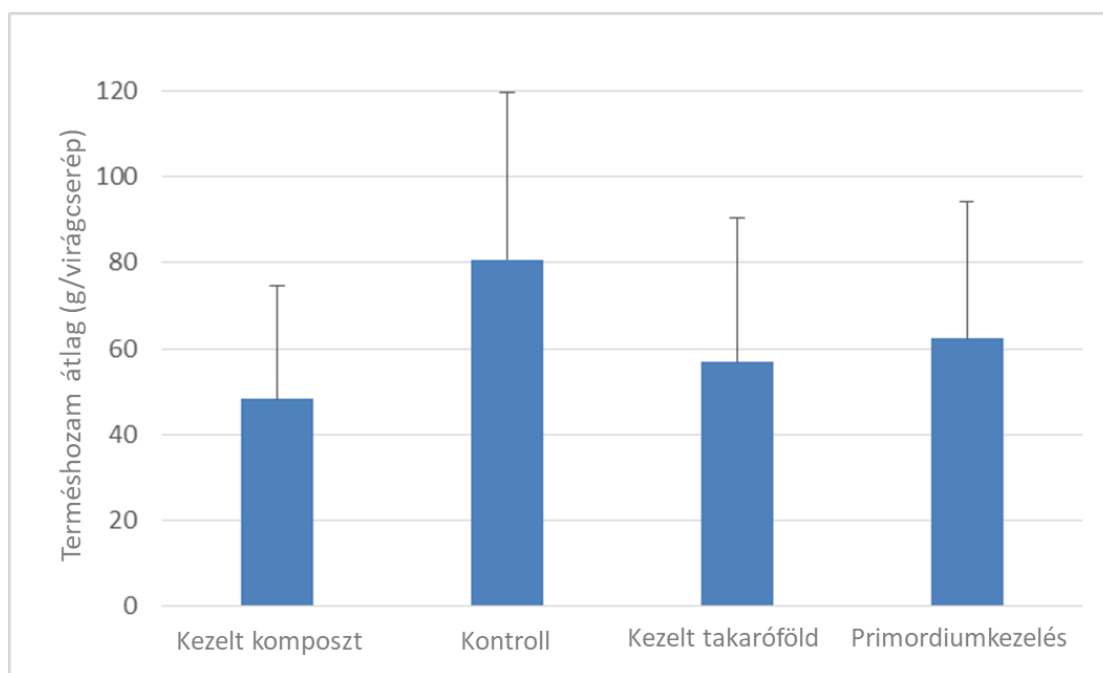
Geösel András (Szent István Egyetem, Zöldség- és Gombatermesztési Tanszék) 2017-ben szokatlan, fehérpenészes fertőzésre lett figyelmes egy magyarországi csiperketermesztő üzemben. A Geösel András általa izolált törzseket (SZMC 24111, 24112, **7. táblázat**) ITS-vonalkód alapján a *Hypocreum* kládba tartozó *T. decipiens*-ként azonosítottuk (**Függelék, F2. táblázat**), melyet *tef1*-alapú filogenetikai elemzéssel is megerősítettünk (**7. ábra**). A *Hypocreum* kládból tudomásunk szerint ez az első faj, amely gombatermesztésben okozott kártétellel hozható összefüggésbe. Ennek a fajnak eddig csak kevés törzse ismert: fakéregről



7. ábra: A csiperke (*Agaricus bisporus*) termesztéséből izolált *T. decipiens* (Hypocreanum klád) filogenetikai helyzete a *tef1*-szekvenciák maximum-likelihood analízise alapján. Az ágak feletti számok az ultra fast bootstrap-értékeket jelölik, csak a 95%-nál magasabb értékek szerepelnek. A dolgozatban azonosított törzs és a referenciatörzsek szekvenciáinak NCBI GenBank azonosítói a **Függelék, F3. és F4. táblázatában** találhatóak.

Franciaországból, egy „ismeretlen gombafarm”-ról az Egyesült Államokból (Jaklitsch és Voglmayer 2015), illetve Japánból, ahol korábbi nevén (*Hypocrea farinosa*) shiitake termesztéséből izolálták, az esetleges tünetek említése nélkül (Overton és mtsai., 2006).

A *T. decipiens* csiperketermesztésben megjelenő kártételét műanyag virágcserepekben kivitelezett fertőzési kísérletben igazoltuk az SZMC 24112 törzs alkalmazásával. A komposzt, illetve a primordiumok mesterséges fertőzése egyaránt a termésmennyiség nem szignifikáns csökkenéséhez vezetett (**8. ábra**). A *T. decipiens*-szel fertőzött komposzton deformált termőtestek alakultak ki (**9. ábra**), a primordiumok felszínének fertőzése pedig léziók kialakulásához vezetett a kifejllett termőtesteken (**10. ábra**), melyekből sikeresen visszaizoláltuk, és *tefl*-szekvencia alapján azonosítottuk a *T. decipiens*-t.



8. ábra: *Trichoderma decipiens*-szel kivitelezett mesterséges fertőzések hatása a termésmennyiségre gramm/virágcserepben kifejezve (4 párhuzamos átlaga±szórás érték).



9. ábra: *Trichoderma decipiens* által fertőzött komposzton termett, deformált gombafejek 21 nappal a fertőzés után.



10. ábra: *Trichoderma decipiens* általi, primordiumstádiumban kivitelezett *T. decipiens* fertőzés tünetei kifejtett termőtesteken 7 nappal a fertőzés után.

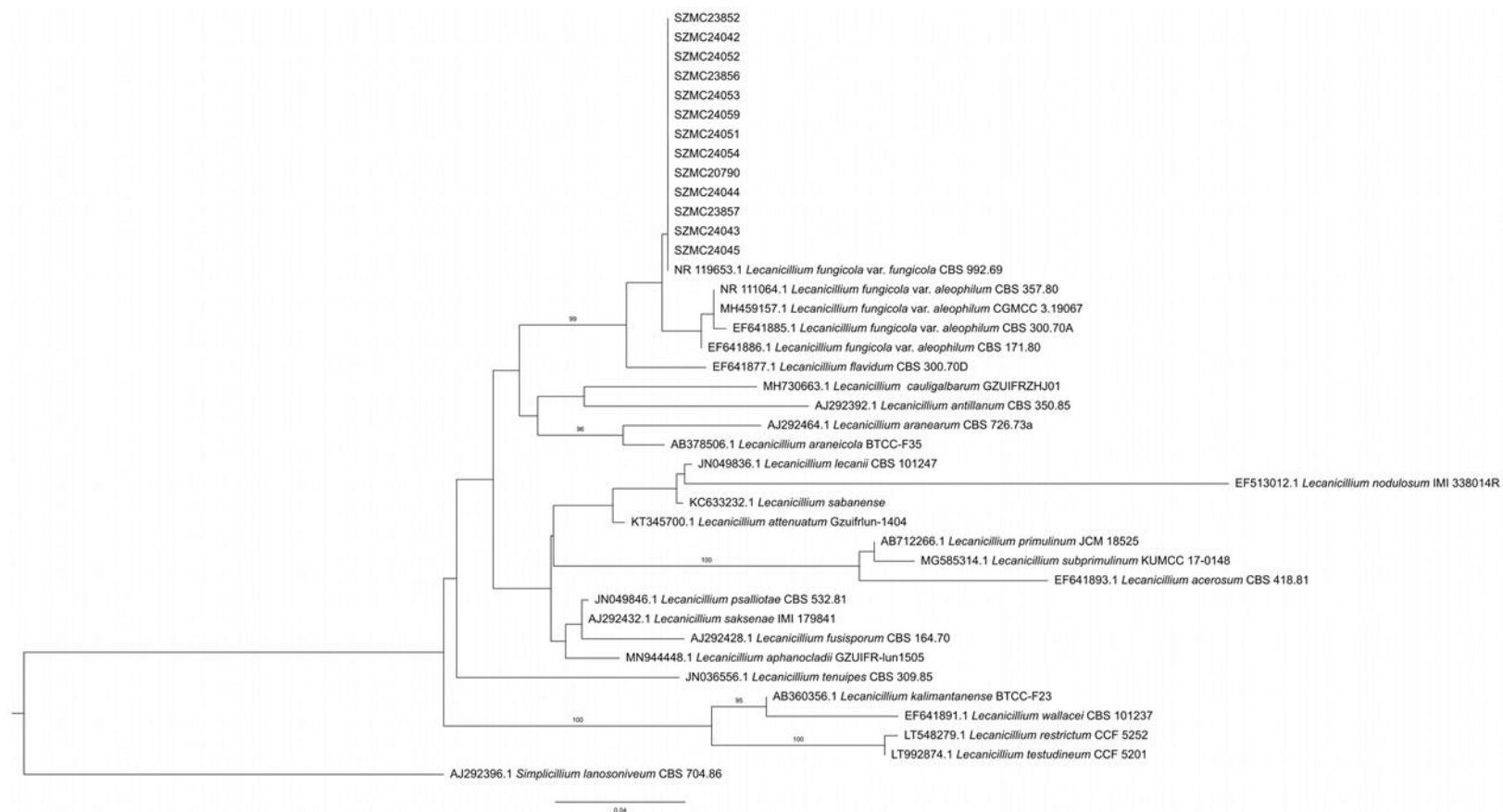
5.1.4 A vizsgált *Lecanicillium* és *Hypomyces* törzsek faj- és változatszintű azonosításának eredményei

A *Lecanicillium* törzsek esetében ITS-szekvenciákon alapuló filogenetikai elemzést végeztünk annak megállapítása céljából, hogy az általunk vizsgált izolátumok a szakirodalomból ismert,

csiperke termesztésében száraz mólé megbetegedést okozó fajként ismert *L. fungicola* európai változatának (*L. fungicola* var. *fungicola*) (Berendsen és mtsai., 2010; Collopy és mtsai., 2001) képviselői-e. A vizsgált törzsek közül az ITS-vonalkódon alapuló azonosítás eredményei alapján mind a 13 izolátum a *L. fungicola* var. *fungicola* képviselőjének bizonyult (**Függelék, F2. táblázat**), és egyértelműen a *L. fungicola* var. *fungicola* referenciatörzsével (CBS 992.69, Vu és mtsai., 2019) klasztereződtek (**11. ábra**).

A *Lecanicillium fungicola* fajnak két változata létezik: a var. *fungicola* Európában, míg a var. *aleophilum* Észak-Amerikában okoz gazdasági károkat a csiperke termesztésében (Potočník és mtsai., 2008). ITS-szekvenciaelemzésen alapuló eredményeink megerősítik, hogy Európában a *Lecanicillium fungicola* var. *fungicola* okoz termés kiesést a gombatermesztő üzemekben.

A *Hypomyces* fajok esetében az ITS-szekvenciák elemzése egyértelmű elkülönítést tesz lehetővé a *H. odoratus* és *H. perniciosus* fajok között. Az általunk vizsgált törzsek közül 2-2 bizonyult a fenti két faj képviselőjének. A *H. odoratus* és *H. perniciosus* törzsek horvátországi és szerbiai csiperketermesztésből származtak. A két vizsgált *H. perniciosus* törzs korábbi kutatásokban mikovírus-hordozónak bizonyult (Kartali és mtsai., 2017). A mikovírusok jelenléte széles körben elterjedt a gombataxonok esetében. Többségük nem okoz tüneteket, ugyanakkor vannak olyan mikovírusok, melyek kisebb vagy nagyobb változást okozhatnak a fenotípusban, hipovirulenciát vagy hipervirulenciát idézhetnek elő a gazda gombában (Kartali és mtsai., 2017).

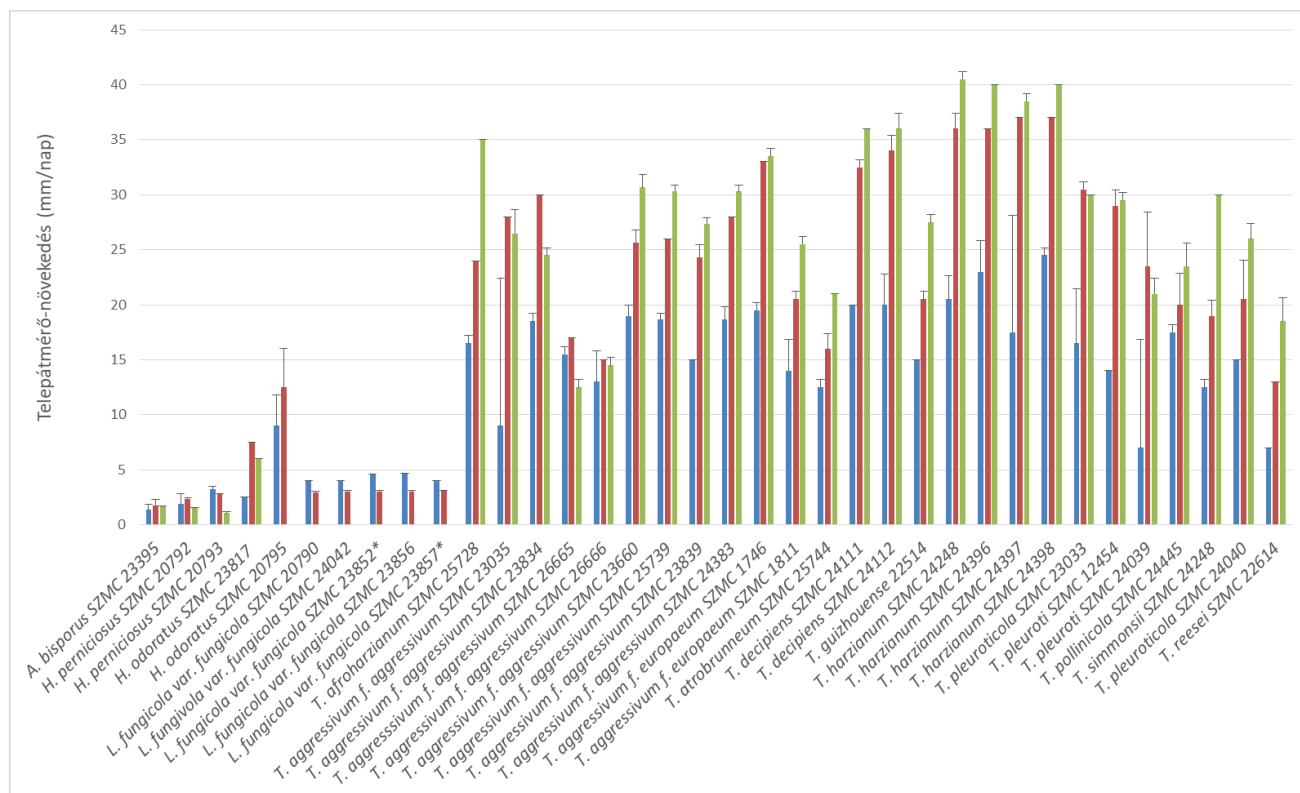


11. ábra: A gombatermesztő üzemekből izolált *Lecanicillium* törzsek filogenetikai helyzete az ITS-szekvenciák maximum likelihood analízise alapján. Az ágak feletti számok a bootstrap-értékeket jelölik, csak a 70%-nál magasabb értékek kerültek feltüntetésre. A dolgozatban azonosított törzsek és a referenciatörzsek szekvenciáinak NCBI GenBank azonosítói a **Függelék F3. és F4. táblázatában** találhatóak.

5.2 Gombatermesztésben kártevőként jelentkező penészgombák fiziológiai vizsgálata

5.2.1 A hőmérséklet növekedésre gyakorolt hatása

A hőmérsékletfüggési vizsgálatok során az *A. bisporus* törzsek 25 °C-on mutatták a legintenzívebb növekedést, és a legtöbb vizsgált kártevő penészgomba növekedésének is ez a hőmérsékleti érték bizonyult optimálisnak (12. ábra). A *L. fungicola* var. *fungicola* törzsek viszont 20 °C-on mutatták a legerőteljesebb növekedést, 30 °C-on pedig teljes növekedésgátlás volt tapasztalható, korábbi kutatások (Berendsen és mtsai., 2010, Kredics és mtsai., 2021) eredményeihez hasonlóan. A *H. perniciosus* és *H. odoratus* törzsek esetében szintén lassúbb növekedés mutatkozott 30 °C-on. A *H. perniciosus* hőmérsékleti optimuma szakirodalmi adatok alapján 21-28 °C között van, a legnagyobb mértékű növekedés 25 °C-on történik (Han és mtsai., 1974). Megfigyelték, hogy 10 °C-on, esetleg az alatt, valamint 30 °C-nál magasabb hőmérsékleten a kórokozó nem növekedik. Kredics és munkatársai (2009) tanulmányában a *Trichoderma harzianum*, *T. aggressivum* f. *aggressivum*, *T. aggressivum* f. *europaeum*, *T. pleuroti* és *T. pleuroticola* törzsek növekedési optimuma 25°C-on mutatkozott. A csiperketermesztés hőmérsékleti tartománya 18-25 °C között mozog. Feltételeztük, hogy a hőmérsékleti értékek változtatásával gátolható lehet a kártevő gombák növekedése. Alacsonyabb inkubációs hőmérsékleten (20 °C) a csiperkekártevő *Trichoderma* és *Hypomyces* fajok növekedési sebessége jóval alacsonyabb volt, mint a magasabb, optimálishoz közeli hőmérsékleti értékeken (25 és 30 °C), viszont ez a csiperkegomba micéliumnövekedését is hátrányosan befolyásolta. Eredményeink alapján a *Trichoderma* és *Hypomyces* fajok csiperketermesztésben történő kártétele nem mérsékelhető számottevően a termesztési hőmérséklet szabályozásával (Kredics és mtsai., 2021).

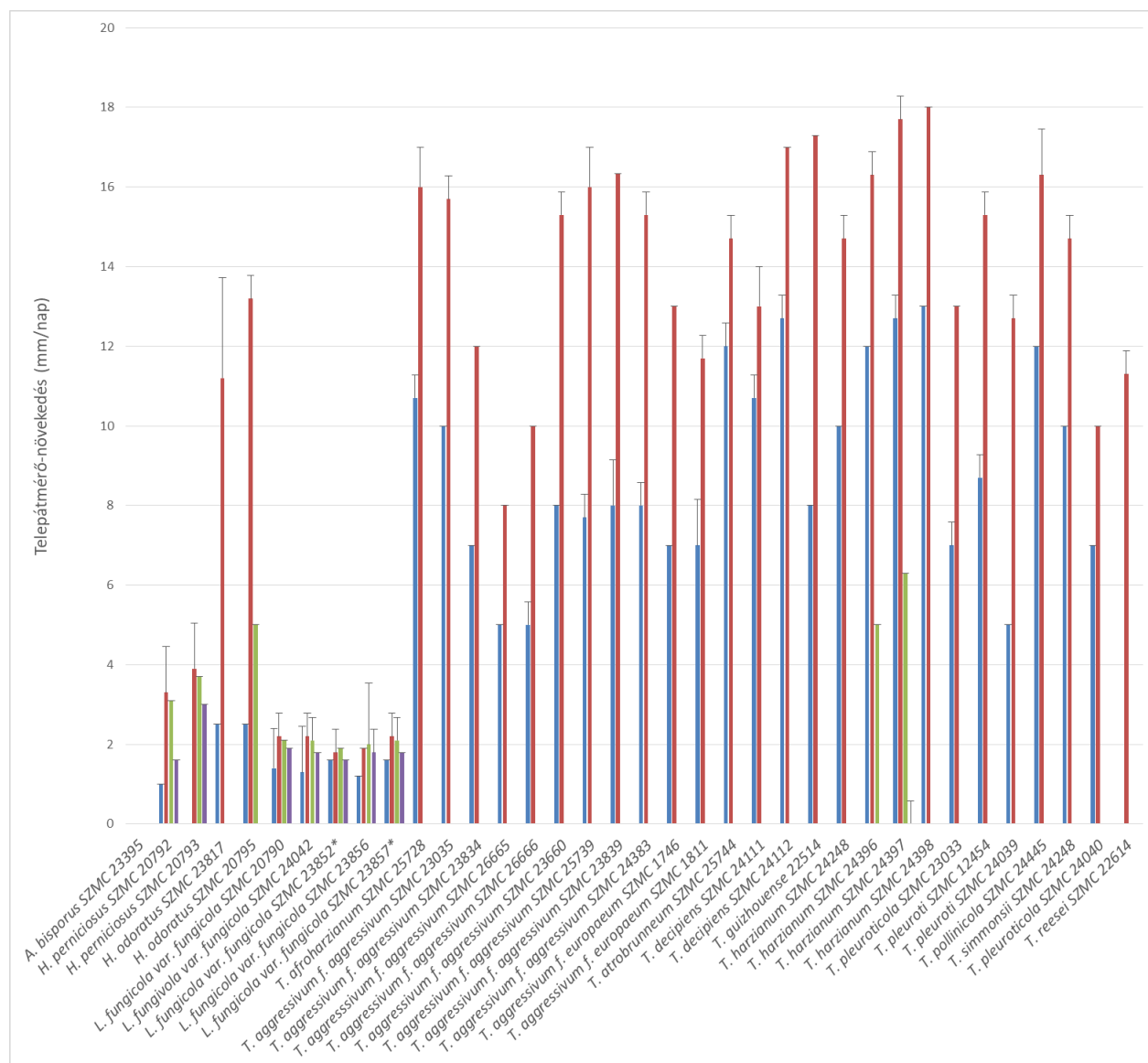


12. ábra: A csiperkegomba és gombakártevő penészgombatörzsek telepátmérő-növekedésének hőmérsékletfüggése (3 párhuzamos átlaga±szórás). *mikovírust hordozó törzs (Kartali és mtsai., 2017). ■ 20°C, ■ 25°C, ■ 30°C

5.2.2 A pH micéliumnövekedésre gyakorolt hatása

A csiperke, valamint a kórokozó törzsek növekedését 2-es, 4-es, 6-os és 8-as pH-értékeken vizsgáltuk (**13. ábra**). A legtöbb patogén penészgomba 4-es, illetve 2-es pH-értékeken mutatott növekedést. Korábbi tanulmányok alapján a *Trichoderma harzianum*, *T. aggressivum* f. *aggressivum*, *T. aggressivum* f. *europaeum*, *T. pleuroti* és *T. pleuroticola* törzsek a 3-as, 4-es és 5-ös pH-értékeken növekedtek a legjobban, a növekedés a magasabb pH-értékeken (6 és 8) gátolt volt (Kredics és mtsai., 2009; 2021). A *T. decipiens* csak az alacsonyabb pH-értékeken (4 és 6) mutatott növekedést, a *H. pernicius* ezzel szemben minden vizsgált pH-értéken képes volt növekedni. Ennek a fajnak a pH-optimuma a semleges tartományba tehető (Han és mtsai., 1974), de enyhén savas, pH 5,5-ös értékről is beszámoltak (Siwulski és mtsai., 2011). A *H. odoratus* növekedési optimuma pH = 4-nek adódott, a többi vizsgált értéken a növekedés erősen gátolt volt. Az eddigi eredmények alapján a pókhálós penész és a *T. decipiens* által okozott fehérpenész kialakulása magasabb pH-értékeken gátolható. A kórokozó *Trichoderma* és *Hypomyces* fajok növekedése az alacsonyabb pH-értékeken gátolt volt. A gombatermesztésben

a csiperkekomposzt pH-ja 6,5. Mivel a csiperkegomba érzékeny a pH-érték változtatására, így az nem alkalmazható a gombakártevő penészgombák elleni védekezésben.

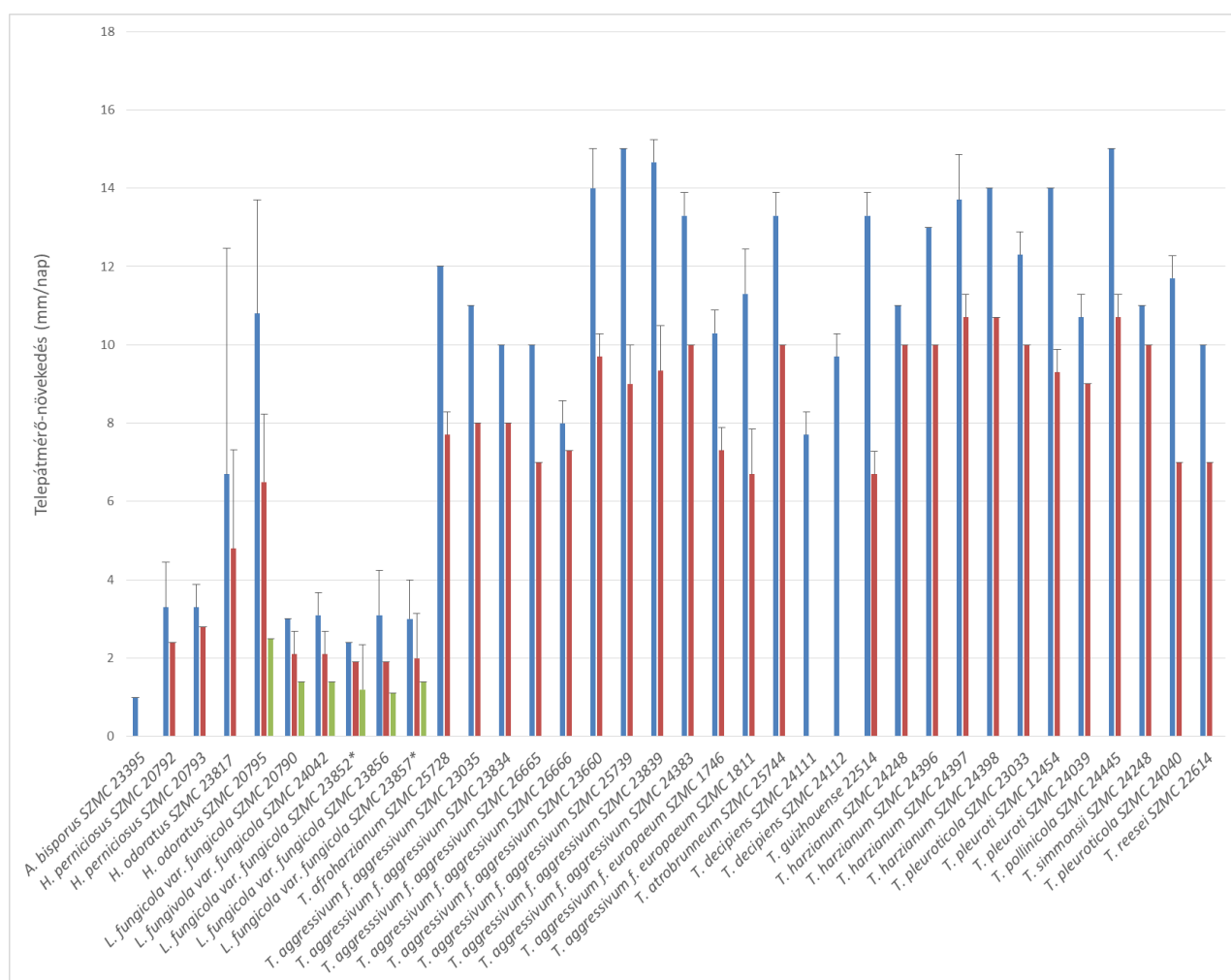


13. ábra: A csiperkegomba és gombakártevő penészgombák telepátmérő-növekedésének pH-függése (3 párhuzamos átlaga \pm szórás érték). *mikovírust hordozó törzs (Kartali és mtsai., 2017). ■pH=2, ■pH=4, ■pH=6, ■pH=8.

5.2.3 A vizsgált gombatörzsek vízakaktivitás függése

Kísérletünkben a beállított NaCl-koncentrációkon vizsgáltuk a csiperkegomba és a kártevő penészgombák vízakaktivitás függését (14. ábra). A vizsgálatok alapján a csiperkegomba és a

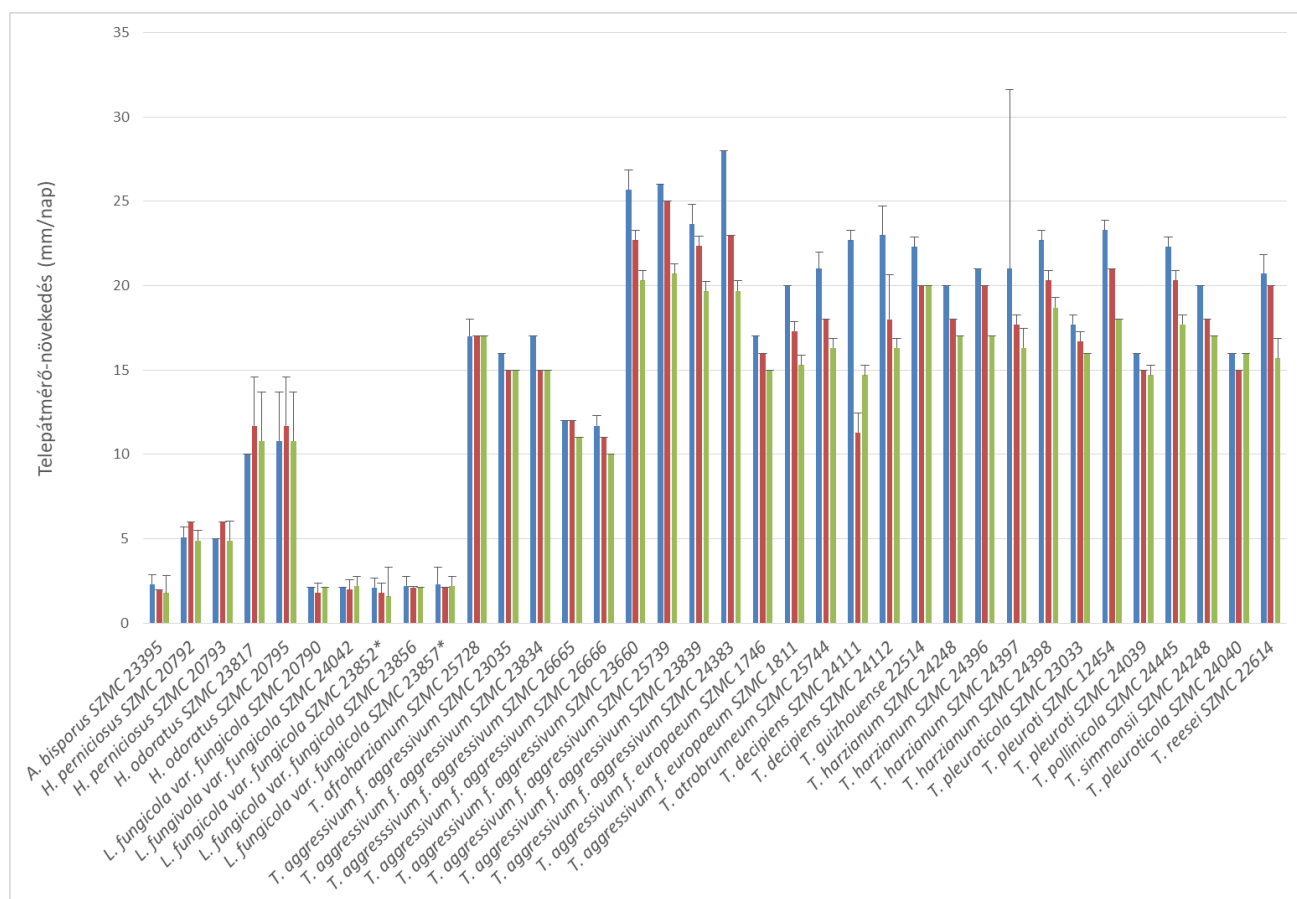
gombakártevő penészgombák az 0,991 vízaktivitás-értéken mutatták a legnagyobb növekedést. A 2%-os sókoncentráció esetében csökkent növekedést mutattak, míg a csiperkegomba egyáltalán nem mutatott növekedést nagyobb sókoncentrációkon. A *L. fungicola* var. *fungicola* törzsek az 0,968 vízaktivitás-értéken csökkent növekedést mutattak. Korábbi, a sóstressz *L. fungicola* törzsek növekedésére gyakorolt hatásának vizsgálatából kapott eredményeink alapján minden vizsgált törzs képes volt növekedni még 0,968 vízaktivitás érték mellett is, de a mikovírusok jelenléte a fenotípust nem befolyásolta (Kredics és mtsai., 2021). Kredics és munkatársai (2009) alapján a *Trichoderma harzianum*, *T. aggressivum* f. *aggressivum*, *T. aggressivum* f. *europaeum*, *T. pleuroti* és *T. pleuroticola* törzsek növekedési optima $a_w=0,991$ vízaktivitás értéken mutatkozott, ennél alacsonyabb vízaktivitás-értékeknél a törzsek növekedése lecsökkent.



14. ábra: A vízaktivitás hatása csiperkegomba és gombakártevő penészgombák telepátmérő-növekedésére (3 párhuzamos átlaga±szórás érték). *mikovírust hordozó törzs (Kartali és mtsai., 2017). ■ $a_w=0,991$, ■ $a_w=0,980$, ■ $a_w=0,968$

5.2.4 A tápközeg növekedésre gyakorolt hatása *in vitro* körülmények között

A termesztett csiperkegomba és gombakártevő penészek növekedését háromféle táptalajon (PDA, MEA, ÉG) vizsgáltuk (**15. ábra**). A gombakártevő penészgombák PDA-n növekedtek a legjobban, ezt követte a MEA, majd az ÉG táptalaj. Tehát *in vitro* körülmények fenntartására a PDA-táptalaj bizonyult a legjobb választásnak. A különböző táptalajon nőtt törzsek csészefotói a **Függelék F2. ábráján** láthatók. A konídiumképzés PDA-táptalajon volt a legintenzívebb, ezt követte a MEA, majd az ÉG táptalaj. Az adott táptalajokon nevelt tenyészetek sztereomikroszkópos (10×, 40×) valamint fénymikroszkópos (200×) felvételei a **Függelék F3. ábráján** tekinthetők meg.

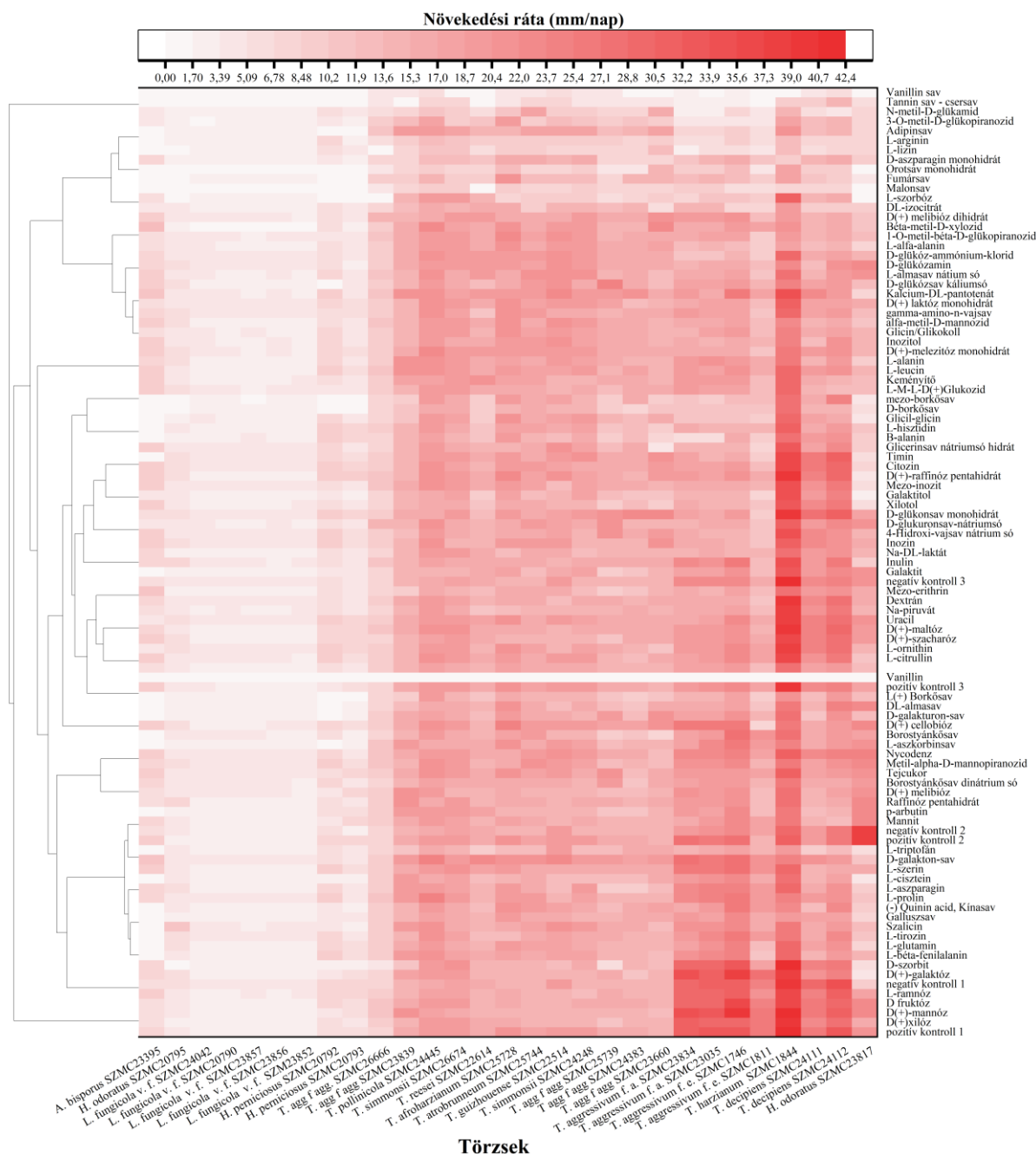


15. ábra: A csiperkegomba és gombakártevő penészgombák különböző táptalajokon mutatott telepátmérő növekedése (3 párhuzamos átlaga±szórás érték). *mikovírust hordozó törzs (Kartali és mtsai., 2017). ■PDA, ■MEA, ■ÉG

5.2.5 Gombakártevő penészgombák szénforrás-hasznosítási profilja

A vizsgálat során a csiperkekártevő penészgombák közül *L. fungicola* (5), *H. perniciosus* (2), *H. odoratus* (2) és *Trichoderma* (7) törzsek szénforrás-hasznosítását tanulmányoztuk Petri-csészéken kivitelezett tesztekben, valamint BIOLOG Phenotype Microarray módszerrel. A *H. perniciosus* törzsek (SZMC 20792, SZMC 20793) esetében a következő szénforrásokon tapasztaltunk szignifikánsan intenzívebb növekedést a kontrollként alkalmazott D(+) glükózhoz viszonyítva: L-leucin, L-béta-fenilalanin, L-alanin, L-szerin, L-prolin, béta-alanin, L-hisztidin, L-ornitin, L-citrullin, D(+)-raffinóz pentahidrát, uracil, timin, citozin, D-glükonsav monohidrát, kalcium-DL-pantoténát, inozin, 4-hidroxi-vajsav nátrium sója, D(+)-melezitóz monohidrát, D(+)-cellobióz, glicerinsav nátriumsó hidrát, nycodenz, tejcukor, borostyánkősav, szalicin, glicin/glikokoll, (-)-kínasav, inozitol (16. ábra). Szmidt (1985) alapján a *H. perniciosus* törzs legjobban a glükóz szénforrást hasznosítja, míg a kitin, galaktomannán, szacharóz, Na-karboximetilcellulóz szénforrások hasznosításában nincs szignifikáns különbség. A *H. odoratus* törzsek (SZMC 20795, SZMC 23817) esetében az L-ramnóz, mannit, D(+)-cellobióz, nycodenz, míg a *L. fungicola* var. *fungicola* törzsek esetében a L-tirozin, gamma-amino-n-vajsav és D-galaktonsav esetében tapasztaltunk szignifikánsan nagyobb növekedést a D(+) glükózhoz képest. Egy korábbi tanulmány alapján a *L. fungicola* törzsek jól hasznosítják a fruktózt, glicerolt, mannitolt és trehalózt (Berendsen és mtsai., 2011), hasonló következtetéseket vonhatunk le az általunk végzett szénforrás-hasznosítási kísérlet eredményeiből. Mulyati és munkatársai (2015) alapján a *Lecanicillium lecanii* faj jól hasznosítja az N-acetil-D-glükózamint és glükózt, mint szénforrást. A legtöbb vizsgált szénforrás esetében nem tapasztaltunk különbséget a mikovírus-hordozó és vírusmentes *L. fungicola* izolátumok növekedése között, de az L-almasav Na-sója jelenlétében a mikovírus-hordozó izolátumok gyengébb növekedést mutattak, mint a vírusmentes törzsek (16. ábra). Berendsen és munkatársai (2010) alapján az általuk vizsgált *Lecanicillium fungicola* törzs jól növekedett glükóz, szacharóz és fruktóz jelenlétében. A vizsgált *Trichoderma* törzsek többségénél a következő szénforrások esetében tapasztaltunk szignifikánsan erőteljesebb növekedést a pozitív kontrollhoz képest: D(+)-xilóz, D(+)-mannóz, D(+)-galaktóz, D-fruktóz, D-szorbit, L-ramnóz, D(+)-laktóz, alfa-metil-D-mannozid, 2-keto-D-glükonsav, 1-O-metil-béta-D-glükopiranozid. Manczinger és munkatársai (1987) tanulmánya alapján a *T. harzianum*, *T. koningii*, *T. viride*, *T. aureoviride*, *T. pseudokoningii* és *T. longibrachiatum* törzsek hatékonyan hasznosították a D-glükóz, D-galaktóz, D-fruktóz, D-mannóz, cellobióz, alfa-alfa-trehalóz, D-xilóz, L-arabinóz, D-mannitol, D-arabitol, glicerint, szalicint, eszkulint, arbutint, glicerint-L-monoacetát, béta-metil-D-glükózid és N-acetil-D-glükózamin szénforrásokat. Wang

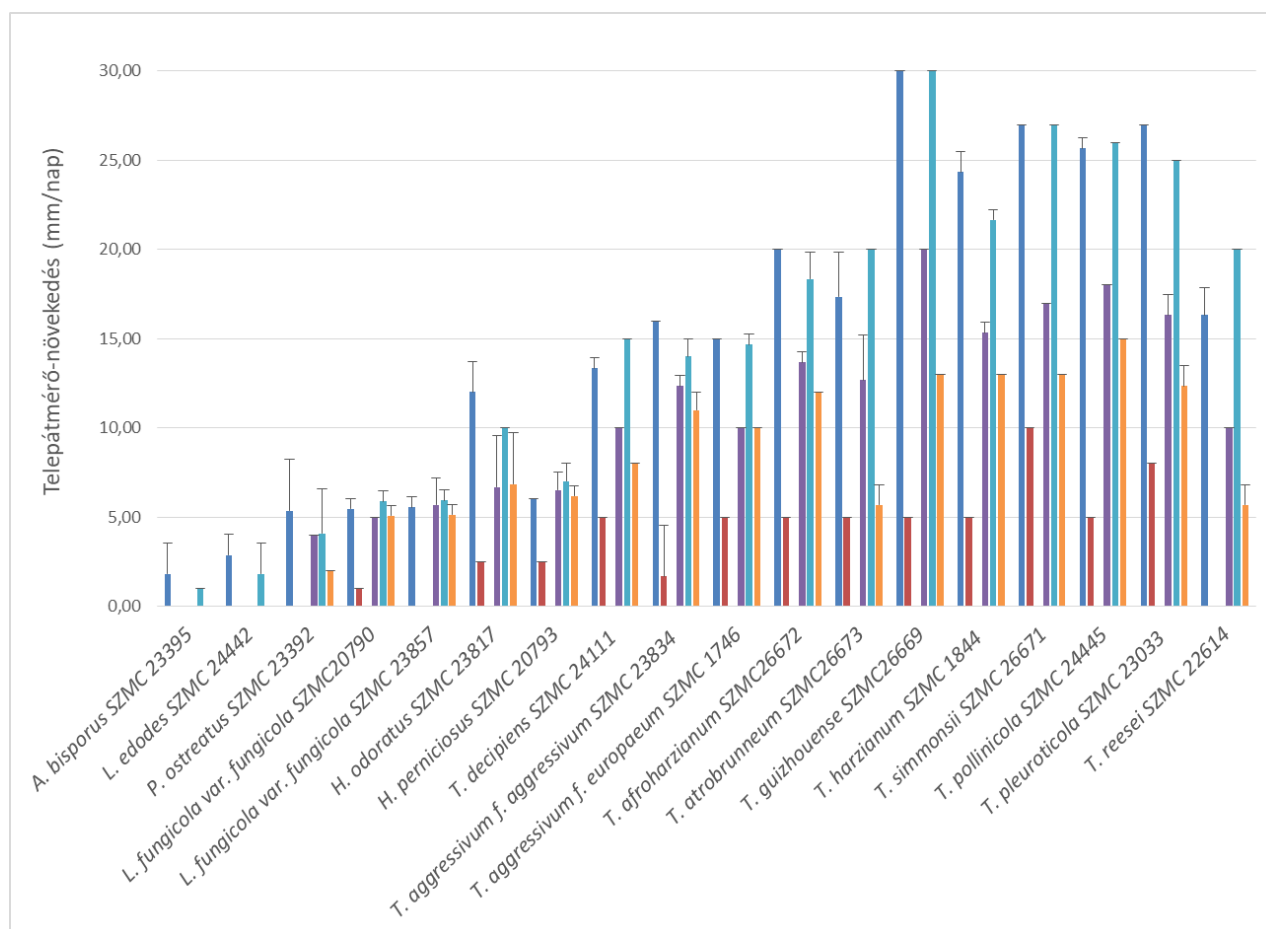
és munkatársai (2020) alapján a D-cellobióz, gentibióz, alfa-D-glükóz, D-mannóz, béta-metil-D-glükózid, szalicin és a D-xilóz szénforrásokat a vizsgált *T. hengshanicum*, *T. bomiense*, *T. rosulatum*, *T. crystallinum* és *T. fructicola* törzsek azonos mértékben voltak képesek hasznosítani. Dashtban és munkatársai (2011) alapján a *T. reesei* QM6a, QM9414 és RUT-C30 törzsek hatékony növekedést mutattak D-glükóz, D-xilóz, D-laktóz és cellobióz szénforrásokon. Vanillin, csersav, N-metil-D-glükamid, 3-O-metil-D-glükopiranozid és vanillinsav jelenlétében a glükóz kontrollhoz képest gyengébb növekedést tapasztaltunk az összes törzs esetében (Függelék, **F5. táblázat**). A teljes szénforráshasznosítási és szignifikancia-adatok a Függelék **F1. és F5.-F6.** táblázataiban tekinthetők meg.



16. ábra: A termesztett csiperkegomba és kártevő gombatörzsek szénforráshasznosítási profiljai Petri-csészés kísérletben. A színintezítés a telepátmérő növekedés mértékét mutatja mm/nap értékben. A csiperkegomba esetében az 5 napos növekedési eredményeket látjuk.

A Petri-csészén kivitelezett szénforrás-hasznosítási vizsgálatok eredményei alapján egyes szénforrások (pl. mannóz, galaktóz, fruktóz) a pozitív kontrollként alkalmazott D-glükóznál is kedvezőbbnek bizonyultak a vizsgált *Trichoderma* törzsek növekedése szempontjából, ezek

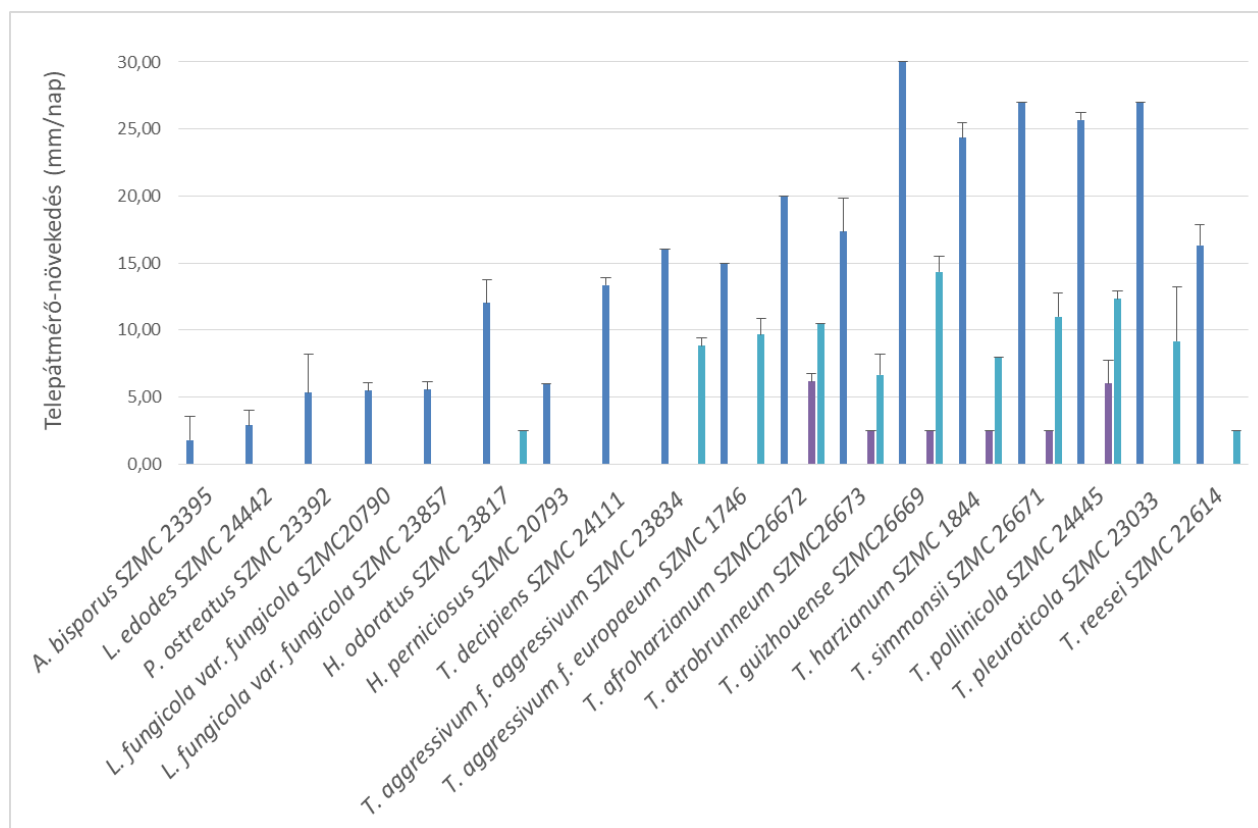
jelenléte a csiperkegomba termesztési alapanyagában nem ajánlatos. Számos szénforrás (pl. bizonyos cukrok, aminosavak és egyéb szerves savak, pl. tanninsav, vanillinsav, vanillin) gátolták a kísérleteink során vizsgált *T. aggressivum* törzsek növekedését, de a többségük a csiperkegomba növekedésére is erős negatív hatást gyakorolt. Közülük az L-szorbóz és a D-glükóz-ammónium-klorid csak minimális negatív hatással voltak a csiperkegombára (5%-os növekedésgátlás), ezek alkalmasnak bizonyulhatnak a zöldpenész-fertőzés elleni védekezést célzó további vizsgálatokra.



17. ábra: Termesztett gombák és csiperke-, laska-, illetve shiitakepatogén penészgombák telepátmérő-növekedése 0,2% csersav, vanillin, N-metil-D-glükamid vagy 3-O-metil-D-glükopiranozid jelenlétében, szénforrásként 0,2% glükózt tartalmazó táptalajon. ■Glükóz, ■Glükóz + csersav, ■Glükóz + vanillin, ■Glükóz + N-metil-D-glükamid, ■Glükóz + 3-O-metil-D-glükopiranozid, ■Glükóz + L-lizin

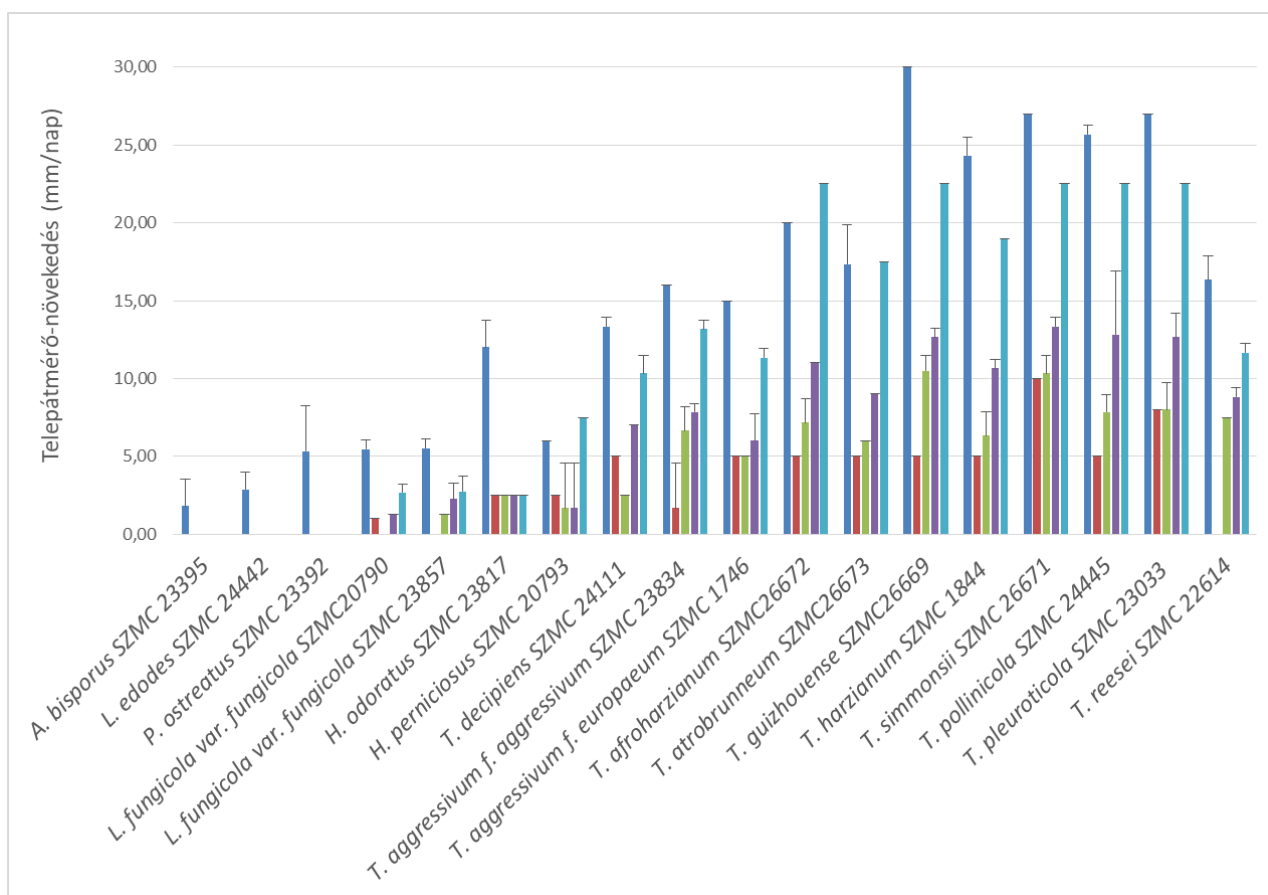
A csészés kísérletek alapján kiválasztottuk a csersav, vanillin, N-metil-D-glükamid, 3-O-metil-D-glükopiranozid és L-lizin szénforrásokat, melyek lehetséges gátló hatását további csészés kísérletekben vizsgáltunk 0,2, 0,1, 0,05, 0,025 % koncentrációban, 0,2% glükóz jelenlétében.

Az eredményeket a **17.-19. ábrák** foglalják össze. Az eredmények alapján a glükóz kontrollon kívül a vizsgált szénforrások (csersav, vanillin, N-metil-D-glükamid, 3-O-metil-D-glükopiranozid és L-lizin) esetében a termesztett gombák és patogén penészgombák növekedése lecsökkent. A szénforrások közül glükóz jelenlétében is a csersav és vanillin esetében tapasztaltuk a legnagyobb mértékű növekedésgátlást.



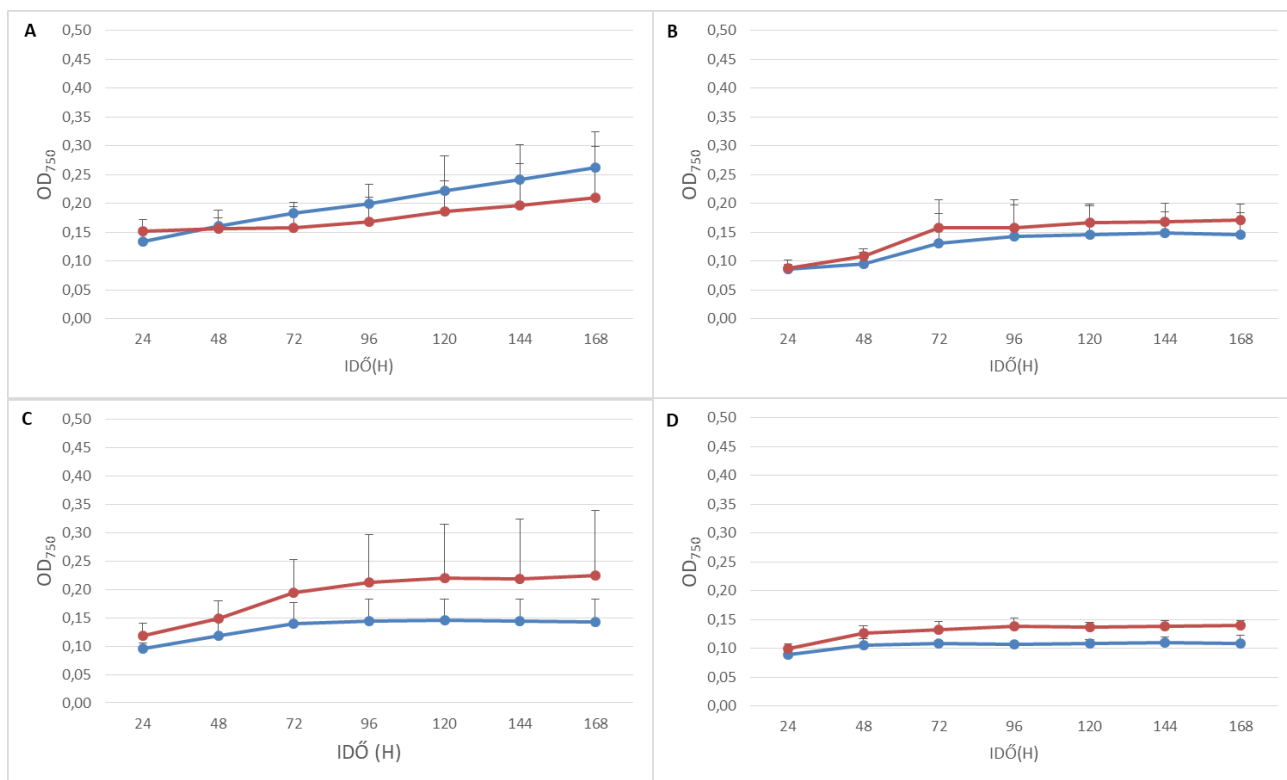
18. ábra: Termesztett gombák és csiperke-, laska-, illetve shiitakepatogén penészgombák telepátmérő-növekedése 0,2%, 0,1%, 0,05% és 0,025% vanillin jelenlétében, szénforrásként 0,2% glükózt tartalmazó táptalajon. ■ Glükóz, ■ Glükóz + vanillin 0,2 %, ■ Glükóz + vanillin 0,1 %, ■ Glükóz + vanillin 0,05 %, ■ Glükóz + vanillin 0,025 %

A BIOLOG Phenotype Microarray szénforrás-hasznosítási kísérletek eredményei a Függelékben található (F4.-F15. ábra). A vizsgált szénforrások többsége pozitívan hatott a *L. fungicola* törzsek növekedésére, ezért jelenlétük a csiperkegomba termesztési alapanyagában nem kívánatos. A vanillin, malonsav, tanninsav és vanillinsav jelenlétében sem a *Lecanicillium* törzsek, sem a csiperkegomba nem volt képes növekedni, így ezek a szénforrások nem használhatók a száraz mólé betegség csiperketermesztésben történő kialakulásának gátlásához. Az α -keto-glutársav, mezo-tartarát, L-aszkorbinsav, D-borkósav és cisz-akonitsav hatása negatív volt a száraz móléval szemben.



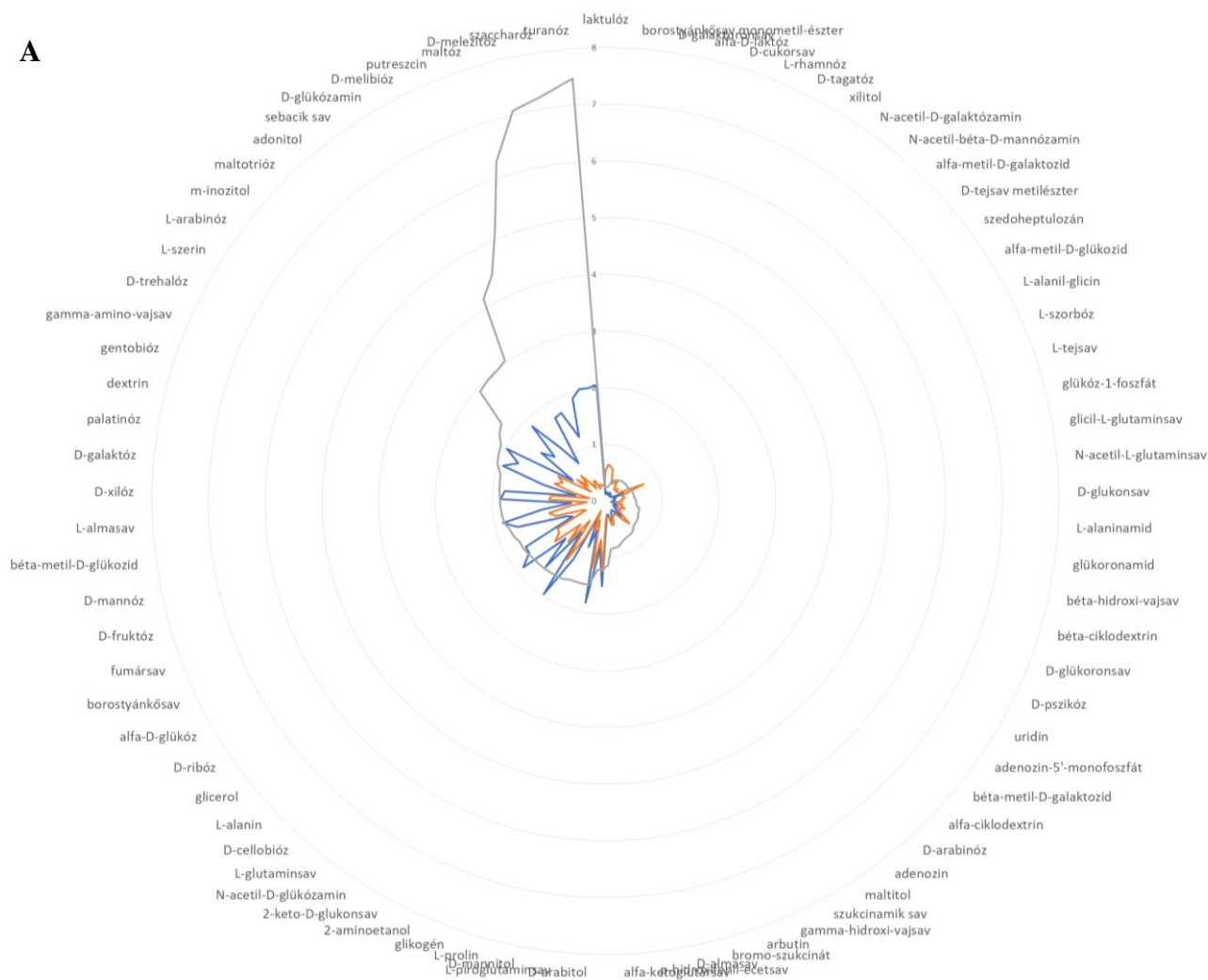
19. ábra: Termesztett gombák és csiperke-, laska-, illetve shiitakepatogén penészgombák telepátmérő-növekedése 0,2%, 0,1%, 0,05% és 0,025% csersav jelenlétében, szénforrásként 0,2% glükózt tartalmazó táptalajon. ■Glükóz, ■Glükóz + csersav 0,2%, ■Glükóz + csersav 0,1%, ■Glükóz + csersav 0,05%, ■Glükóz + csersav 0,025%

A BIOLOG szénforrás-hasznosítási kísérleteket csiperkegomba-termesztésből izolált patogén *H. odoratus* (F4. ábra), *H. pernicius* (F5. ábra), *T. harzianum* (F15. ábra), *T. aggressivum* f. *aggressivum* (F10. és F11. ábrák), *T. aggressivum* f. *europaeum* (F12. és F13. ábrák) és *T. decipiens* (F14. ábra) törzsekre is elvégeztük. A vizsgált szénforrások között az alfa-metil-D-mannozid, a 2-keto-D-glükonsav, az L- α -alanin, az 1-O-metil-béta-D-glükopiranozid, a D (+)-melibióz és a xilitol lehet alkalmazható a tanulmányozott patogének elleni védekezésben, mivel a vizes kontrollhoz viszonyítva csökkent a patogén penésztörzsek növekedése ezeken a szénforrásokon. A 20. ábra a xilitol szénforrás BIOLOG-kísérletekben kifejtett gátló hatását szemlélteti.



20. ábra: A BIOLOG-kísérletben alkalmazott xilitol szénforrás hatása a *Lecanicillium fungicola* var. *fungicola* SZMC 20790 (A), *Hypomyces perniciosus* SZMC 20792 (B), *Hypomyces odoratus* SZMC 23817 (C) és *Trichoderma decipiens* SZMC 24111 (D) törzsekre. Kék szín: xilitol, piros szín: kontroll

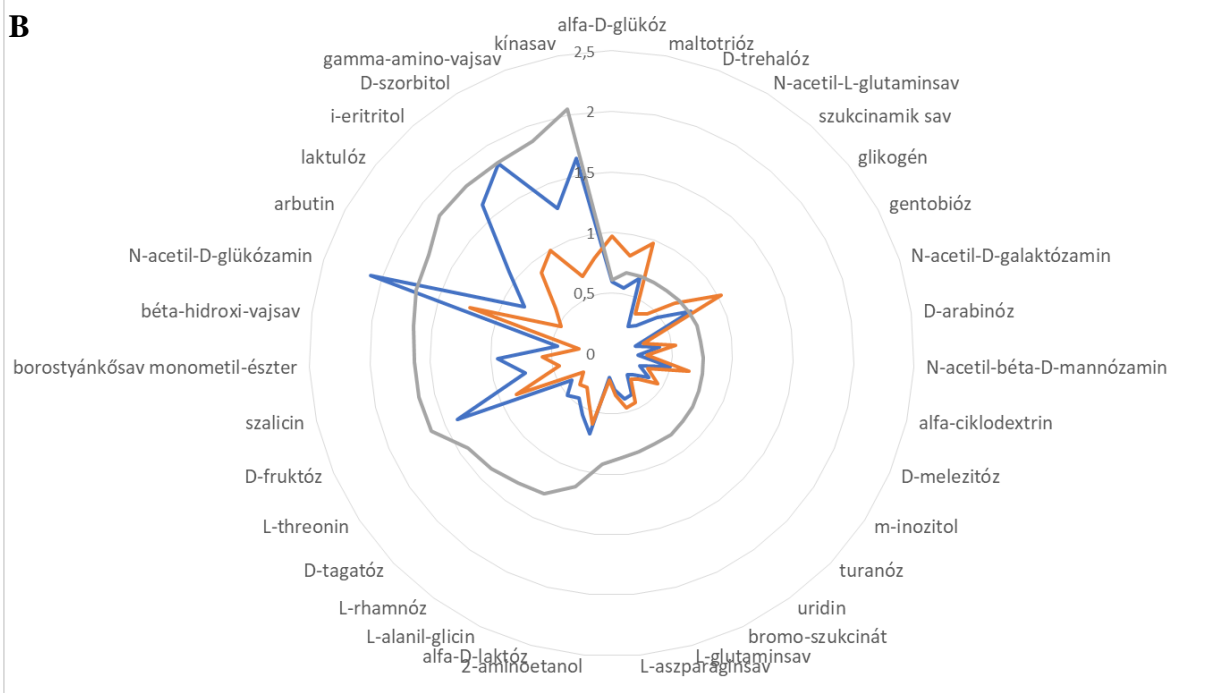
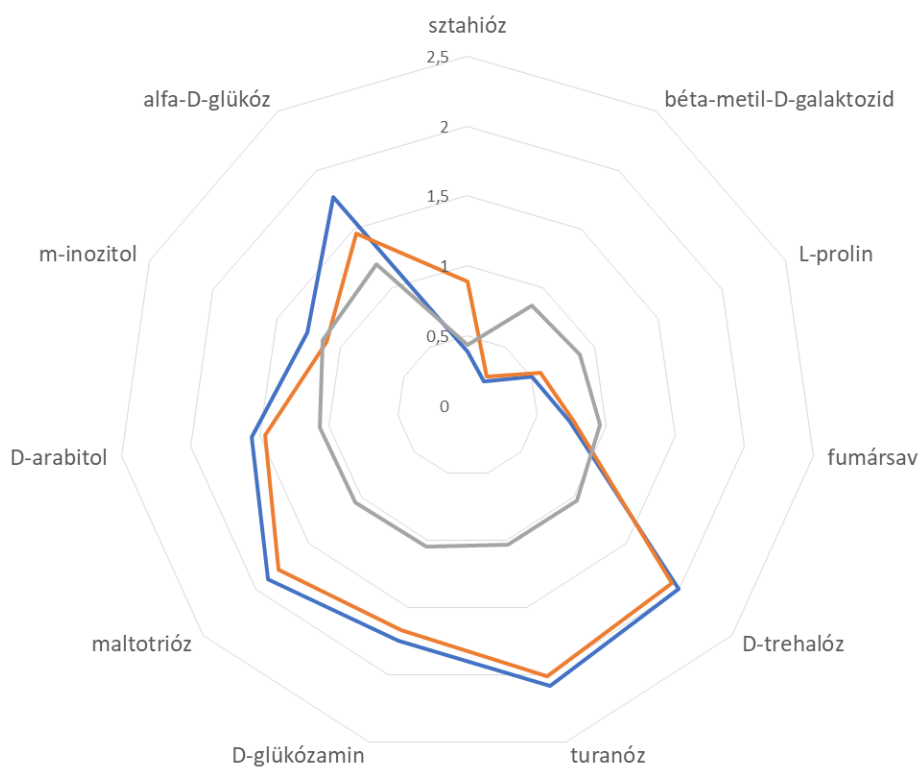
A



21. ábra: A BIOLOG-eredmények alapján szignifikánsan eltérő szénforrás-hasznosítás (A)

■ *Trichoderma aggressivum f. aggressivum* és ■ *Lecanicillium fungicola var. fungicola* között

72 óra inkubáció után, ■ fold change

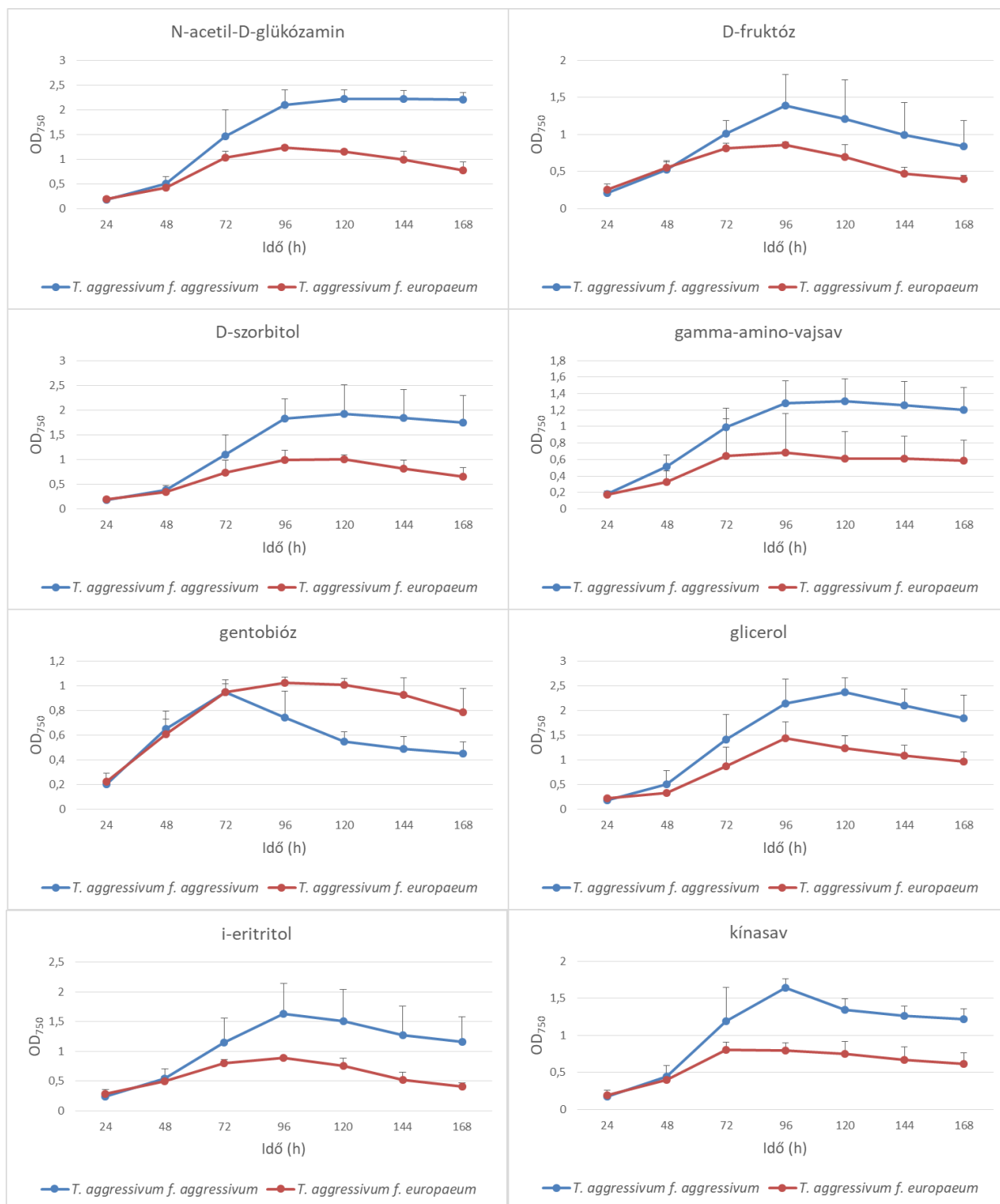
B**C**

21. ábra: A BIOLOG-eredmények alapján szignifikánsan eltérő szénforrás-hasznosítás **(B)** ■ *Trichoderma aggressiveum* f. *aggressiveum* és ■ *Trichoderma aggressiveum* f. *europaeum* között 96 óra inkubáció után, ■ fold change; **(C)** *Lecanicillium fungicola* var. *fungicola* ■ mikovírus-hordozó és ■ mikovírus-mentes törzsei között 72 óra inkubáció után, ■ fold change.

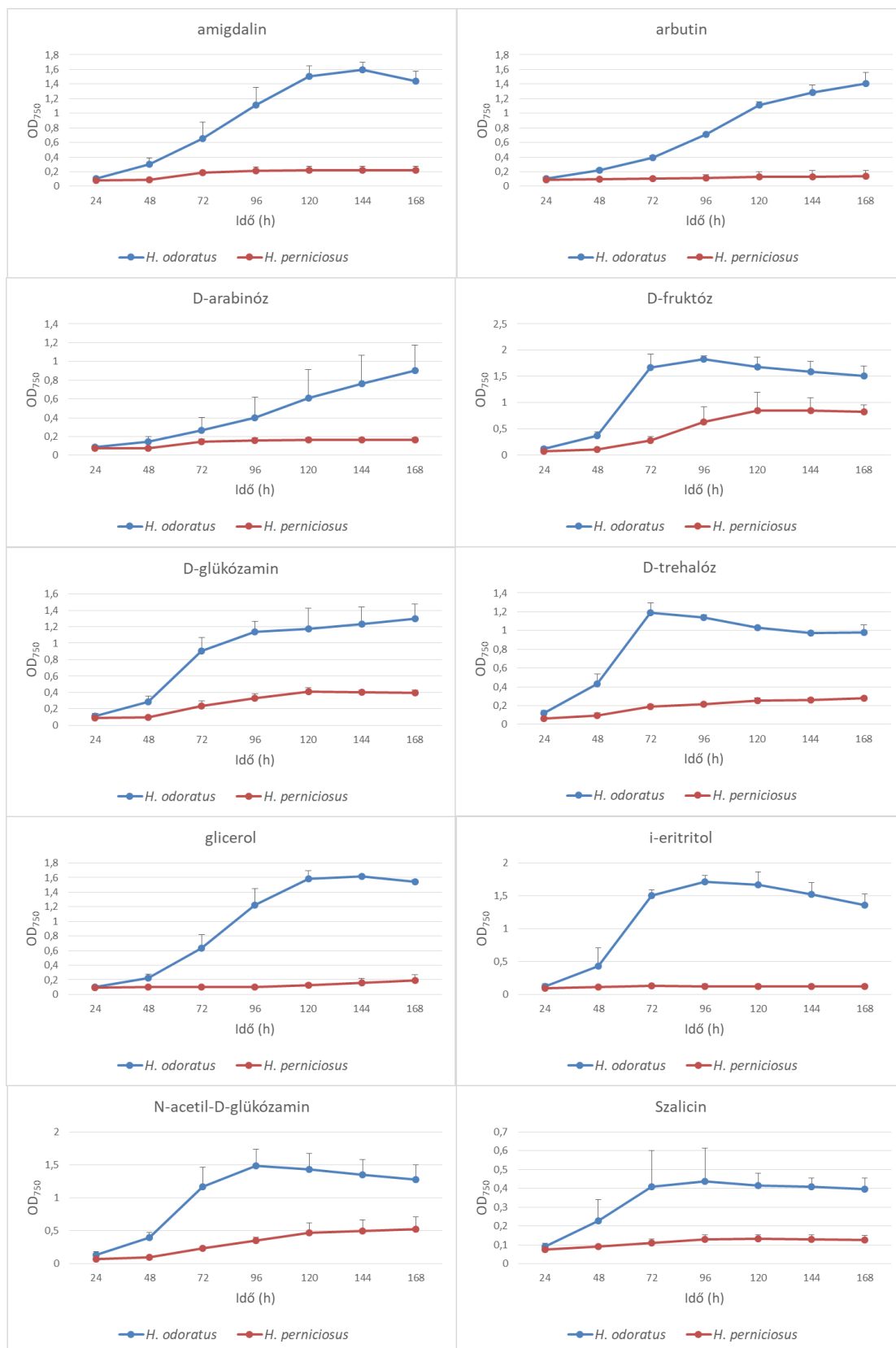
A **21. ábra** az összehasonlító szénforrás-hasznosítási elemzéseink eredményeit szemlélteti. A *Lecanicillium fungicola* var. *fungicola*, valamint a *Trichoderma aggressivum* f. *aggressivum* szénforrás-hasznosítási profiljának összehasonlítása során számos szénforráson (furanóz, szacharóz, melezitóz, maltóz, putreszcin, dextrin, xilóz, D-galaktóz, gamma-amino vajsav, gentobióz, dextrin) kiugró hasznosítás figyelhető meg a *T. aggressivum* f. *aggressivum* törzs esetében (**21. A ábra**). A *T. aggressivum* f. *aggressivum* néhány szénforrást jobban hasznosít, mint a *T. aggressivum* f. *europaeum*, ilyenek az N-acetil glükózamin, a kinasav, a gamma-amino vajsav, a D-szorbitol és a D-fruktóz (**21. B és 22. ábra**). A BIOLOG-kísérletekbe mikovírus-hordozó és vírusmentes *L. fungicola* izolátumokat is bevontunk, hogy összehasonlítsuk a *L. fungicola* var. *fungicola* két mikovírust hordozó (SZMC 23857, SZMC 23852, **F6. és F7. ábra**) és két, mikovírust nem hordozó törzsét (SZMC 24042, SZMC 20790, **F8. és F9. ábra**). Az eredmények alapján minden vizsgált *L. fungicola* var. *fungicola* törzs hasonló szénforrás-hasznosítási profillal rendelkezik, a mikovírusok jelenléte ezt a fenotípust nem befolyásolja jelentősen (**21. C ábra**). A **23. ábra** a *H. odoratus* és *H. perniciosus* között differenciáló BIOLOG-szénforrásokon kapott növekedési görbéket mutatja be.

A BIOLOG-szénforrások közül, hasonlóan a csészés kísérletekhez, a xilitol (**22. ábra**), D-tejsav, D-cukorsav, N-acetil-glutaminsav, glükuronamid és szalicin, bizonyultak gátló hatásúnak a vizsgált csiperkekártevő penészgombák növekedésére, ezeken a szénforrásokon hasonló vagy gyengébb növekedést mutattak, mint a víz esetében.

A szénforrás-hasznosítási tesztek összesített kiértékelése alapján számos vegyületet gyengébben hasznosítottak a tanulmányozott patogén gombatörzsek a pozitív kontrollhoz viszonyítva, viszont jelentős hányaduk a csiperkegomba növekedésére is negatív hatást gyakorol. Az alábbi vegyületek lehetnek a leginkább alkalmasak az egyes patogének elleni védekezést célzó további vizsgálatokra (*teljes növekedésgátlás): *H. odoratus* - D(+)-galaktóz, D-szorbit, L-szorbóz*, xilitol, mezo-inozit, Ca-DL-pantotenát*, N-metil-D-glükamid, 3-O-metil-D-glükopiranozid; *H. perniciosus* - D-szorbit, L-szorbóz*, N-metil-D-glükamid, 3-O-metil-D-glükopiranozid; *T. decipiens* - N-metil-D-glükamid, 3-O-metil-D-glükopiranozid; *T. harzianum*: N-metil-D-glükamid, 3-O-metil-D-glükopiranozid; *T. aggressivum*: L-szorbóz, N-metil-D-glükamid, 3-O-metil-D-glükopiranozid. Nem találtunk viszont olyan vegyületeket, melyek a *L. fungicola* elleni védekezésre alkalmazhatók lennének.



22. ábra: A *Trichoderma aggressiveum* f. *aggressiveum* SZMC 23834 és *Trichoderma aggressiveum* f. *europaeum* SZMC 1746 törzsek növekedése a két alfaj között differenciáló szénforrásokon. A szórásértékek (SD) három párhuzamos érték átlagából lettek számítva.



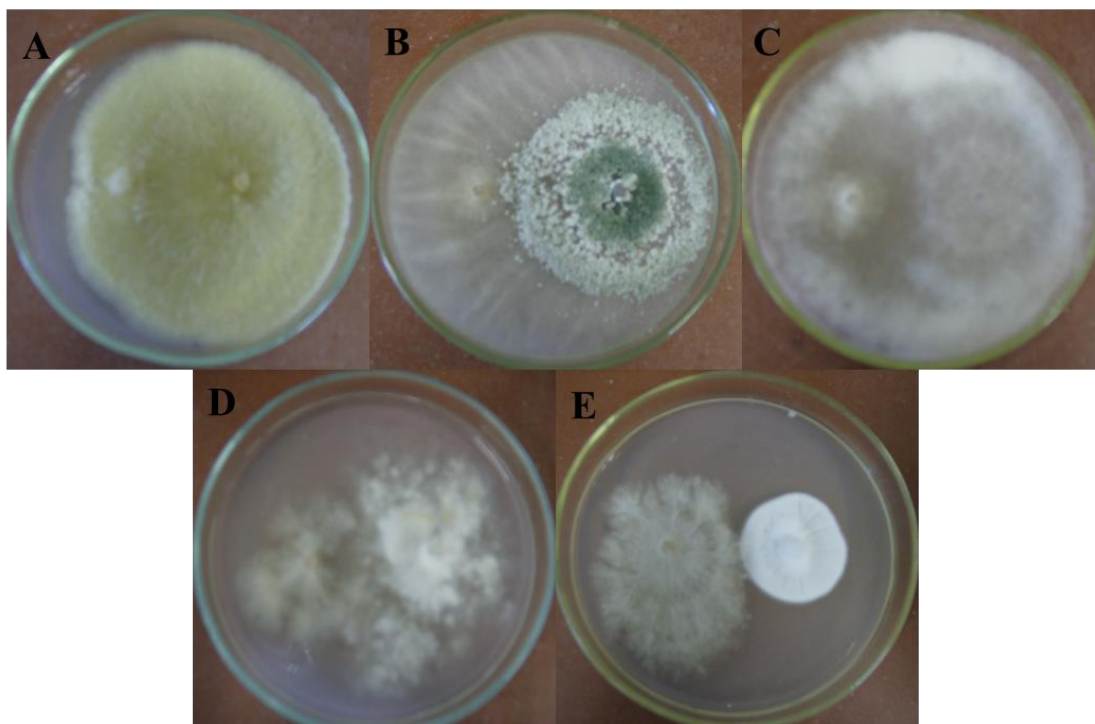
23. ábra: A *Hypomyces odoratus* SZMC 23817 és *Hypomyces pernicius* SZMC 20792 törzsek növekedése a két faj között differenciáló szénforrásokon. A szórásértékek három párhuzamos érték átlagából lettek számítva.

Druzhinina és munkatársai (2006) BIOLOG Phenotype Microarray módszerrel vizsgálták a *Trichoderma reesei* faj vad típusú és mutáns törzseinek szénforrás-hasznosítási profilját. A *T. reesei* QM6a törzs esetében a leggyorsabb növekedést lehetővé tevő szénforrások között számos mono- és oligoszacharid mellett a poliolok (d-arabinitol és eritritol) és a gamma-aminovajsav szerepelt. Vizsgálataink során a *T. aggressivum* f. *aggressivum* SZMC 23834 hatékonyabban hasznosította az i-eritrit, gamma-aminovajsav szénforrásokat a *T. aggressivum* f. *europaeum* SZMC1746 törzshöz képest. *T. reesei* esetében jó növekedést lehetővé tevő szénforrások az elsődleges aminosavak (l-alanin, l-aszparaginsav és l-glutaminsav), valamint néhány szénhidrát és poliol is (Druzhinina és mtsai. 2006). Az általunk vizsgált *H. perniciosus*, *H. odoratus*, *L. fungicola* var. *fungicola*, *T. aggressivum* f. *aggressivum*, *T. aggressivum* f. *europaeum*, *T. decipiens*, *T. harzianum* törzsek esetében az l-alanin, l-aszparaginsav, l-glutaminsav hasznosítható szénforrásnak bizonyultak a kontrollhoz viszonyítva. A *T. reesei* a (D)-tejsav-metilészteren és glükuronamidon szignifikánsan gyengébb növekedést mutatott, mint a kontroll esetében (Druzhinina és mtsai. 2006). A dolgozatban vizsgált *Lecanicillium*, *Hypomyces* és *Trichoderma* törzsek a (D)-tejsav-metilészter és a glükuronamid esetében szintén nem mutattak hatékony növekedést a kontrollhoz viszonyítva.

Seidl és munkatársai (2006) a *T. atroviride* szénforrás-hasznosítási profilját vizsgálták a BIOLOG Phenotype Microarray módszerrel. A vizsgált törzs a pozitív kontrollként alkalmazott D-glükózhoz képest nagyobb növekedést mutatott a gamma-amino vajsav és az N-acetil-D-glükózamin szénforrásokon, míg a gátló szénforrások közé tartoztak az aril-glükozidok, L-aminosavak, biogén és heterociklusos aminok, valamint oligoszacharidok és néhány monoszacharid (L-ramnóz, L-szorbóz, béta-metil-D-galaktozid, D-arabinóz, D-melezitóz) valamint a béta-hidroxi vajsav.

5.2.6 A vizsgált gombatörzsek termesztett gombákkal szembeni in vitro antagonizmusa

Az *in vitro* antagonizmus vizsgálatára irányuló kísérleteinket a **24. ábra** illusztrálja, az eredményeket pedig a **12. táblázat** foglalja össze. A vizsgált patogén törzsek között a legnagyobb agresszivitást (AI: 100) a *T. aggressivum* f. *aggressivum*, *T. aggressivum* f. *europaeum*, *T. decipiens*, *T. harzianum*, valamint a *H. odoratus* törzsek mutatták a csiperkével szemben (**24. A-C ábra**). A *H. perniciosus* törzsek közepes (AI: 83,54-61,62, **24. D ábra**), míg a *L. fungicola* var. *fungicola* törzsek alacsony (AI: 38,85-32,86) agresszivitást mutattak (**24. E ábra**).



24. ábra: Kártevő penészgombák csiperkegombával szembeni *in vitro* antagonizmusának vizsgálata. A képek bal oldalán a csiperke, a jobb oldalon a kártevő gomba telepe látható PDA táptalajon. A csiperkegombát az *in vitro* konfrontáció előtt 7 nappal oltottuk le. **A.** *Hypomyces odoratus* SZMC 20795, **B.** *Trichoderma aggressivum* f. *aggressivum* SZMC 23035, **C.** *Trichoderma decipiens* SZMC 24111, **D.** *Hypomyces perniciosus* SZMC 20792, **E.** *Lecanicillium fungicola* var. *fungicola* SZMC 24042.

A THSC-be tartozó *Trichoderma* izolátumok antagonista potenciálját a megfelelő gazdagombákkal szemben szintén *in vitro* konfrontációs teszttel vizsgáltuk, az eredményeket a **13. táblázat** mutatja. A csiperkegomba telepét a vizsgált *T. harzianum* törzsek teljesen benőtték (AI: 98,67 és 100,00), hasonlóan a *T. aggressivum* f. *aggressivum*-hoz (AI: 100,00), de érdekes módon a csiperke ugyanilyen mértékű érzékenységet mutatott a nem mikoparazitaként számon tartott, ezért a kísérletekben negatív kontrollként alkalmazott *T. reesei*-vel szemben is. A shiitake telepére mind a *T. simmonsii*, mind a *T. pollinicola* képes volt teljesen ránőni (AI: 100,00), míg a *T. guizhouense*-vel szemben a gomba kevésbé tűnt érzékenynek (AI: 57,58) (**25. ábra**). Meglepő módon a *T. reesei* esetében magasabb AI-értékeket figyeltünk meg, mint a patogén *T. pleuroticola* esetében (AI: 80,80 és 73,15) a termesztett shiitakegombán. A laskagomba szintén érzékenynek bizonyult a vizsgált *T. simmonsii* izolátumokkal (SZMC 24248, SZMC 25740 és SZMC 26671) szemben (AI rendre 87,65, 88,70 és 100,0), de

növekedésgátlást okozott a *T. guizhouense* és a *T. harzianum* is. Ezzel szemben a *T. afroharzianum*-mal szemben mérsékelt rezisztenciát figyeltünk meg. A *T. aggressivum* f.

12. táblázat: Csiperkekártevő penészgombák csiperkegombával szembeni *in vitro* antagonizmus-vizsgálat alapján meghatározott agresszivitási index (AI) értékei

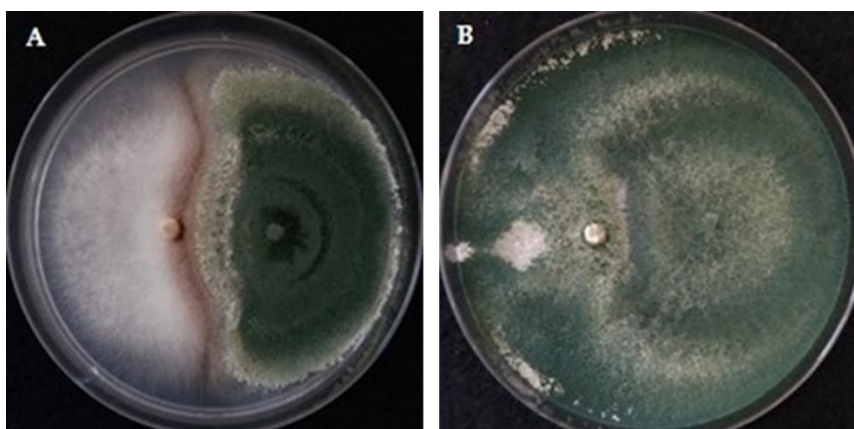
Patogén törzsek	AI
<i>Trichoderma aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i> SZMC 23834	100
<i>T. aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i> DAOM 222156	100
<i>T. aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i> SZMC 23834	100
<i>T. aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i> SZMC 26663	100
<i>T. aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i> SZMC 26664	100
<i>T. aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i> SZMC 26665	100
<i>T. aggressivum</i> f. <i>europaeum</i> SZMC 1746	100
<i>T. aggressivum</i> f. <i>europaeum</i> CBS 433.95	100
<i>T. decipiens</i> SZMC 24111	100
<i>T. decipiens</i> SZMC 24112	100
<i>T. harzianum</i> SZMC 1844	100
<i>Hypomyces odoratus</i> SZMC 23817	100
<i>H. odoratus</i> SZMC 20795	100
<i>H. perniciosus</i> SZMC 20792	83,54
<i>H. perniciosus</i> SZMC 20793	61,62
<i>Lecanicillium fungicola</i> var. <i>fungicola</i> SZMC 20790	32,86
<i>L. fungicola</i> var. <i>fungicola</i> SZMC 23852*	38,85
<i>L. fungicola</i> var. <i>fungicola</i> SZMC 23856	36,65
<i>L. fungicola</i> var. <i>fungicola</i> SZMC 23857*	35,76

*: mikovírust hordozó törzsek (Kartali és mtsai., 2017)

aggressivum-ról kiderült, hogy képes megfertőzni a *P. ostreatus*-t, amelyet egy magyarországi gombaüzemben egy Ta4-járvány kitörése idején a szomszédos *A. bisporus* termesztőházakban termesztettek (Hatvani és mtsai., 2019).

13. táblázat: *Trichoderma* izolátumok agresszivitási index (AI) értékei termesztett gombákkal szembeni *in vitro* antagonizmus-tesztekben (2 párhuzamos átlaga \pm szórás)

<i>Trichoderma</i> törzsek	AI		
	Csiperkegomba	Laskagomba	Shiitake
<i>T. afroharzianum</i> SZMC 12432	-	80,90 \pm 1,22	-
<i>T. afroharzianum</i> SZMC 25728	-	83,84 \pm 0,98	-
<i>T. afroharzianum</i> SZMC 26672	-	80,97 \pm 2,81	-
<i>T. atrobrunneum</i> SZMC 25744	-	-	81,99 \pm 1,87
<i>T. atrobrunneum</i> SZMC 26673	-	81,90 \pm 0,00	-
<i>T. guizhouense</i> SZMC 22514	-	87,33 \pm 2,45	-
<i>T. guizhouense</i> SZMC 25749	-	-	57,58 \pm 1,92
<i>T. guizhouense</i> SZMC 26669	-	85,67 \pm 1,37	-
<i>T. harzianum</i> SZMC 1764	98,67 \pm 1,15	-	-
<i>T. harzianum</i> SZMC 1844	100,00 \pm 0,00	-	-
<i>T. harzianum</i> SZMC 25730	-	86,44 \pm 0,78	-
<i>T. pollinicola</i> SZMC 24399	-	-	100,00 \pm 0,00
<i>T. simmonsii</i> SZMC 24248	-	-	100,00 \pm 0,00
<i>T. simmonsii</i> SZMC 25740	-	-	100,00 \pm 0,00
<i>T. simmonsii</i> SZMC 26671	-	88,70 \pm 1,67	-
<i>T. aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i> SZMC 23834	100,00 \pm 0,00	-	-
<i>T. pleuroticola</i> SZMC 23033	-	87,83 \pm 1,41	73,15 \pm 1,61
<i>T. reesei</i> SZMC 22614	100,00 \pm 0,00	82,66 \pm 0,00	80,80 \pm 2,11



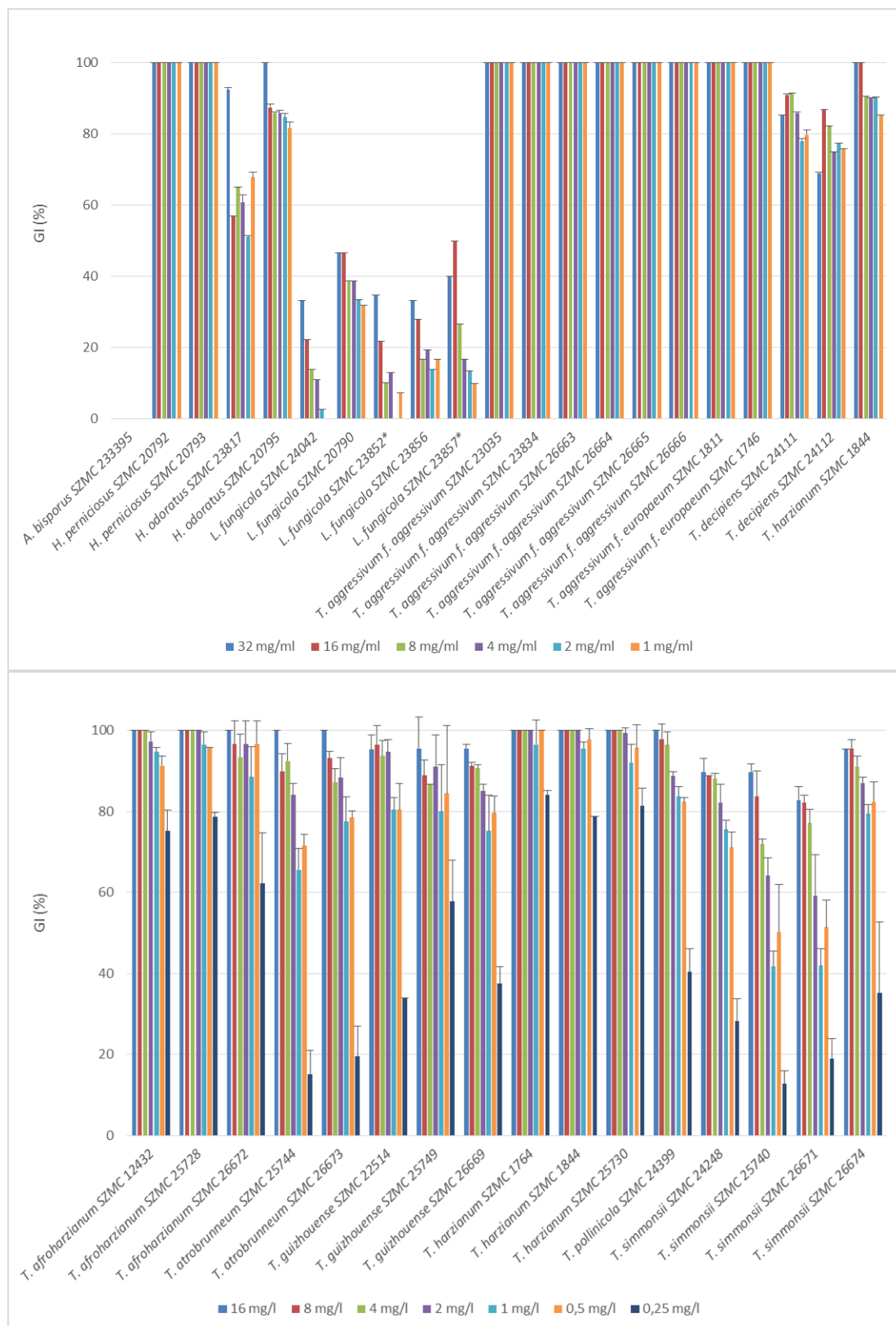
25. ábra: *In vitro* konfrontáció *Lentinula edodes* (a csészék bal oldalán) és *Trichoderma* izolátumok (csészék jobb oldalán) között PDA táptalajon. A shiitakegombát a *Trichoderma* leoltása előtt 5 nappal oltottuk le. **A:** *T. guizhouense* SZMC 25749, **B:** *T. simmonsii* SZMC 24248. A csészefotók a *Trichoderma* leoltása után 7 nappal készültek.

Az eredmények összhangban vannak a korábban közölt adatokkal (Hatvani és mtsai., 2012, Komoń-Zelazowska és mtsai., 2007, Kosanović és mtsai., 2013, Goltapeh és mtsai., 2006), amelyek szintén dokumentálták az *A. bisporus* *T. harzianum* általi *in vitro* kolonizációját. Aydoğdu és munkatársai (2020) vizsgálatában a *T. harzianum* *in vitro* és *in vivo* kevésbé bizonyult károsnak a csiperkegombára, mint a *T. aggressivum* f. *aggressivum*. A csiperke nagyfokú érzékenységet mutatott a nem mikoparazita *T. reesei* iránt is, ami megerősíti a Komoń-Zelazowska és munkatársai (2007) által kapott eredményeket. A shiitake-termőtestek mesterséges beoltása a *T. guizhouense* T58 és T59 törzsekkel súlyos zöldpenészes tünetek kialakulásához vezetett (Luković és mtsai., 2020). A laskagombát erősen antagonizálták a *T. simmonsii*, valamint a *T. harzianum* és a *T. guizhouense* törzsek. A hatás hasonló volt, mint a *T. pleurotica*, a *P. ostreatus* ismert *Trichoderma*-kórokozója esetében (Hatvani és mtsai., 2012, Komoń-Zelazowska és mtsai., 2007, Innocenti és mtsai., 2019). Megfigyeléseinkkel ellentétben Innocenti és munkatársai (2019) vizsgálatában a *T. guizhouense* nem mutatott magas agresszivitást a laskagombával szemben. A *Trichoderma* és *Pleurotus* kölcsönhatás típusának vizsgálata azt mutatta, hogy a *Trichoderma* fajok a *P. ostreatus* micéliumának növekedésére a helyért és a tápanyagokért való versengés révén hatottak, és sem a hifák kölcsönhatása, sem az illékony vagy nem illékony metabolitok hatása nem jelentkezett (Innocenti és mtsai., 2019). Kísérleteinkben a *T. afroharzianum* csak mérsékelten bizonyult agresszívnek (AI: 83,84-80,90) a laskagombával szemben, ami alátámasztja Luković és munkatársai (2021) megállapításait. Szerbiában és Észak-Macedóniában a laskagomba zöldpenészes megbetegedésének uralkodó kórokozói a THSC, a *T. pleuroti* és a *T. pleurotica*, azonban a *T. pleuroti*-t e vizsgálat során nem találták meg Szerbiában (Luković és mtsai 2019). A shiitakegombán a zöldpenészes megbetegedés uralkodó kórokozója Szerbiában a THSC.

5.3 A vizsgált gombakártevő penésztörzsek elleni védekezés lehetőségei

5.3.1 Fungicidek gombakártevő penészgombák növekedésére gyakorolt hatása

A termesztett csiperkegomba kártevő penészgombái közül a prokloráz alacsony koncentrációban (2-32 mg/l) szignifikáns különbség nélkül ($p>0,05$) gátolta a vizsgált *Trichoderma* izolátumok többségének növekedését, azonban egyes *T. harzianum*, *T. decipiens*, *L. fungicola* és *H. odoratus* törzsek toleranciát mutattak a fungiciddel szemben, a többi izolátumtól eltérően még a legmagasabb vizsgált koncentráció (32 mg/l) mellett is képesek voltak növekedni ($p<0,05$) (26. ábra). A prokloráz alacsony koncentrációban (2-16 mg/l), szignifikáns különbség nélkül ($p>0,05$)) hatékonyan gátolta a THSC-komplexumba tartozó



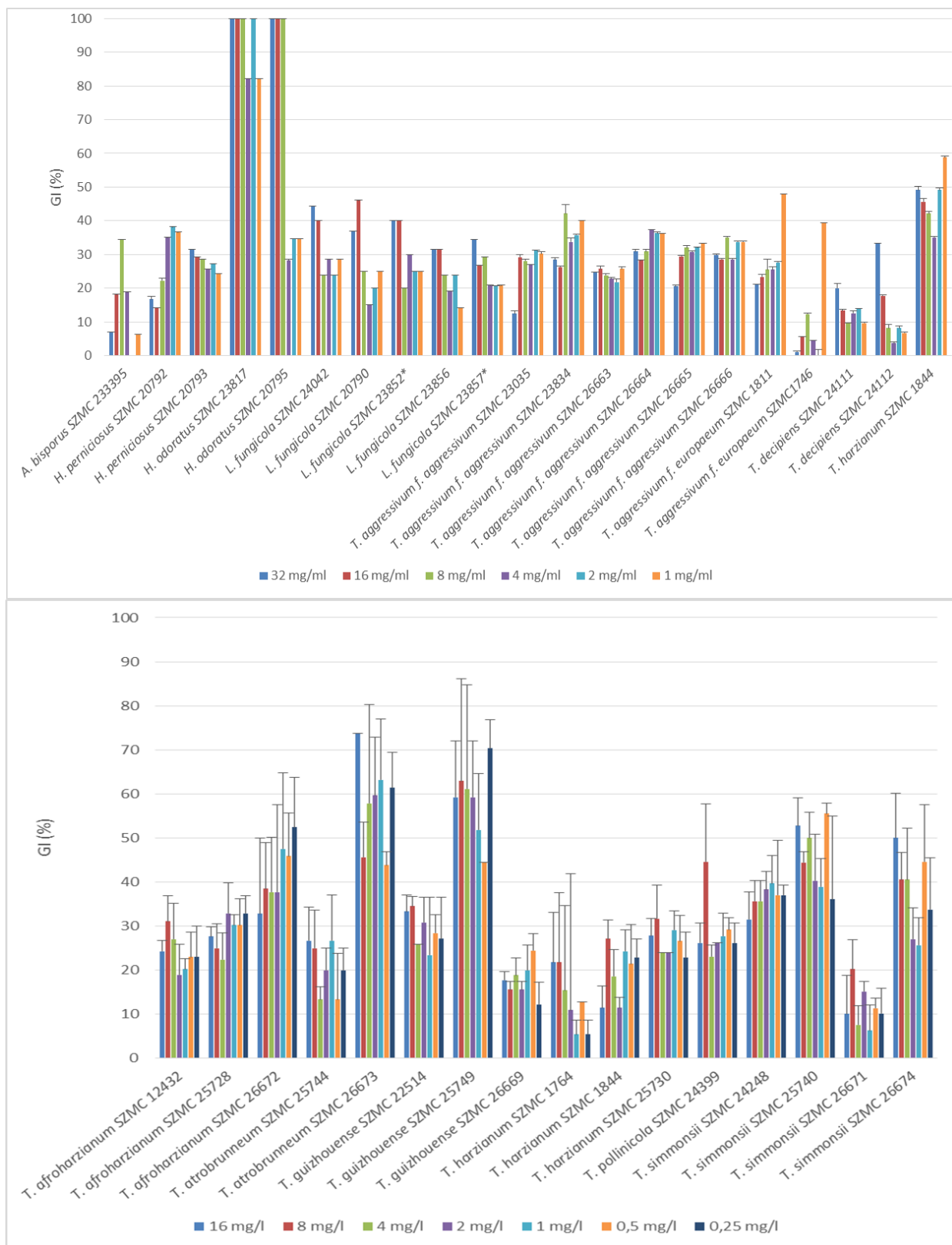
26. ábra: A prochloráz csiperkekártevő penészgombák növekedésére gyakorolt hatása. A diagramon feltüntetett adatok a vizsgált törzsek micélnövekedésére gyakorolt gátlást számszerűsítő gátlási index (GI, %) értékek (2 párhuzamos átlaga±szórás). *: mikovírust tartalmazó törzsek (Kartali és mtsai., 2017)

Trichoderma izolátumok többségének növekedését, azonban egyes *T. simmonsii* törzsek toleranciát mutattak a fungiciddel szemben, ugyanis a többi izolátumhoz képest még a legmagasabb vizsgált koncentrációban (16 mg/l) is növekedést mutattak a vegyület jelenlétében ($p < 0,05$) (**26. ábra**).

Bár a metrafenon képes volt teljesen gátolni a *Hypomyces odoratus* törzsek növekedését 8-32 mg/l-es koncentrációban ($p < 0,05$), a többi törzs túlnyomó többségére csak mérsékelten hatott, a vizsgált koncentrációértékek között szignifikáns különbség nem volt, beleértve a legmagasabb dózist is (32 mg/l, $p > 0,05$) (**27. ábra**). A kereskedelmi forgalomban kapható metrafenon (Harvinta) képes volt jelentősen gátolni egyes *Trichoderma* törzsek (*T. atrobrunneum* SZMC 26673, *T. simmonsii* SZMC 26674 és SZMC 25740, *T. guizhouense* SZMC 25749) növekedését 2-16 mg/l-es koncentrációban a többi izolátumhoz képest ($p < 0,05$), (16 mg/l, $p > 0,05$) (**27. ábra**).

Luković és munkatársai (2020) szintén vizsgálták *in vitro* tenyészeteken, valamint gombatermesztő házakban *Trichoderma* törzsek proklorázzal és metrafenonnal szembeni érzékenységét. Minden általuk vizsgált törzs (*T. aggressivum* f. *europaeum*, *T. pleuroticola*, *T. pleuroti*, THSC) érzékenynek bizonyult a proklorázra ($ED_{50} < 0,4$ mg/ml) és jelentősen érzékenynek a metrafenonra ($ED_{50} < 4$ mg/ml). A legérzékenyebbek mindkét fungicid esetében azok a THSC-komplexumba tartozó törzsek voltak, amelyek laskagomba-termesztésből származtak. A metrafenonra a legnagyobb érzékenységet a laskagomba-termesztésből származó törzsek mutatták ($ED_{50} < 1,43$ mg/ml), míg a csiperkegomba és a shiitakegomba termesztéséből származó törzsek hasonló érzékenységet mutattak ($ED_{50} < 3,64$ mg/ml).

Luković és munkatársai (2021) szerint a metrafenon hatékonyan elnyomta a THSC-hez tartozó zöldpenész izolátumokat, köztük a *T. guizhouense* T58 és a *T. afroharzianum* KG10 törzseket. Ezzel szemben a prokloráz (Sporgon 50 WP) a korábbi megfigyelésekkel (Luković és mtsai., 2020, Hatvani és mtsai., 2012, Kosanović és mtsai., 2013, Innocenti és mtsai., 2019, Milijašević-Marčić és mtsai., 2017, Šantrić és mtsai., 2018, Stanojević és mtsai., 2019) összhangban a vizsgált zöldpenész-kórokozók többségének növekedését nagy sikerrel gátolta. Mindazonáltal a *T. simmonsii* izolátumok az SZMC 26671 törzs kivételével még akkor is képesek voltak növekedni, ha a fungicidet a legmagasabb koncentrációban (16 mg/l) alkalmaztuk.



27. ábra: A metrafenon csiperkekártevő penészgombák növekedésére gyakorolt hatása. A diagramon feltüntetett adatok a vizsgált törzsek micélnövekedésére gyakorolt gátlását számszerűsítő gátlási index (GI, %) értékek (2 párhuzamos átlaga±szórás). *: mikovírust tartalmazó törzsek (Kartali és mtsai., 2017)

5.3.2. *Aureobasidium pullulans* törzsek *in vitro* antagonista képességének és az általuk termelt illékony vegyületek gombakártevőkkel szembeni gátló hatásának vizsgálata

Az *in vitro* antagonizmus-vizsgálatok során, ahol a nem illékony vegyületek (NVOC) hatásait vizsgáltuk, az egyes *Aureobasidium pullulans* törzsek nem fejtettek ki gátló hatást a vizsgált gombakártevő penészgombák növekedésére.

Megvizsgáltuk három *A. pullulans* törzs illékony vegyületeinek (VOC) gátló hatását a termesztett gombák patogén penészgombáival szemben. Az *A. pullulans* SZMC 26853 által termelt illékony vegyületek rendelkeztek a legjobb növekedésgátló hatással a kontrollhoz képest. Hatékony növekedésgátlás a *H. odoratus*, *H. pernicius* és *L. fungicola* törzsek esetében mutatkozott. Az *A. pullulans* SZMC 26853 törzs illékony vegyületeinek hatását csiperkegombán (*Agaricus bisporus*) és laskagombán (*Pleurotus ostreatus*) is teszteltük. A **14. táblázatban** bemutatott eredményeink alapján az illékony vegyületek kisebb mértékű gátló hatást fejtettek ki a termesztett gombák micéliumnövekedésére.

Roberti és munkatársai (2019) megállapították, hogy a laskagomba termesztésében biokontroll ágensként alkalmazható az *A. pullulans* élesztőgomba L1 és L8 törzse. A törzsek illékony és nem illékony vegyületei nem befolyásolták a laskagomba növekedését, a kórokozó *Trichoderma* törzsekkel szemben viszont gátló hatást fejtettek ki. A vizsgálatok során mindkét törzs hatékonyan gátolta a *T. pleuroti* és *T. pleuroticola* növekedését. Di Francesco és munkatársai (2015) kimutatták, hogy az *A. pullulans* L1 és L8 törzse hatékony a barack barna rothadását okozó *Monilinia laxa* kórokozóval szemben, Zhang és munkatársai (2010) pedig megfigyelték, hogy az *A. pullulans* PL5 törzse alkalmazható barack, alma és szilva betakarítás utáni kártevői elleni védekezésben. Moura és munkatársai (2020) alapján az *Aureobasidium pullulans* killer toxint termelő törzsei eredményesen használhatóak a *Penicillium digitatum* és *Geotrichum citri-aurantii* ellen a citrusfélék tárolása során.

Az általunk vizsgált, gombatermesztésben kártevő penészgombák növekedését gátolni képes *Aureobasidium* törzseket potenciális biokontroll ágensek lehetnek a csiperketermesztésben.

14. táblázat: *Aureobasidium pullulans* törzsek illékony vegyületeinek csiperkekártevő penészgombák és termesztett gombák növekedésére gyakorolt hatása. A táblázatban feltüntetett adatok a vizsgált gombák telepátmérőinek növekedési sebességei (mm/nap) (2 párhuzamos átlaga \pm szórás érték)

Patogén törzs	<i>A. pullulans</i> SZMC 26855	<i>A. pullulans</i> SZMC 26853	<i>A. pullulans</i> SZMC 26854	Kontroll
<i>T. aggressivum</i> f. <i>europaeum</i> SZMC 1746	26,0 \pm 1,7	27,0 \pm 2,6	29,3 \pm 0,6	34,5 \pm 0,7
<i>T. aggressivum</i> f. <i>europaeum</i> SZMC 1811	NA	32,00 \pm 0,00	NA	33,00 \pm 0,00
<i>T. aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i> SZMC 23834	27,30 \pm 2,10	25,00 \pm 0,00	28,30 \pm 2,90	34,50 \pm 0,70
<i>T. aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i> SZMC 23035	NA	38,00 \pm 0,00	NA	42,00 \pm 0,00
<i>T. harzianum</i> SZMC 1844	39,30 \pm 2,30	46,0 \pm 1,70	45,70 \pm 1,20	43,00 \pm 0,00
<i>T. decipiens</i> SZMC 24111	17,67 \pm 1,50	19,00 \pm 1,70	17,00 \pm 1,00	23,50 \pm 2,10
<i>T. decipiens</i> SZMC 24112	NA	18,30 \pm 4,90	NA	21,50 \pm 4,20
<i>H. perniciosus</i> SZMC 20793	0,00 \pm 0,00	0,00 \pm 0,00	0 \pm 0	6,75 \pm 2,10
<i>H. perniciosus</i> SZMC 20792	NA	1,8 \pm 1,40	NA	2,30 \pm 0,00
<i>H. odoratus</i> SZMC 23817	5,50 \pm 0,70	1,73 \pm 2,10	4,40 \pm 6,08	11,30 \pm 2,90
<i>H. odoratus</i> SZMC 20795	NA	9,3 \pm 11,30	NA	18,50 \pm 23,30
<i>L. fungicola</i> SZMC 20790	0,53 \pm 5,69	0,25 \pm 0,00	1,02 \pm 13,40	1,57 \pm 3,06
<i>L. fungicola</i> SZMC 23852*	0,42 \pm 0,00	0,44 \pm 0,57	0,58 \pm 1,00	1,33 \pm 1,00
<i>L. fungicola</i> SZMC 23856	NA	0,79 \pm 1,40	NA	1,00 \pm 0,0
<i>L. fungicola</i> SZMC23857*	NA	0,96 \pm 0,70	NA	1,00 \pm 1,70
<i>Agaricus bisporus</i> SZMC 23395	NA	3,50 \pm 0,60	NA	4,10 \pm 3,61
<i>Pleurotus ostreatus</i> SZMC 23392	NA	8,80 \pm 14,40	NA	11,40 \pm 0,00

NA (nincs adat): az adott törzseket nem vizsgáltuk *Aureobasidium pullulans* SZMC 26855 és SZMC 26854 törzsekkel szemben. *mikovírust hordozó törzsek (Kartali és mtsai., 2017)

6. ÖSSZEFOGLALÁS

Világviszonylatban a csiperke, laskagomba és shiitake termesztésében egyaránt nagy termés kiesést és gazdasági károkat idéznek elő a kártevő *Trichoderma*, *Hypomyces* és *Lecanicillium fungicola* penészgombák. A világ számos gombatermesztő országából jelezték a *T. aggressivum* f. *aggressivum*, *T. aggressivum* f. *europaeum*, *T. pleuroti*, *T. pleuroticola*, valamint a THSC (*Trichoderma harzianum* fajkomplexum) bizonyos fajai által előidézett nagy termésveszteségeket. A kétspórás csiperke (*Agaricus bisporus*) és az ördögszekér laskagomba (*Pleurotus eryngii*) termesztése esetében a *Hypomyces odoratus* szintén nagyobb termés kieséseket okoz.

Munkánk során célul tűztük ki gombakórokozó *Trichoderma*, *Lecanicillium* és *Hypomyces* törzsek gyűjtését, illetve új törzsek izolálást és fajszerű azonosítását magyarországi, horvátországi és szerbiai mintákból, továbbá, különböző környezeti tényezők (hőmérséklet, pH, vízaktivitás) hatásának vizsgálata, a törzsek szénforrás-hasznosítási profiljának megállapítása és termesztett gombákkal szembeni *in vitro* antagonista képességeik felmérése is céljaink között szerepelt. Meghatároztuk a prokloráz és metrafenon különböző gombakártevő penészekre gyakorolt hatását. Tanulmányoztuk lehetséges biokontroll aktivitással rendelkező *Aureobasidium pullulans* törzsek illékony és nem illékony vegyületeinek gombakártevő penészgombákra gyakorolt esetleges gátló hatását.

A fajazonosítási vizsgálatok eredményeként kimutattuk, hogy Magyarországon, Horvátországban és Szerbiában a jelenlegi zöldpenészes fertőzésekért a *T. aggressivum* f. *aggressivum* tehető felelőssé a csiperkegomba termesztésében. Szekvenciaalapú fajazonosítással elsőként igazoltuk, hogy Európában megjelent a *Trichoderma aggressivum* amerikai alfaja. A THSC fajkomplexumba tartozó törzsek ITS, *tef1*, *cal1* és *rpb2* szekvenciáik alapján történő pontos fajazonosításának eredményeképpen a *T. afroharzianum*, *T. atrobrunneum*, *T. guizhouense*, *T. pollinicola* és *T. simmonsii* fajokat találtuk. Fiziológiai vizsgálataink során kimutattuk, hogy a patogének és a termesztett gomba növekedési optimuma a legtöbb vizsgált paraméter tekintetében megegyezik. Valódi különbség egyetlen esetben mutatkozott: a *Lecanicillium fungicola* var. *fungicola* törzsek a többi izolátummal ellentétben 30 °C-os hőmérsékleten nem voltak képesek növekedésre.

A szénforrás-hasznosítási vizsgálatok esetében a szénforrások többségét hasznosították a patogén penészgombák. Egyes szénforrások, pl. a csersav és vanillin. gátló hatást fejtettek ki a micéliumnövekedésre. Az *in vitro* antagonizmus tesztek esetében a patogén penészek többsége nagymértékben gátolta a termesztett gombákat. A kórokozók elleni védekezési

lehetőségeket célzó vizsgálatok eredményei alapján prokloráz jelenlétében a *Trichoderma* törzsek többsége nem mutat növekedést, míg metrafenon jelenlétében nem tapasztalható nagymértékű növekedésgátlás. Az *Aureobasidium pullulans* törzsek esetében egy törzs mutatkozott hatékonynak, mely a jövőben biokontroll ágensként alkalmazható lehet.

Legfontosabb eredményeink az alábbi pontokban foglalhatók össze:

- Szekvenciaalapú fajazonosítással elsőként igazoltuk a *T. aggressivum* f. *aggressivum* észak-amerikai zöldpenész-alfaj magyarországi (egyben európai) előfordulását (Hatvani és mtsai., 2017).
- Elsőként igazoltuk a csiperkekártevőként ismert *T. aggressivum* faj előfordulását laskagomba termesztésében.
- Elsőként igazoltuk a *T. decipiens* faj csiperketermesztésben történő előfordulását és kártételét.
- Elsőként igazoltuk laskagomba-termesztésben a *T. atrobrunneum*, *T. afroharzianum*, *T. simmonsii* és *T. guizhouense*, shiitake termesztésében pedig a *T. atrobrunneum*, *T. pollinicola*, *T. simmonsii* és *T. guizhouense* fajok zöldpenész-kórokozóként történő előfordulását (Allaga és mtsai., 2021).
- A fiziológiai vizsgálatok során megállapítottuk, hogy a legtöbb kártevő penészgomba a termesztett gombák által is preferált hőmérsékleti, pH és vízaktivitási értékeken mutat növekedést.
- Elsőként határoztuk meg *L. fungicola*, *H. odoratus* és *H. perniciosus* fajokba tartozó törzsek BIOLOG-szénforráshasznosítási profiljait.
- Megállapítottuk, hogy a *T. aggressivum* f. *aggressivum* bizonyos szénforrásokat (N-acetil glükózamin, kinasav, gamma-amino vajsav, D-szorbitol, D-fruktóz) hatékonyabban képes hasznosítani, mint a *T. aggressivum* f. *europaeum*.
- A mikovírus-hordozó és vírussal nem fertőzött *Lecanicillium* törzsek szénforrás-hasznosítási profiljai, valamint ökofiziológiai és fungicidérzékenységi jellemzőik között nem találtunk jelentős különbséget.
- Az *in vitro* antagonizmus-vizsgálatok során 100%-os agresszivitási index értékeket a csiperkegombával szemben a *T. aggressivum* törzsek, a termesztett shiitake- és laskagombával szemben pedig a *T. pleuroti*, *T. pleuroticola*, valamint a THSC fajkomplexumba tartozó izolátumok esetében kaptunk.

- A csiperke termesztésében fertőzéseket okozó patogén penészgombák izolátumai esetében a vizsgált, kereskedelmi gombatermesztésben is alkalmazott prokloráz és metrafenon fungicidek hatékony gátló hatását mutattuk ki.
- Az *Aureobasidium pullulans* törzsekkel végzett biokontroll kísérletekkel kapcsolatban megállapítottuk, hogy az Y43 izolátum hatékony lehet a patogén penészgombákkal szembeni védekezésben.

7. SUMMARY

Globally, the cultivation of champignon, oyster mushroom and shiitake is subject to major yield and economic losses due to the presence of harmful moulds (various *Trichoderma* and *Hypomyces* species, *Lecanicillium fungicola*). Huge crop losses were reported from many mushroom-producing countries worldwide due to *T. aggressivum* f. *aggressivum*, *T. aggressivum* f. *europaeum*, *T. pleuroti*, *T. pleuroticola* and certain species of the *Trichoderma harzianum* species complex (THSC). *Hypomyces odoratus* also causes major yield losses in the cultivation of champignon (*Agaricus bisporus*) and king oyster mushroom (*Pleurotus eryngii*).

The aim of our work was to collect, and isolate new strains of mushroom pathogenic *Trichoderma*, *Lecanicillium* and *Hypomyces* strains from samples collected in Hungary, Croatia and Serbia, and to identify them to species level. Further we intended to study the effect of different environmental factors (temperature, pH, water activity) on the isolated strains, to determine the carbon source utilization profiles of the strains and to assess their *in vitro* antagonistic ability against cultivated mushrooms. In the search for control options against the moulds, the effects of prochloraz and metrafenone were determined. The potential inhibitory effects of volatile and non-volatile compounds of *Aureobasidium pullulans* strains with potential biocontrol activity against mushroom-pathogenic moulds were also studied.

As a result of species identification it was shown that *T. aggressivum* f. *aggressivum* is responsible for the current green mould infestations in champignon cultivation in Hungary, Croatia and Serbia. Sequence-based species identification revealed the emergence of the North American subspecies *Trichoderma aggressivum* f. *aggressivum* in European mushroom farms. Accurate species identification of strains belonging to the THSC species complex based on their ITS, *tef1*, *cal1* and *rpb2* sequences resulted in the identification of the species *T. afroharzianum*, *T. atrobrunneum*, *T. guizhouense*, *T. pollinicola* and *T. simmonsii*. Our physiological studies showed that the growth range of the pathogens and the cultivated mushrooms were identical for most of the parameters studied. A real difference was observed only for *Lecanicillium fungicola* var. *fungicola* strains, which – in contrast to the other isolates – were not able to grow at 30 °C.

In the carbon source utilization studies, most of the carbon sources were utilized by the pathogenic moulds. Certain carbon sources, e.g., tannic acid and vanillin inhibited mycelial growth. In the *in vitro* antagonism tests, most of the pathogenic moulds were highly inhibitory to the cultivated mushrooms. In our studies aimed at control measures it was shown that in the

presence of prochloraz the majority of *Trichoderma* strains did not show growth, while no high growth inhibition could be observed in the presence of metrafenone. A strain of *Aureobasidium pullulans* was shown to be an effective, promising biocontrol agent for future applications.

Our most important results are summarized below:

- By sequence-based species identification we firstly confirmed the occurrence of the North American green mould subspecies *T. aggressivum* f. *aggressivum* in Hungary (and Europe) (Hatvani et al., 2017).
- We firstly confirmed *T. aggressivum*, a species known before from champignon cultivation, as an oyster mushroom pathogen.
- We firstly confirmed the occurrence and damage of the species *T. decipiens* in champignon cultivation.
- We were the first to confirm the occurrence of *T. atrobrunneum*, *T. afroharzianum*, *T. simmonsii* and *T. guizhouense* as green mold pathogens in oyster mushroom cultivation, as well as *T. atrobrunneum*, *T. pollinicola*, *T. simmonsii* and *T. guizhouense* as green mold pathogens in shiitake cultivation (Allaga et al., 2021).
- Our physiological studies have shown that most pathogenic moulds grow optimally at the same temperature, pH and water activity values as the cultivated mushrooms.
- We first determined the BIOLOG carbon source utilization profiles of the mould species *L. fungicola*, *H. odoratus* and *H. perniciosus*.
- We found that *T. aggressivum* f. *aggressivum* is able to utilize certain carbon sources (N-acetyl glucosamine, quinic acid, gamma-amino butyric acid, D-sorbitol, D-fructose) more efficiently than *T. aggressivum* f. *europaeum*.
- No significant differences were found between the carbon source utilization profiles, ecophysiological characteristics and fungicide susceptibilities of mycovirus-containing and mycovirus-free *Lecanicillium* strains.
- In the *in vitro* antagonism tests, 100% aggressivity index values were measured for *T. aggressivum* strains against *A. bisporus*, as well as for *T. pleuroti*, *T. pleuroticola*, and for the strains belonging to the THSC species complex against cultivated *L. edodes* and *P. ostreatus*.

- The tested fungicides, prochloraz and metrafenone, also used in commercial mushroom cultivation, were shown to be effective inhibitors of pathogenic moulds causing infections in mushroom cultivation.
- Biocontrol experiments with strains of *Aureobasidium pullulans* revealed that the isolate Y43 can be effective in the control of mushroom-pathogenic fungi.

8. IRODALOMJEGYZÉK

- Abubaker KS, Sjaarda C, Castle AJ (2013) Regulation of three genes encoding cell-wall-degrading enzymes of *Trichoderma aggressivum* during interaction with *Agaricus bisporus*. *Can J Microbiol* 59:417–424, doi: 10.1139/cjm-2013-0173
- Abosriwil SO, Clancy KJ (2002) A protocol for evaluation of the role of disinfectants in limiting pathogens and weed moulds in commercial mushroom production. *Pest Manag Sci* 58:282–289, doi: 10.1002/ps.458
- Abosriwil SO, Clancy KJ (2003) A mini-bag technique for evaluation of fungicide effects on *Trichoderma* spp. in mushroom compost. *Pest Manag Sci* 60:350–358, doi: 10.1002/ps.827
- Adie B, Grogan H, Archer S, Mills P (2006) Temporal and spatial dispersal of *Cladobotryum* conidia in the controlled environment of a mushroom growing room. *Appl Environ Microbiol* 72:7212–7217, doi: 10.1128/AEM.01369-06
- Allaga H, Zhumakayev A, Büchner R, Kocsubé S, Szűcs A, Vágvölgyi Cs, Kredics L, Hatvani L (2021) Members of the *Trichoderma harzianum* species complex with mushroom pathogenic potential. *Agronomy* 11(12): 2434, doi: 10.3390/agronomy11122434
- Alice B, Kustudia M (2004) Mushroom Cultivation and Marketing. NCAT ATTRA Publication No. IP087.
- Al-Rubaiey WL, Al-Juboory HH (2020) Molecular identification of *Trichoderma longibrachiatum* causing green mold in *Pleurotus eryngii* culture media. *Plant Arch* 20:181–184
- Anderson MG, Beyer DM, Wuest PJ (2001) Yield comparison of hybrid *Agaricus* mushroom strains as a measure of resistance to *Trichoderma* green mold. *Plant Dis* 85:731–734, doi: 10.1094/PDIS.2001.85.7.731
- Angelini P, Pagiotti R, Granetti B (2008) Effect of antimicrobial activity of *Melaleuca alternifolia* essential oil on antagonistic potential of *Pleurotus* spp. against *Trichoderma harzianum* in dual culture. *World J Microbiol Biotechnol* 24:197–202, doi:10.1007/s11274-007-9456-x
- Angelini P, Pagiotti R, Venanzoni R, Granetti B (2009) Antifungal and allelopathic effects of asafetida against *Trichoderma harzianum* and *Pleurotus* spp. *Allelopathy J* 23:357–368
- Aydoğdu M, Kurbetli I, Kitapçı A, Sülü G (2020) Aggressiveness of green mould on cultivated mushroom (*Agaricus bisporus*) in Turkey. *J Plant Dis Prot* 127:695–708, doi: 10.1007/s41348-020-00328-8
- Aydoğdu M; Sülü SM; Kurbetli İ; Sülü G (2021) *In vitro* and *in vivo* biological control of the green mold using different bacteria in button mushroom cultivation. *Egypt J Biol Pest Control* 31: 1–11, doi:10.1186/s41938-021-00401-w
- Atanasova L, Druzhinina IS (2010) Review: Global nutrient profiling by Phenotype MicroArrays: a tool complementing genomic and proteomic studies in conidial fungi. *J Zhejiang Univ Sci B* 11(3):151–68, doi: 10.1631/jzus.B1000007.
- Baars J, Rutjens J, Mumm R (2011) Can volatiles emitted by compost during spawn run be used to detect green mould infection early? In: *Proceedings of the 7th International Conference on Mushroom Biology and Mushroom Products (ICMBMP7)*, Arcachon, France, 4-7 October 2011. pp 469–478
- Back CG, Kim YH, Jo WS, Chung H, Jung HY (2010) Cobweb disease on *Agaricus bisporus* caused by *Cladobotryum mycophilum* in Korea. *J Gen Plant Pathol* 76: 232, doi: 10.1007/s10327-010-0236-3
- Ballero M, Mascia E, Rescigno A, Teulada ESD (1990) Use of *Pleurotus* for transformation of polyphenols in waste waters from olive presses into proteins. *Micol Ital* 19:39–41
- Becker D, Kiess M, Bruckner H (1997) Structures of peptaibol antibiotics hypomurocin A and B from the ascomycetous fungus *Hypocrea muroiana* Hino et Katsumoto. *Liebigs Annalen-Recueil* 4:767–72, doi:10.1002/jlac.199719970421

- Berendsen RL, Baars JJP, Kalkhove SIC, Lugones LG, Wösten HAB, Bakker PAHM (2010) Pathogen profile *Lecanicillium fungicola*: causal agent of dry bubble disease in white-button mushroom. *Mol Plant Pathol* 11: 585–595, doi:10.1111/J.1364-3703.2010.00627.X
- Berendsen RL (2011) Dry bubble disease of the white button mushroom. Ecology and control of *Lecanicillium fungicola* (Doctoral dissertation, Utrecht University)
- Berendsen RL, Kalkhove SIC, Lugones LG, Baars JJP, Wösten HAB, Bakker PAHM (2012) Effects of fluorescent *Pseudomonas* spp. isolated from mushroom cultures on *Lecanicillium fungicola*. *Biological control* 63(2): 210–221, doi:10.1016/j.biocontrol.2012.07.012
- Berendsen RL, Kalkhove SIC, Lugones LG, Wösten HAB, Bakker PAHM (2012) Germination of *Lecanicillium fungicola* in the mycosphere of *Agaricus bisporus*. *Environ Microbiol Rep* 4(2): 227–233, doi:10.1111/j.1758-2229.2011.00325.x
- Berendsen RL, Kalkhove SIC, Lugones LG, Baars JJP, Bakker PAHM (2013) Effects of the mushroom-volatile 1-octen-3-ol on dry bubble disease. *App Microbiol Biotechnol* 97:5535–5543, doi: 10.1007/s00253-013-4793-1
- Bernardo D, Cabo AP, Novaes-Ledieu M, Mendoza CG (2004) *Verticillium* disease or “dry bubble” of cultivated mushrooms: the *Agaricus bisporus* lectin recognizes and binds the *Verticillium fungicola* cell wall glucogalactomannan. *Can J Microbiol* 50: 729–735, doi: 10.1139/w04-047
- Bhatt N, Singh RP (2002) Casing soil bacteria as biocontrol agents against the mycoparasitic fungi of *Agaricus bisporus*. In: Proceedings of the 4th International Conference on Mushroom Biology and Mushroom Products, Cuernavaca, Morelos, Mexico, 20–23 February 2002. pp 1–9
- Błaszczuk L, Popiel D, Chelkowski J, Koczyk G, Samuels GJ, Sobieralski K, Siwulski M (2011) Species diversity of *Trichoderma* in Poland. *J Appl Genetics* (2011) 52:233–243, doi: 10.1007/s13353-011-0039-z
- Błaszczuk L, Siwulski M, Sobieralski K, Frużyńska-Jóźwiak D (2013) Diversity of *Trichoderma* spp. causing *Pleurotus* green mould diseases in Central Europe. *Folia Microbiol* 58:325–333, doi:10.1007/s12223-012-0214-6
- Bonnen AM, Hopkins C (1997) Fungicide resistance and population variation in *Verticillium fungicola*, a pathogen of the button mushroom, *Agaricus bisporus*. *Mycol Res* 101: 89–96.
- Bora T, Özaktan H (2000) Biological control of some important mushroom diseases in Turkey by fluorescent *Pseudomonads*. *Sci. Cultiv. Edible Fungi* 2000 2: 689
- Büchner R, Faltum M, Hatvani L, Allaga H, Vágvolgyi Cs, Kredics L (2020) *Hypomyces perniciosus*: A termesztett csiperke „nedves mólé” betegségét okozó penészgomba In: Kis, Krisztián; Komarek, Levente; Monostori, Tamás (szerk.) Mezőgazdasági és vidékfejlesztési kutatások a jövő szolgálatában. Szeged, Magyarország: Magyar Tudományos Akadémia Szegedi Akadémiai Bizottság Mezőgazdasági Szakbizottság (2020) 241(11):207–217
- Cai M, Idrees M, Zhou Y, Zhang C, Xu J (2020) First report of green mold disease caused by *Trichoderma hengshanicum* on *Ganoderma lingzhi*. *Mycobiology* 48:427–430, doi: 10.1080/12298093.2020.1794230
- Calonje M, Mendoza CG, Cabo AP, Bernardo D, Novaes-Ledieu M (2000a) Interaction between the mycoparasite *Verticillium fungicola* and the vegetative mycelial phase of *Agaricus bisporus*. *Mycol Res* 104: 988–992, doi: 10.1017/S0953756299002154
- Cao XT, Bian YB, Xu ZY (2014) First report of *Trichoderma oblongisporum* causing green mold disease on *Lentinula edodes* (shiitake) in China. *Plant Dis* 98:1440, doi: 10.1094/PDIS-05-14-0537-PDN
- Carrasco J, Navarro MJ, Santos M, Gea FJ (2016) Incidence, identification and pathogenicity of *Cladobotryum mycophilum*, causal agent of cobweb disease on *Agaricus bisporus* mushroom crops in Spain. *Ann App Biol* 214–224, doi:10.1111/aab.12257

- Carrasco J, Navarro MJ, Santos M, Diáñez F, Gea FJ (2017) Effect of five fungicides with different modes of action on cobweb disease (*Cladobotryum mycophilum*) and mushroom yield. *Ann App Biol* 171:62-69, doi:10.1111/aab.12352
- Castle A, Speranzini D, Rghei N, Alm G, Rinker D, Bissett J (1998) Morphological and molecular identification of *Trichoderma* isolates on North American mushroom farms. *Appl Environ Microbiol* 64:133–137
- Catlin NJ, Wuest PJ, Beyer DM (2004) Green mold harbored by wood: Post-crop steaming and preservatives. *Mushroom Sci* 16:449–458
- Chang ST, Miles PG (2004) Mushrooms: cultivation, nutritional value, medicinal effect and environmental impact. CRC Press, Florida, USA.
- Chaverri P, Samuels GJ (2013) Evolution of habitat preference and nutrition mode in a cosmopolitan fungal genus with evidence of interkingdom host jumps and major shifts in ecology. *Evolution* 67: 2823–2837, doi:10.1111/evo.12169
- Chen X, Romaine CP, Ospina-Giraldo MD, Royse DJ (1999a) A polymerase chain reaction-based test for the identification of *Trichoderma harzianum* biotypes 2 and 4, responsible for the worldwide green mold epidemic in cultivated *Agaricus bisporus*. *Appl Microbiol Biotechnol* 52:246–250
- Chen X, Romaine CP, Tan Q, Schlagnhauser B, Ospina-Giraldo MD, Royse DJ, Huff DR (1999b) PCR-based genotyping of epidemic and preepidemic *Trichoderma* isolates associated with green mold of *Agaricus bisporus*. *Appl Environ Microbiol* 65:2674–2678
- Chen X, Ospina-Giraldo MD, Wilkinson V, Royse DJ, Romaine CP (2003) Resistance of pre- and post-epidemic strains of *Agaricus bisporus* to *Trichoderma aggressivum* f. *aggressivum*. *Plant Dis* 87:1457–1461, doi: 10.1094/PDIS.2003.87.12.1457
- Chen AW, Moy M (2004) Mushroom cultivation: building mold contamination. *Int Soc Mushroom Sci* 16:82
- Chen AW (2005) Chapter 1: What is shiitake. In: MushroomWorld (ed) Mushroom Growers' Handbook, 2nd edition, MushroomWorld, Seoul, Korea, pp 1–11
- Chittihunsa T, Bangeekhan E, Wongsamitkul N, Subsomboon T (2007) Screening of *Bacillus* spp. suppressing the infection of *Trichoderma* sp. in mushroom cultivation. *KMITL Sci Technol J* 7 S19–S27
- Choi I, Choi J, Sharma PK, Lee W (2010) Isolation and identification of mushroom pathogens from *Agrocybe aegerita*. *Mycobiology* 38:310–315, doi: abs/10.4489/MYCO.2010.38.4.310
- Choi KW (2004) Shelf cultivation of oyster mushroom with emphasis on substrate fermentation. In: Mushroom Growers' Handbook 1. Oyster mushroom cultivation. MushroomWorld-Heineart Inc., Seoul, Korea
- Chrysai-Tokousbalides M, Kastanias MA, Philippoussis A, Diamantopoulou P (2007) Selective fungitoxicity of famaxadone, tebuconazole and trifloxystrobin between *Verticillium fungicola* and *Agaricus bisporus*. *Crop Prot* 26:469–475
- Clift AD, Shamshad A (2009) Modelling mites, moulds and mushroom yields in the Australian Mushroom Industry. In: Proceedings of the 18th World IMACS / MODSIM Congress, Cairns, Australia, 13-17 July 2009, pp 491–497
- Colavolpe MB, Mejía SJ, Albertó E (2014) Efficiency of treatments for controlling *Trichoderma* spp. during spawning in cultivation of lignicolous mushrooms. *Braz J Microbiol* 45:1263–1270
- Collopy PD, Largeau-Mamoun ML, Romaine CP, Royse DJ (2001) Molecular phylogenetic analyses of *Verticillium fungicola* and related species causing dry bubble disease of the cultivated button mushroom, *Agaricus bisporus*. *Phytopathology* 91: 905-912, doi: 10.1094/PHYTO.2001.91.9.905
- Constantin J, Dufour L (1892) Recherches sur la môle, maladie du champignon de couche. *Revue générale de botanique* 4: 401-406.

- Cross MJ, Jacobs L (1968) Some observations on the biology of spores of *Verticillium malthousei*. *Mushroom Sci* 7: 239-244.
- Darriba D, Posada D, Kozlov AM, Stamatakis A, Morel B, Flouri T (2020) ModelTest-NG: A new and scalable tool for the selection of DNA and protein evolutionary models. *Mol Biol Evol* 37: 291–294, doi:10.1093/molbev/msz189
- Dashtban M, Buchkowski R, Qin W (2011) Effect of different carbon sources on cellulase production by *Hypocrea jecorina* (*Trichoderma reesei*) strains. *Int J Biochem Mol Biol* 2(3): 274–286, doi:
- Degenkolb T, Berg A, Gams W, Schlegel B, Gräfe U (2003) The occurrence of peptaibols and structurally related peptaibiotics in fungi and their mass spectrometric identification via diagnostic fragment ions. *J Pept Sci* 9(11-12):666-678, doi:10.1002/psc.497
- Di Francesco A, Roberti R, Martini C, Baraldi E, Mari M, (2015) Activities of *Aureobasidium pullulans* cell filtrates against *Monilinia laxa* of peaches. *Microbiol Res* 181:61–67, doi: 10.1016/j.micres.2015.09.003
- Dodd SL, Crowhurst RN, Rodrigo AG, Samuels GJ, Hills RA, Stewart A (2000) Examination of *Trichoderma* phylogenies derived from ribosomal DNA sequence data. *Mycol Res* 104:23–34
- Doyle O (1991) *Trichoderma* green mould update. *Irish Mushroom Rev* 3:13–17
- Druzhinina IS, Kopchinskiy AG, Komon M, Bissett J, Szakács G, Kubicek CP (2005) An oligonucleotide barcode for species identification in *Trichoderma* and *Hypocrea*. *Fungal Genet Biol* 42:813–828, doi: 10.1016/j.fgb.2005.06.007
- Druzhinina IS, Schmoll M, Seiboth B, Kubicek CP (2006) Global carbon utilization profiles of wild-type, mutant, and transformant strains of *Hypocrea jecorina*. *Appl Environ Microbiol* 72(3):2126-33, doi: 10.1128/AEM.72.3.2126-2133.2006
- Đurović-Pejčev R, Potočnik I, Milijašević-Marčić S, Todorović B, Rekanović E, Stepanović M (2014) Antifungal activity of six plant essential oils from Serbia against *Trichoderma aggressivum* f. *europaeum*. *Pestic Phytomed* 29:291–297, doi: 10.2298/pif.v29i4.7452
- Fletcher JT (1973) Glasshouse crops disease control—current developments and future prospects. In *Proceedings of the 7th British Insecticide and Fungicide Conference*. pp. 857–864.
- Fletcher JT, Connolly G, Mountfield EX, Jacobs L (1980) The disappearance of benomyl from mushroom casing. *Ann Appl Biol* 95:73–82
- Fletcher JT, White PF, Gaze RH (1986) *Mushrooms: Pest and Disease Control*. Intercept Ltd. Ponteland, Newcastle upon Tyne, United Kingdom. pp 156.
- Fletcher JT (1990) *Trichoderma* and *Penicillium* diseases of *Agaricus bisporus*. A literature review for the Horticultural Development Council. ADAS, London
- Fletcher JT, Jaffe B, Muthumeenakshi S, Brown AE, Wright DM (1995) Variations isolates of *Micogone perniciosa* and in disease symptoms in *Agaricus bisporus*. *Plant Pathol* 44:130–140.
- Fletcher JT (1997) Mushroom spawn and the development of *Trichoderma harzianum* compost mold. *Mushroom News* 45(8):6–8
- Fletcher JT, Gaze RH (2007) *Mushroom pest and disease control a color handbook*. CRC Press, Boca Raton, FL, USA
- Fletcher JT, White PF, Gaze RH (1989) *Mushroom pest and disease control*, 2nd edition. Intercept, Andover, Hants, UK
- Foulongne-Oriol M, Minvielle N, Savoie J (2011) QTL for resistance to *Trichoderma* lytic enzymes and metabolites in *Agaricus bisporus*. In: *Proceedings of the 7th International Conference on Mushroom Biology and Mushroom Products (ICMBMP7)*, Arcachon, France, 4-7 October 2011. pp 17–25.
- Foulongne-Oriol M, Rodier A, Savoie JM (2012) Relationship between Yield Components and Partial Resistance to *Lecanicillium fungicola* in the Button Mushroom, *Agaricus bisporus*, Assessed by Quantitative Trait Locus Mapping. *App Environ Microbiol* 78(7):2435-2442, doi: 10.1128/AEM.07554-11

- Friedl MA, Kubicek CP, Druzhinina IS (2008) Carbon Source Dependence and Photostimulation of Conidiation in *Hypocrea atroviridis*. *Appl Environ Microbiol* 74(1):245-250, doi: 10.1128/AEM.02068-07
- Gallucci MN, Oliva M, Casero C, Dambolena J, Luna A, Zygadlo J, Demo M (2009) Antimicrobial combined action of terpenes against the food-borne microorganisms *Escherichia coli*, *Staphylococcus aureus* and *Bacillus cereus*. *Flavour Fragr J* 24:348–354, doi: 10.1002/ffj.1948
- Gams W, Hoozemans X (1970) *Cladobotryum*-Konidienformen von *Hypomyces*-Arten. *Persoonia* 6, 99–110.
- Gams, W. (1971) *Cephalosporium*-artige Schimmelpilzen (Hyphomycetes). Stuttgart: Gustav Fischer Verlag
- Gams W, Meyer W (1998) What exactly is *Trichoderma harzianum*? *Mycologia* 90:904–915
- Gams, W. and van Zaayen, A. (1982) Contribution to the taxonomy and pathogenicity of fungicolous *Verticillium* species. I. Taxonomy. *Neth J Pl Path* 88: 57-78.
- Gandy DG, Spencer DM (1978) Fungicides for the control of *Mycogone perniciosa* (Magn.), the cause of wet bubble on the cultivated mushroom. *Sci Hortic* 8:307–313.
- Garcia-Morras JA, Olivan R (1997) Problemática actual de *Trichoderma* Pers. In: Proceedings of 2nd Technical Conference on Mushroom and Other Edible Fungi in Castilla-La Mancha, Casasimarro, Cuenca, Spain 4-5 November 1997. pp 131–140
- Gaze RH (1995) *Dactylium* or cobweb. *Mushroom J* 546:23–24.
- Gaze RH, Fletcher JT (2008) Mushroom pest and disease control: a color handbook. Academic Press, San Diego. pp 222.
- Gea FJ, Tello JC, Honrubia M (1997) *In vitro* sensitivity of *Verticillium fungicola* to selected fungicides. *Mycopath* 136: 133-137.
- Gea FJ, Tello JC, Navarro MJ (2010) Efficacy and effects on yield of different fungicides for control of wet bubble disease of mushroom caused by the mycoparasite *Mycogone perniciosa*. *Crop Prot* 29:1021–1025, doi: 10.1016/j.cropro.2010.06.006
- Gea FJ, Carrasco J, Suz LM, Navarro MJ (2017) Characterization and pathogenicity of *Cladobotryum mycophilum* in Spanish *Pleurotus eryngii* mushroom crops and its sensitivity to fungicides. *Eur J Plant Pathol* 147:129–139, doi: 10.1007/s10658-016-0986-7
- Gea FJ (2009) First report of *Trichoderma pleurotum* on oyster mushroom crops in Spain. *J Plant Pathol* 91:504
- Gea FJ, Navarro MJ, Santos M, Diáñez F, Herraiz-Penalver D (2019) Screening and Evaluation of Essential Oils from Mediterranean Aromatic Plants against the Mushroom Cobweb Disease, *Cladobotryum mycophilum*. *Agronomy* 9(10): 656, doi: 10.3390/agronomy9100656
- Geels FJ, van de Geijn, Rutjens A (1988) Pests and diseases. In: van Griensven LJLD (ed) *The cultivation of mushrooms*. Md: Interlingua, East Grinstead, Sussex, England, pp 361–422
- Geels FP (1997) Rondetafel- bijeenkomst over *Trichoderma*. *Champignoncultuur* 41:13
- Glamoclija J, Sokovic M, Ljaljevic-Grbic M, Vukojevic J, Milenkovic I, Van Griensven L (2008) Morphological characteristics and mycelial compatibility of different *Mycogone perniciosa* isolates. *J Microsc* 232:489–492, doi: 10.1111/j.1365-2818.2008.02145.x
- Glamoclija J, Sokovic M, Vukojevic J, Milenkovic I, van Griensven LJLD (2006) Chemical Composition and Antifungal Activities of Essential Oils of *Satureja thymbra* L. and *Salvia pomifera* ssp. *calycina* (Sm.) Hayek *JEOR* 18(1):115-117, doi: 10.1080/10412905.2006.9699404
- Górski R, Sobieralski K, Siwulski M, Frąszczak B, Sas-Golak I (2014) The effect of *Trichoderma* isolates, from family mushroom growing farms, on the yield of four *Agaricus bisporus* (Lange) Imbach strains. *J Plant Prot Res* 54:24–27, doi: 10.2478/jppr-2014-0016
- Gregori A, Svagelj M, Pohleven J (2007) Cultivation techniques and medicinal properties of *Pleurotus* spp. *Food Technol Biotechnol* 45:238–249

- Grogan HM, Gaze RH (2000) Fungicide resistance among *Cladobotryum* spp.—causal agents of cobweb disease of the edible mushroom *Agaricus bisporus*. *Mycol Res* 104:357–364.
- Grogan HM (2005) Zielone pleśnie – wczoraj i dziś. In: Materiały Ogólnopolskiej Konferencji Naukowej „Ochrona i uprawa pieczarki oraz innych grzybów uprawnych”, Wyd. Instytutu Warzywnictwa, Skierniewice, pp 19–25
- Grogan H (2008) Challenges facing mushroom disease control in the 21st century. In: Proceedings of the 6th International Conference on Mushroom Biology and Mushroom Products, Bonn, Germany, 29 September – 3 October 2008, pp 120–127
- Grogan HM, Keeling C, Jukes AA (2000) *In vivo* response of the mushroom pathogen *Verticillium fungicola* (dry bubble) to prochloraz-manganese. In: Proceedings of Brighton Crop Protection Conference: Pests & Diseases, BCPC, Farnham, Surrey, UK, pp 273–278
- Guler P, Ergene A, Tan S (2006) Production of high temperature-resistant strains of *Agaricus bitorquis*. *Afr J Biotechnol* 5:615–619
- Gunde-Cimerman N (1999) Medicinal value of the genus *Pleurotus* (Fr.) P. Karst (*Agaricales* s.l. *Basidiomycetes*). *Int J Med Mushrooms* 1:69–80
- Gupta VK, Schmoll M, Herrera-Estrella A, Upadhyay RS, Druzhinina I, Tuohy MG (eds) (2014) *Biotechnology and biology of Trichoderma*. Elsevier, Amsterdam
- Guthrie JL, Castle AJ (2006) Chitinase production during interaction of *Trichoderma aggressivum* and *Agaricus bisporus*. *Can J Microbiol* 52:961–967, doi: 10.1139/w06-054
- Györfi J (2002) Zöldpenészek, *Trichoderma* fajok. *Magyar Gomba* 18:28–29
- Györfi J, Geösel A (2008) Biological control against *Trichoderma* species in *Agaricus* cultivation. Proceedings of the 6th International Conference on Mushroom Biology and Mushroom Products. Bonn, Germany, 29 September – 3 October 2008, pp 158–164
- Han YS, Kim, DS, Jun BS, Shin KC (1974): Some factors affecting growth of *Mycogone perniciosa* Magn. causing wet bubble in cultivated mushroom, *Agaricus bisporus* (Lange) Sing. *Korean J of Mycol* 2: 1–6.
- Hassan S, Mohammad AZ, Kiramat K (2011) Cultivation of the oyster mushroom (*Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm.) in two different agroecological zones of Pakistan. *Afr J Biotechnol* 10:183–188
- Hassebrauk, K. (1936) Pilzische Parasiten der Getreideroste. *Phytopathol Z* 9: 513-516.
- Hasselbach OE, Mutsers P (1971) *Agaricus bitorquis* (Quel.) Sacc. ein warmeliebendes Familienmitglied der Champignon. *Champignon* 130:20–2
- Hatvani L (2008): Mushroom pathogenic *Trichoderma* species: occurrence, biodiversity, diagnosis and extracellular enzyme production. PhD-dissertation, University of Szeged, Hungary
- Hatvani L, Antal Z, Manczinger L, Szekeres A, Druzhinina IS, Kubicek CP, Nagy A, Nagy E, Vágvolgyi C, Kredics L (2007) Green mould diseases of *Agaricus* and *Pleurotus* spp. are caused by related but phylogenetically different *Trichoderma* species. *Phytopathology* 97:532–537, doi: 10.1094/PHYTO-97-4-0532
- Hatvani L, Kocsubé S, Manczinger L, Antal Z, Szekeres A, Druzhinina IS, Komoń-Zelazowska M, Kubicek CP, Nagy A, Vágvolgyi C, Kredics L (2008) The green mould disease global threat to the cultivation of oyster mushroom (*Pleurotus ostreatus*): a review. *Mushroom Sci* 17:485–495
- Hatvani L, Sabolić P, Kocsubé S, Kredics L, Czifra D, Vágvolgyi C, Kaliterna J, Ivić D, Đermić E, Kosalec I (2012) First report of mushroom green mould disease in Croatia. *Arh Hig Rada Toksikol* 63:481–487, doi: 10.2478/10004-1254-63-2012-2220
- Hatvani L, Kredics L, Allaga H, Manczinger L, Vágvolgyi C, Kuti K, Geösel A (2017) First report of *Trichoderma aggressivum* f. *aggressivum* green mold on *Agaricus bisporus* in Europe. *Plant Dis* 101:1052, doi: 10.1093/femsle/fnz246

- Hatvani L, Homa M, Chenthamara K, Cai F, Kocsubé S, Atanasova L, Mlinaric-Missoni E, Manikandan P, Revathi R, Dóczy I (2019) Agricultural systems as potential sources of emerging human mycoses caused by *Trichoderma*: a successful, common phylotype of *Trichoderma longibrachiatum* in the frontline. FEMS Microbiol. Lett. 366:fnz246, doi:10.1093/femsle/fnz246
- Hermosa MR, Grondona I, Monte E (1999) Isolation of *Trichoderma harzianum* Th2 from commercial mushroom compost in Spain. Plant Dis 83:591
- Hoang DT, Chernomor O, von Haeseler A, Minh B Q, Vinh L S (2018) UFBoot2: Improving the ultrafast bootstrap approximation. Mol Biol Evol 35:518–522, doi:10.1093/molbev/msx281
- Holland DM, Cooke RC (1990) Activation of dormant conidia of the wet bubble pathogen *Mycogone pernicioso* by Basidiomycotina. Mycol. Res 94: 789–792.
- Innocenti G, Montanari M (2014) *Trichoderma* green mould disease: a case study in a *Pleurotus ostreatus* farm. Preliminary data. Micol Ital 43:49–57.
- Innocenti G, Montanari M, Righini H, Roberti R (2019) *Trichoderma* species associated with green mould disease of *Pleurotus ostreatus* and their sensitivity to prochloraz. Plant Pathol 68:392–398, doi:10.1111/ppa.12953
- Jaklitsch WM (2011) European species of *Hypocrea* part II: species with hyaline ascospores. Fungal Divers 48:1–250
- Jaklitsch, WM, Voglmayr H (2015). Biodiversity of *Trichoderma* (Hypocreaceae) in Southern Europe and Macaronesia. Stud Mycol 80: 1-87.
- Jayalal RGU, Adikaram NKB (2007) Influence of *Trichoderma harzianum* metabolites on the development of green mould disease in the oyster mushroom. Ceylon J Sci 36:53–60
- Juarez del Carmen, S., Largeteau Mamoun, M. L., Rousseau, T., Regnault Roger, C. and Savoie, J. M. (2002) Genetic and physiological variation in isolates of *Verticillium fungicola* causing dry bubble disease of the cultivated button mushroom, *Agaricus bisporus*. Mycol Res 106: 1163-1170, doi: 10.1017/S0953756202006500
- Kai D, Zhixiang L, Qiong W, Mi N, Chuanjin Y, Meng W et al (2020) MIST: a multilocus identification system for *Trichoderma*. Appl Environ Microbiol 86: e01532-20, doi: 10.1128/AEM.01532-20
- Kalyanamoorthy S, Minh B Q, Wong TKF, von Haeseler A, Jermin LS (2017) ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates. Nat Methods 14:587–589, doi: 10.1038/nmeth.4285
- Kartali T, Shahab D, Nyilasi I, Hatvani L, Kredics L, Vágvolgyi Cs, Papp T (2017) Kettősszálú RNS-elemek kimutatása a csiperkegombát fertőző *Lecanicillium* és *Mycogone* törzsekben/Double-stranded RNA elements in *Lecanicillium* and *Mycogene* strains infecting *Agaricus bisporus*. Mikol Közl-Clusiana 56(1):103-105
- Katoh K, Toh H (2010) Parallelization of the MAFFT multiple sequence alignment program. Bioinformatics 26: 1899–1900, doi:10.1093/bioinformatics/btq224
- Khan SM, Kausar AG, Ali MA (1981) Yield performance of different strains of oyster mushroom (*Pleurotus* spp.) on paddy straw in Pakistan. Mushroom Sci 11:675–678
- Khan I, Shah F, Bulman S, Scott I (2008) Molecular diagnostic tools for improved mushroom production. In: Abstracts of the XVII International Congress on the Science and Cultivation of Edible and Medicinal Fungi, Cape Town, South Africa
- Kim CS, Shirouzu T, Nakagiri A, Sotome K, Nagasawa E, Maekawa N (2012a) *Trichoderma mienum* sp. nov., isolated from mushroom farms in Japan. Anton Leeuw Int J G 102:629–641, doi: 10.1007/s10482-012-9758-3
- Kim CS, Yu SH, Nakagiri A, Shirouzu T, Sotome K, Kim SC, Maekawa N (2012b) Re-evaluation of *Hypocrea pseudogelatinosa* and *H. pseudostraminea* isolated from shiitake mushroom (*Lentinula edodes*) cultivation in Korea and Japan. Plant Pathol J 28:341–356, doi: 10.5423/PPJ.OA.05.2012.0068

- Kim CS, Shirouzu T, Nakagiri A, Sotome K, Maekawa N (2013) *Trichoderma eijii* and *T. pseudolacteum*, two new species from Japan. *Mycol Progr* 12:739–753, doi: 10.1007/s11557-012-0886-y
- Kim MK, Seuk SW, Lee YH, Kim HR, Cho KM (2014) Fungicide sensitivity and characterization of cobweb disease on a *Pleurotus eryngii* mushroom crop caused by *Cladobotryum mycophilum*. *Plant Pathol J* 30(1): 82-89, doi: 10.5423/PPJ.OA.09.2013.0098
- Kim JY, Yun YH, Hyun M W, Kim MH, Kim SH (2010) Identification and characterization of *Gliocladium viride* isolated from mushroom fly infested oak log used for shiitake cultivation. *Mycobiology* 38:7–12, doi: 10.4489/MYCO.2010.38.1.007
- Komoń-Zelazowska M, Bissett J, Zafari D, Hatvani L, Manczinger L, Woo S, Lorito M, Kredics L, Kubicek CP, Druzhinina IS (2007) Genetically closely related but phenotypically divergent *Trichoderma* species cause worldwide green mould disease in oyster mushroom farms. *Appl Environ Microbiol* 73:7415–7426, doi: doi:10.1128/AEM.01059-07
- Kosanović D, Potočnik I, Duduk B, Vukojević J, Stajić M, Rekanović E, Milijašević-Marčić S (2013) *Trichoderma* species on *Agaricus bisporus* farms in Serbia and their biocontrol. *Ann Appl Biol* 163:218–230, doi:10.1111/aab.12048
- Kosanović D, Potočnik I, Vukojević J, Stajić M, Rekanović E, Stepanović M, Todorović B (2015) Fungicide sensitivity of *Trichoderma* spp. from *Agaricus bisporus* farms in Serbia. *J Environ Sci Health B* 50:607–613, doi: 10.1080/03601234.2015.1028849
- Kosanović D, Sheehan G, Grogan H, Kavanagh K (2019) Characterisation of the interaction of *Pseudomonas putida* and *Pseudomonas tolaasii* with *Trichoderma aggressivum*. *Eur J Plant Pathol* 156:111–121, doi: 10.1007/s10658-019-01867-z
- Kosanović D, Grogan H, Kavanagh K (2020) Exposure of *Agaricus bisporus* to *Trichoderma aggressivum* f. *europaeum* leads to growth inhibition and induction of an oxidative stress response. *Fungal Biol* 124:814–820, doi: 10.1016/j.funbio.2020.07.003
- Kouser S, Shah S. (2013) Isolation and identification of *Mycogone perniciosa*, causing wet bubble disease in *Agaricus bisporus* cultivation in Kashmir. *Afr J Agr Res* 8:4804–4809, doi: 10.5897/AJAR2013.6808
- Kozlov AM; Darriba D; Flouri T; Morel B; Stamatakis A (2019) RAxML-NG: A fast, scalable and user-friendly tool for maximum likelihood phylogenetic inference. *Bioinformatics* 35: 4453–4455, doi:10.1093/bioinformatics/btz305
- Körmöczy P; Leitgeb B; Cseh T; Hatvani L; Manczinger L; Vágvölgyi C; Kredics L (2009) An image analysis-based method for the evaluation of the aggressivity of *Trichoderma* strains towards *Pleurotus ostreatus*. *Acta Microbiol Immunol Hung* 56: 188–189
- Kredics L, Cseh T, Körmöczy P, Hatvani L, Manczinger L, Vágvölgyi C (2008a) Extracellular enzyme production of the two causative agents of oyster mushroom green mould under inductive and non-inductive conditions. In: *Proceedings of the 6th International Conference on Mushroom Biology and Mushroom Products*, Bonn, Germany, 29 September – 3 October 2008, p. 48.
- Kredics L, Cseh T, Körmöczy P, Hatvani L, Antal Z, Manczinger L, Vágvölgyi C (2008b) Proteolytic enzyme production of the causative agents of oyster mushroom green mould under inductive and non-inductive conditions. *Acta Microbiol Immunol Hung* 55:211–212
- Kredics L, Hatvani L, Antal Z, Manczinger L, Druzhinina IS, Kubicek CP, Szekeres A, Nagy A, Vágvölgyi C, Nagy E (2006) Green mould disease of oyster mushroom in Hungary and Transylvania. *Acta Microbiol Immunol Hung* 53:306–307
- Kredics L, Körmöczy P, Cseh T, Hatvani L, Manczinger L, Nagy A, Vágvölgyi Cs (2009) Green mould disease of oyster mushroom in Hungary and Romania: Ecophysiology of the causative agents. *Ann Fac Eng Hunedoara ISSN 1584-2665*, 7(4): 195-198
- Kredics L, Kocsubé S, Nagy L, Komoń-Zelazowska M, Manczinger L, Sajben E, Nagy A, Vágvölgyi C, Kubicek CP, Druzhinina IS, Hatvani L (2009) Molecular identification of

- Trichoderma* species associated with *Pleurotus ostreatus* and natural substrates of the oyster mushroom. FEMS Microbiol Lett 300:58–67, doi: 10.1111/j.1574-6968.2009.01765.x
- Kredics L, Jimenez LG, Naeimi S, Czifra D, Urban P, Manczinger L, Vágvölgyi C, Hatvani L (2010) A challenge to mushroom growers: the green mould disease of cultivated champignons. In: Méndez-Vilas A (ed) Current research, technology and education topics in applied microbiology and microbial biotechnology. Formatex, Badajoz, Spain, pp 295–305
- Kredics L, Láday M, Körmöczy P, Manczinger L, Rákhely G, Vágvölgyi C, Szekeres A (2012) Genetic and biochemical diversity among *Trichoderma* isolates in soil samples from winter wheat fields of the Great Hungarian Plain. Acta Biol Szeged 56:141–149
- Kredics L, Allaga H, Büchner R, Hatvani L, Kocsubé S, Marik T, Szekeres A, Szűcs A, Tyagi C, Varga A, Vágvölgyi Cs (2021) A gombaipari termékpálya ökológiai gazdálkodásra történő átállásának előmozdítása, termézbiztonság fokozása és új, funkcionális gombaalapú élelmiszerek előállítása. Szegedi Tudományegyetem, ISBN 978-963-306-813-7
- Kredics L, Hatvani L, Allaga H, Büchner R, Cai F, Vágvölgyi Cs, Druzhinina IS, Naeimi S (2022) *Trichoderma* Green Mould Disease of Cultivated Mushrooms. ISBN: 978-3-030-91650-3, Springer Advances in Trichoderma Biology for Agricultural Applications pp 559–606, doi: 10.1007/978-3-030-91650-3_21
- Krupke O, Castle A, Rinker D (2003) The North American mushroom competitor, *Trichoderma aggressivum* f. *aggressivum*, produces antifungal compounds in mushroom compost that inhibit mycelial growth of the commercial mushroom *Agaricus bisporus*. Mycol Res 107:1467–1475, doi: 10.1017/s0953756203008621
- Kubicek CP, Herrera-Estrella A, Seidl-Seiboth V, Martinez DA, Druzhinina IS, Thon M, (2011). Comparative genome sequence analysis underscores mycoparasitism as the ancestral life style of *Trichoderma*. Genome Biol 12:R40, doi: 10.1186/gb-2011-12-4-r40
- Kullnig-Gradinger CM, Szakács G, Kubicek CP (2002) Phylogeny and evolution of the fungal genus *Trichoderma* – a multigene approach. Mycol Res 106:757–767, doi: 10.1017/S0953756202006172
- Lane C (2008) *Trichoderma* green mould – determining diversity and highlighting risks. HDC Project Report M46, 17 pp
- Largeteau-Mamoun ML, Mata G, Savoie JM (2002) Green mold disease: Adaptation of *Trichoderma harzianum* Th2 to mushroom compost. In: Proceedings of the 4th International Conference on Mushroom Biology and Mushroom Products, Cuernavaca, Mexico, 20-22 February 2002, pp 179–187
- Largeteau ML, Mata G, Savoie J (2004) *Verticillium fungicola* var. *fungicola* affects *Agaricus bisporus* cultivation in Mexico. FEMS Microbiol. Lett. 236: 191-196, doi: 10.1016/j.femsle.2004.05.032
- Largeteau ML, Savoie JM (2010) Microbially induced diseases of *Agaricus bisporus*: biochemical mechanisms and impact on commercial mushroom production. Appl Microbiol Biotechnol 86:63–73, doi: doi: 10.1007/s00253-010-2445-2
- Lavi ID, Levinson D, Peri I, Hadar Y, Schwartz B (2010) Orally administered glucans from the edible mushroom (*Pleurotus pulmonarius*) reduce acute inflammation in dextran sulfate sodium induced experimental colitis. British J Nutr 103:393–402, doi: 10.1017/S0007114509991760
- Lee HB, Magan N, Yu SH (2000) Comparison of water relations of three cultivated *Pleurotus* species and *Trichoderma* green moulds. Plant Pathol J 16:25–28
- Lelley J (1987) Disinfection in mushroom farming-possibilities and limits. Mushroom J 14:181–187
- Lelley J, Straetman U (1986) Hygiene in mushroom growing units-disinfection, disinfectants and their suitability for mushroom farms. Dev Crop Sci 10:621–636
- Lockwood JL, Filonow AB (1981) Responses of fungi to nutrient-limiting conditions and to inhibitory substances in natural habitats. Adv Microb Ecol 5: 1-61

- Lu BH, Zuo B, Liu XL, Feng J, Wang ZM, Gao J (2016) *Trichoderma harzianum* causing green mold disease on cultivated *Ganoderma lucidum* in Jilin Province, China. *Plant Dis* 100:2524, doi: 10.1094/PDIS-04-16-0422-PDN
- Luković J, Miličević-Marčić S, Hatvani L, Kredics L, Szűcs A, Vágvolgyi C, Duduk N, Vico I, Potočnik I (2021) Sensitivity of *Trichoderma* strains from edible mushrooms to the fungicides prochloraz and metrafenone. *J Environ Sci Health B* 56:54–63, doi:10.1080/03601234.2020.1838821
- Luo XC (2004) Progress of xiang-gu (shiitake) cultivation in China. In: *Mushroom Sci* 16:317–322.
- Marik T, Urbán P, Tyagi C, Szekeres A, Leitgeb B, Vágvolgyi M, Manczinger L, Druzhinina IS, Vágvolgyi C, Kredics L (2017) Diversity profile and dynamics of peptaibols produced by green mould *Trichoderma* species in interactions with their hosts *Agaricus bisporus* and *Pleurotus ostreatus*. *Chem Biodivers* 14:e1700033, doi: 10.1002/cbdv.201700033
- Mamoun ML, Iapicco R, Savoie JM, Olivier JM (2000a) Green mould disease in France: *Trichoderma harzianum* Th2 and other species causing damages on mushroom farms. *Mushroom Sci* 15:625–632.
- Mamoun ML, Savoie JM, Olivier JM (2000b) Interactions between the pathogen *Trichoderma harzianum* Th2 and *Agaricus bisporus* in mushroom compost. *Mycologia* 92:233–240
- Manczinger L, Polner G (1987) Cluster Analysis of carbon source utilization patterns of *Trichoderma* isolates. *System Appl Microbiol* 9(3):214–217, doi:10.1016/s0723-2020(87)80024-3
- Martinez D, Berka RM, Henrissat B, Saloheimo M, Arvas M, Baker SE (2008) Genome sequencing and analysis of the biomass-degrading fungus *Trichoderma reesei* (syn. *Hypocrea jecorina*). *Nat Biotechnol* 26:553–560, doi: 10.1038/nbt1403
- Marzullo L, Cannio R, Giardina P, Santini MT, Sannia G (1995) Veratryl alcohol oxidase from *Pleurotus ostreatus* participates in lignin biodegradation and prevents polymerization of laccase-oxidized substrates. *J Biol Chem* 270:3823–3827
- Matcham SE, Wood DA (1992) Purification of *Agaricus bisporus* extracellular laccase from mushroom compost. *Biotechnol Lett* 14:297–300
- Mattila PK, Suonpaa K, Piironen V (2000) Functional properties of edible mushrooms. *Nutrition* 16:694–696
- Mazin M, Harvey R, Andreadis S, Pecchia J, Cloonan K, Rajotte EG (2019) Mushroom sciarid fly, *Lycoriella ingenua* (Diptera: Sciaridae) adults and larvae vector mushroom green mold (*Trichoderma aggressivum* f. *aggressivum*) spores. *Appl Entomol Zool* 54:369–376, doi: 10.1007/s13355-019-00632-2
- McIlvain TC (1921) A buffer solution for colorimetric comparison. *Journal of Biological Chemistry* 49:183–186.
- McKay GJ, Egan D, Morris E, Brown AE (1998) Identification of benzimidazole resistance in *Cladobotryum dendroides* using a PCR-based method. *Mycol. Res.* 102:671–676
- McKay GJ, Egan D, Morris E, Scott C, Brown AE (1999) Genetic and morphological characterization of *Cladobotryum* species causing cobweb disease of mushrooms. *Appl Environ Microbiol* 65:606–610
- Mehrpourvar M, Goltapeh EM, Safaie N, Ashkani S, Hedesh RM (2016) Antifungal activity of essential oils against mycelial growth of *Lecanicillium fungicola* var. *fungicola* and *Agaricus bisporus*. *Ind Crop Prod* 84:391–398, doi: 10.1016/j.indcrop.2016.02.012
- Miličević-Marčić S, Stepanović M, Todorović B, Duduk B, Stepanović J, Rekanović E, Potočnik I (2017) Biological control of green mould on *Agaricus bisporus* by a native *Bacillus subtilis* strain from mushroom compost. *Eur J Plant Pathol* 148:509–519, doi:10.1007/s10658-016-1107-3

- Miyazaki K, Tsuchiya Y, Okuda T (2009) Specific PCR assays for the detection of *Trichoderma harzianum* causing green mold disease during mushroom cultivation. *Mycoscience* 50:94–99, doi: doi:10.1007/s10267-008-0460-2
- Morin E, Kohler A, Baker AR, Foulongne-Oriol M, Lombard V, Nagy LG et al (2012) Genome sequence of the button mushroom *Agaricus bisporus* reveals mechanisms governing adaptation to a humic-rich ecological niche. *Proc Natl Acad Sci USA* 109:17501–17506, doi: 10.1073/pnas.1206847109
- Morris E, Doyle O, Clancy KJ (1995a) A profile of *Trichoderma* species. I—Mushroom compost production. *Mushroom Sci* 14:611–618
- Morris E, Doyle O, Clancy KJ (1995b) A profile of *Trichoderma* species. II—Mushroom growing units. *Mushroom Sci* 14:619–625
- Morris E, Harrington O, Doyle ORE (2000) Green mould disease - The study of survival and dispersal characteristics of the weed mould *Trichoderma*, in the Irish mushroom industry. *Mushroom Sci* 15:645–652
- Moura VS, Pollettini FL, Ferraz LP, Mazzi MV, Cupper KC (2020) Purification of a killer toxin from *Aureobasidium pullulans* for the biocontrol of phytopathogens. *J Basic Microbiol* 61(2): 77-87, doi: 10.1002/jobm.202000164
- Muhammad I, Sossah FL, Yang Y, Li D, Li S, Fu Y, Li Y (2019) Identification of resistance to cobweb disease caused by *Cladobotryum mycophilum* in wild and cultivated strains of *Agaricus bisporus* and screening for bioactive botanicals *RSC Adv* 9:14758-14765, doi: 10.1039/C9RA00632J
- Mulyati Y, Himawan T, Arumingtyas EL, Abadi AL (2015) The optimal culture media for chitinase production of *Lecanicillium lecanii* based on three virulence characters: chitinase activity, sporulation, and colony growth. *Int J Pharm Life Sci* 6(6):4500-4507
- Mumpuni A, Sharma HSS, Brown AE (1998) Effect of metabolites produced by *Trichoderma harzianum* biotypes and *Agaricus bisporus* on their respective growth radii in culture. *Appl Environ Microbiol* 64:5053–5056
- Muthumeenakshi S, Mills PR, Brown-Averil E, Seaby DA (1994) Intraspecific molecular variation among *Trichoderma harzianum* isolates colonizing mushroom compost in the British Isles. *Microbiology (UK)* 140:769–777
- Muthumeenakshi S, Mills PR (1995) Detection and differentiation of fungal pathogens of *Agaricus bisporus*. *Mushroom Sci* 14:603–610
- Muthumeenakshi S, Brown AE, Mills PR (1998) Genetic comparison of the aggressive weed mould strains of *Trichoderma harzianum* from mushroom compost in North America and the British Isles. *Mycol Res* 102:385–390
- Nagy A, Manczinger L, Tombácz D, Hatvani L, Györfi, J, Antal Z, Sajben E, Vágvolgyi C, Kredics L (2012) Biological control of oyster mushroom green mould disease by antagonistic *Bacillus* species. *IOBC-WPRS Bull* 78:289–293
- Nguyen LT, Schmidt HA, von Haeseler A, Minh BQ (2015) IQ-TREE: A fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum likelihood phylogenies. *Mol Biol Evol* 32:268-274, doi:10.1093/molbev/msu300
- North LH, Wuest PJ. 1993. The infection process and symptom expression of *Verticillium* disease of *Agaricus bisporus*. *Can J Plant Pathol* 15: 74-80.
- O'Brien M, Grogan H, Kavanagh K (2014) Proteomic response of *Trichoderma aggressivum* f. *europaeum* to *Agaricus bisporus* tissue and mushroom compost. *Fungal Biol* 118:785–791, doi: 10.1016/j.funbio.2014.06.004
- O'Brien M, Kavanagh K, Grogan H (2017) Detection of *Trichoderma aggressivum* in bulk phase III substrate and the effect of *T. aggressivum* inoculum, supplementation and substrate-mixing on *Agaricus bisporus* yields. *Eur J Plant Pathol* 147:199–209, doi: 10.1007/s10658-016-0992-9

- Olmedo Monfil V, Casas-Flores S (2014) Molecular mechanisms of biocontrol in *Trichoderma* spp. and their applications in agriculture. In: Gupta VK, Schmoll M, Herrera-Estrella A, Upadhyay RS, Druzhinina I, Tuohy MG (eds) *Biotechnology and biology of Trichoderma*. Elsevier, Amsterdam, pp 429–476, doi: 10.1016/B978-0-444-59576-8.00032-1
- Ospina-Giraldo MD, Royse DJ, Thon MR, Chen X, Romaine CP (1998) Phylogenetic relationships of *Trichoderma harzianum* causing mushroom green mold in Europe and North America to other species of *Trichoderma* from world-wide sources. *Mycologia* 90:76–81
- Ospina-Giraldo MD, Royse DJ, Chen X, Romaine CP (1999) Molecular phylogenetic analyses of biological controls strains of *Trichoderma harzianum* and other biotypes of *Trichoderma* ssp. associated with mushrooms green mold. *Phytopathology* 89:308–313
- Overton BE, Stewart EL, Geiser DM (2010). Taxonomy and phylogenetic relationships of nine species of *Hypocrea* with anamorphs assignable to *Trichoderma* section *Hypocreanum*. *Studies in Mycology* 66(1): 31-69.
- Pandin C, Védie R, Rousseau T, Le Coq D, Aymerich S, Briandeta R (2018a) Dynamics of compost microbiota during the cultivation of *Agaricus bisporus* in the presence of *Bacillus velezensis* QST713 as biocontrol agent against *Trichoderma aggressivum*. *Biol Control* 127:39–54, doi: 10.1016/j.biocontrol.2018.08.022
- Pandin C, Le Coq D, Deschamps J, Vedic R, Rousseau T, Aymerich S, Briandeta R (2018b) Complete genome sequence of *Bacillus velezensis* QST713: A biocontrol agent that protects *Agaricus bisporus* crops against green mould disease. *J Biotechnol* 278:10–19, doi: 10.1016/j.jbiotec.2018.04.014
- Papadopoulos G (2006) The fate of prochloraz in mushroom casing. PhD dissertation, University of Reading, UK
- Park MS, Bae KS, Yu SH (2003) Molecular and morphological analysis of *Trichoderma* isolates associated with green mold epidemic of oyster mushroom in Korea. The Sixth China-Korea Joint Symposium on Mycology Wuhan, China. 2003. p. 16.
- Park MS, Bae KS, Yu SH (2004) Molecular and morphological analysis of *Trichoderma* isolates associated with green mold epidemic of oyster mushroom in Korea. *J Huazhong Agri Univ* 23:157–164
- Park MS, Seo GS, Lee KH, Bae KS, Yu SH (2005) Characterization of *Trichoderma* spp. associated with green mold of oyster mushroom by PCR-RFLP and sequence analysis of ITS regions of rDNA. *Plant Pathol J* 21:229–236, doi: 10.5423/PPJ.2005.21.3.229
- Park MS, Bae KS, Yu SH (2006) Two new species of *Trichoderma* associated with green mold of oyster mushroom cultivation in Korea. *Mycobiology* 34:111–113, doi: 10.4489/MYCO.2006.34.3.111
- Pecchia JA (2012) *Trichoderma* green mold survey results. In: Proceedings from the Penn State Mushroom Short Course. State College, Pennsylvania, USA
- Peil RM, Rosseto EA, Pierobom CR, Rocha MT (1996) Desinfestacao de composto para cultivo de cogumelo *Agaricus bisporus* (Lange) Imbach. *Revista Bras Agrocienc* 2:159–164
- Potočnik I, Vukojević J, Stajic M, Tanović B, Todorović B (2008) Fungicide sensitivity of selected *Verticillium fungicola* isolates from *Agaricus bisporus* farms. *Arch Biol Sci* 60(1):151-157, doi:10.2298/ABS0801151P
- Potočnik I, Stepanović M, Rekanović E, Todorović B, Milijašević-Marčić S (2015) Disease control by chemical and biological fungicides in cultivated mushrooms: button mushroom, oyster mushroom and shiitake. *Pestic Phytomed* 30:201–208, doi: 10.2298/PIF1504201P
- Potočnik I, Todorović B, Rekanović E, Luković J, Paunović D, Milijašević-Marčić S (2018) Impact of *Bacillus subtilis* QST713 mushroom grain spawn treatment on yield and green mould control. *Pestic Phytomed* 33:205–211, doi: 10.2298/PIF1804205P

- Potočnik I, Milijašević-Marčić S, Stanojević O, Berić T, Stanković S, Kredics L, Hatvani L (2019a) The activity of native *Bacillus subtilis* strains in control of green mould disease of oyster mushroom (*Pleurotus* spp.). *Pestic Phytomed* 34:97–102, doi: 10.2298/PIF1902097P
- Potočnik I, Rekanović E, Todorović B, Luković J, Paunović D, Stanojević O, Milijašević-Marčić S (2019). The effects of casing soil treatment with *Bacillus subtilis* Ch-13 biofungicide on green mould control and mushroom yield. *Pestic Phytomed* 34:53–60, doi: 10.2298/PIF1901053P
- Prescott TJ, Wong B, Panaretou E, Boa A, Bond A, Chowdhury, S (2018) Useful fungi. In: Willis K (ed) *State of the world's fungi, report*, Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, UK, pp 24–31
- Puniya AK, Shah KG, Hire SA, Ahire RN, Rathod MP, Mali RS (1996) Bioreactor for solid-state fermentation of agro-industrial wastes. *Indian J Microbiol* 36:177–178
- Qi T, Ospina-Giraldo MD, Romaine CP, Schlagnhauer B, Xi C, Huff D, Royse DJ (1996) Genetic analysis of the *Trichoderma* spp. associated with the green mold epidemic in mushrooms. *Phytopathology* 86:S89
- Radványi D, Geösel A, Jókai Z, Fodor P, Gere A (2020) Detection and identification of microbial volatile organic compounds of the green mold disease: MVOC profile on different media. *Int J Agric Environ Inf Syst* 11:14–28, doi: 10.4018/IJAEIS.2020040102
- Rasooli I, Mirmostafa SA (2002) Antibacterial properties of *Thymus pubescens* and *Thymus serpyllum* essential oils. *Fitoterapia* 73:244–250, doi: 10.1016/s0367-326x(02)00064-3
- Regnier T, Combrinck S (2010) *In vitro* and *in vivo* screening of essential oils for the control of wet bubble disease of *Agaricus bisporus* S Afr J Bot 76(4):681–685, doi: 10.1016/j.sajb.2010.07.018
- Rinker DL (1993) Disease management strategies for *Trichoderma* mould. *Mushroom World* 4:3–5
- Rinker DL (1994) *Trichoderma* green mold: A seminar by Dr. Donald Betterley, Monterey Labs. *Mushroom News* 42:28–32
- Rinker DL (1996) *Trichoderma* disease: progress toward solutions. *Mushroom World* 7:46–53
- Rinker DL, Alm G, Castle AJ, Rghei N (1997b) Distribution of green mould on infected mushroom farms. *Mushroom World* 8:71–75
- Rinker DL, Alm G (2000) Management of green mould disease in Canada. *Mushroom Sci* 15:617–623
- Rinker DL, Alm G (2008) Management of casing *Trichoderma* using fungicides. *Mushroom Sci* 496-509
- Roberti R, Di Francesco A, Innocenti G, Mari M (2019) Potential for biocontrol of *Pleurotus ostreatus* green mould disease by *Aureobasidium pullulans* De Bary (Arnaud). *Biol Control* 135:9–15, doi: 10.1016/j.biocontrol.2019.04.016
- Romaine CP, Royse DJ, Wuest PJ, Beyer DM (1996) Mushroom green mold: Cause, edaphic factors and control. *Mushroom News* 44:20–23
- Romaine CP, Royse DJ, Wuest PJ, Beyer DM (1998) Mushroom green mold: Cause, edaphic factors and control. *Mushroom News* 46:12–17
- Romaine CP, Chen X, Ospina-Giraldo MD, Royse DJ (1999) Phylogenetic analysis of *Trichoderma* spp. associated with green mould on *Agaricus bisporus* using a sequence in β -tubulin gene 1. In: *Proceedings of the 3rd International Conference on Mushroom Biology and Mushroom Products*, 12-16 October 1999, Sydney, Australia, pp 116–124
- Romaine CP, Royse DJ, Schlagnhauer C (2005) Superpathogenic *Trichoderma* resistant to TopsinM found in Pennsylvania and Delaware. *Mushroom News* 53:6–9
- Romaine CP, Royse DJ, Schlagnhauer C (2008) Emergence of benzimidazole-resistant green mould, *Trichoderma aggressivum*, on cultivated *Agaricus bisporus* in North America. *Mushroom Sci* 17:510–523

- Romero-Arenas O, Lara MH, Huato MAD, Hernandez FD, Victoria DAA (2009) The characteristics of *Trichoderma harzianum* as a limiting agent in edible mushrooms. *Rev Colomb Biotechnol* 11:143–151
- Royse DJ, Boomer K, Du Y, Handcock M (1999) Spatial distribution of green mold foci in 30 commercial mushroom crops. *Plant Dis* 83:71–76
- Royse DJ, Baars J, Tan Q (2017) Current overview of mushroom production in the world. In: Zied DC, Pardo-Giménez A (eds) *Edible and medicinal mushrooms: Technology and applications*. 1st edition, Wiley-Blackwell, Hoboken, NJ, USA, pp 2–13, doi:10.1002/9781119149446.ch2
- Röhrich CR, Iversen A, Jaklitsch WM, Voglmayr H, Berg A, Dörfelt H, Thrane U, Vilcinskas A, Nielsen KF, von Döhren H, Brückner H, Degenkolb T (2012) Hypopulvins, novel peptaibiotics from the polyporicolous fungus *Hypocrea pulvinata*, are produced during infection of its natural hosts. *Fungal Biol* 116(12):1219–1231, doi:10.1016/j.funbio.2012.10.003
- Samuels GJ, Dodd SL, Gams W, Castlebury LA, Petrini O (2002) *Trichoderma* species associated with the green mold epidemic of commercially grown *Agaricus bisporus*. *Mycologia* 94:146–170, doi:10.1080/15572536.2003.11833257
- Sánchez-Montesinos B, Diáñez F, Moreno-Gavira A, Gea FJ, Santos M (2019) Plant growth promotion and biocontrol of *Pythium ultimum* by saline tolerant *Trichoderma* isolates under salinity stress. *Int J Environ Res Publ Health* 16:2053, doi: 10.3390/ijerph16112053
- Sánchez-Montesinos B, Diáñez F, Moreno-Gavira A, Gea FJ, Santos M (2020) Role of *Trichoderma aggressivum* f. *europaeum* as plant-growth promoter in horticulture. *Agronomy* 10(7):1004, doi: 10.3390/agronomy10071004
- Šantrić L, Potočnik I, Radivojević L, Umiljendic JG, Rekanović E, Duduk B, Milijašević-Marčić S (2018) Impact of a native *Streptomyces flavovirens* from mushroom compost on green mold control and yield of *Agaricus bisporus*. *J Environ Sci Health B* 53:677–684, doi: 10.1080/03601234.2018.1474559
- Savoie JM, Iapicco R, Largeteau-Mamoun M (2001) Factors influencing the competitive saprophytic ability of *Trichoderma harzianum* Th2 in mushroom (*Agaricus bisporus*) compost. *Micol Res* 105:1348–1356, doi: 10.1017/S0953756201004993
- Savoie JM, Largeteau ML (2004) Hydrogen peroxide concentrations detected in *Agaricus bisporus* sporocarps and relation with their susceptibility to the pathogen *Verticillium fungicola*. *FEMS Microbiol Lett* 237: 311–315, doi: 10.1111/j.1574-6968.2004.tb09712.x
- Savoie JM, Mata G (1999) The antagonistic action of *Trichoderma* sp. hyphae to *Lentinula edodes* hyphae changes lignocellulolytic activities during cultivation in wheat straw. *World J Microbiol Biotechnol* 15:369–373
- Savoie JM, Mata G (2003) *Trichoderma harzianum* metabolites pre-adapt mushrooms to *Trichoderma aggressivum* antagonism. *Mycologia* 95:191–199, doi: 10.1080/15572536.2004.11833104
- Seaby DA (1987) Infection of mushroom compost by *Trichoderma* species. *Mushroom J* 179:355–361
- Seaby DA (1989) Further observations on *Trichoderma*. *Mushroom* 197:147–151
- Seaby DA (1996a) Differentiation of *Trichoderma* taxa associated with mushroom production. *Plant Pathol* 45:905–912
- Seaby DA (1996b) Investigation of the epidemiology of green mould of mushroom (*Agaricus bisporus*) compost caused by *Trichoderma harzianum*. *Plant Pathol* 45:913–923
- Seaby DA (1998) *Trichoderma* as weed mould or pathogen in mushroom cultivation. In: Harman GE, Kubicek CP (eds) *Trichoderma and Gliocladium* Vol. 2. Enzymes, biological control and commercial applications. Taylor and Francis, London, pp 267–287
- Seidl V, Dhruzinina IS, Kubicek CP (2006) A screening system for carbon sources enhancing β -N-acetylglucosaminidase formation in *Hypocrea atroviridis* (*Trichoderma atroviride*). *Microbiol* 152(7):2003–2012, doi: 10.1099/mic.0.28897-0

- Shah S, Nasreen S, Munshi NA (2011) Evaluation of some botanicals in controlling green mold (*Trichoderma harzianum*) disease in oyster mushroom cultivation. *Int J Botany* 7:209–215, doi: 10.3923/ijb.2011.209.215
- Sharma HSS, Kilpatrick M, Ward F, Lyons G, Burns L (1999) Colonisation of phase II compost by biotypes of *Trichoderma harzianum* and their effect on mushroom yield and quality. *Appl Microbiol Biotechnol* 51:572–578
- Sharma SR, Vijay B (1996) Yield loss in *Pleurotus ostreatus* spp. caused by *Trichoderma viride*. *Mushroom Res* 5:19–22
- Sharma SR, Kumar S, Sharma VP (2007) Diseases and competitor moulds of mushrooms and their management. Technical Bulletin, National Research Centre for Mushroom (Indian Council of Agricultural Research), Chambaghat, India, pp 1–81
- Sharma SR, Kumar S (2000) Studies on wet bubble disease of white button mushrooms (*Agaricus bisporus*) caused by *Mycogone perniciosa*. In: Science and Ccultivation of Eedible Ffungi - Proceedings of the 15th International Congress on the Science and Cultivation of Edible Fungi, Maastricht, Netherlands, 2000, pp. 569–575.
- Sharma VP, Singh C (2003) Biology and control of *Mycogone perniciosa* Magn. causing wet bubble disease of white button mushroom. *J Mycol Plant Pathol* 33: 257-264.
- Shi N, Ruan H, Jie Y, Chen F, Du Y (2020) Sensitivity and efficacy of fungicides against wet bubble disease of *Agaricus bisporus* caused by *Mycogone perniciosa* *European J Plant Pathol* 157:873–885, doi: 10.1007/s10658-020-02047-0
- Sinden J, Hauser E (1953) Nature and control of three mildew diseases of mushrooms in America. *Mushroom Sci* 2:177-180
- Sinden JW (1971) Ecological control of pathogens and weed moulds in mushroom culture. *Annu Rev Phytopathol* 9:411–432
- Siwulski M, Sobieralski K, Błaszczuk L, Frąszczak B, Frużyńska-Józwiak D, Sas-Golak I (2011) Evaluation of mycelium growth of several *T. pleurotum* and *T. pleuroticola* isolates and their biotic interaction with *Pleurotus florida*. *Phytopathologia* 59:43–48
- Sobieralski K, Siwulski M, Fruzynska-Jozwiak D, Gorski R (2009a) Impact of *Trichoderma aggressivum* f. *europaeum* Th2 on the yielding of *Agaricus bisporus*. *Phytopathologia* 53:5-10
- Sobieralski K, Siwulski M, Fruzynska-Jozwiak D (2009b) Growth of aggressive isolates of *Trichoderma aggressivum* f. *europaeum* in dependence on temperature and medium. *Phytopathologia* 53:5-10
- Sobieralski K, Siwulski M, Frużyńska-Józwiak D, Górski R (2010a) Impact of infection with *Trichoderma aggressivum* f. *europaeum* isolates on carpophore setting and yielding of *Agaricus bisporus*. *Phytopathologia* 55:35–41
- Sobieralski K, Siwulski M, Fruyska-Józwiak D, Błaszczuk L, Sas-Golak I, Jasińska A (2010b) Impact of infections with two *Trichoderma aggressivum* f. *europaeum* isolates on the yielding of some wild strains of *Agaricus bisporus* (Lange) Imbach. *J Plant Prot Res* 50:501–504.
- Sobieralski K, Siwulski M, Jasińska A, Frużyńska-Józwiak D, Sas-Golak I, Szymański J (2010c) Impact of infection with *Trichoderma aggressivum* f. *europaeum* isolates on the yielding of some wild strains of *Agaricus bitorquis* from different regions of Poland. *Phytopathologia* 58:5–11
- Sobieralski K, Siwulski M, Górski R, Fruyska-Jówiak D, Nowak-Sowiska M (2010d) Impact of *Trichoderma aggressivum* f. *europaeum* isolates on yielding and morphological features of *Pleurotus eryngii*. *Phytopatol Pol* 56:17–25
- Sobieralski K, Siwulski M, Błaszczuk L, Fruyska-Józwiak D, Lisiecka J (2012a) The effect of infestation with isolates of *Trichoderma* sp. on mycelium growth and yielding in single-spore heterokaryotic cultures of *Agaricus bisporus* (Lange) Imbach. *Acta Sci Pol Hort Cult* 11:47–57
- Sobieralski K, Siwulski M, Błaszczuk L, Fraszczak B, Sas-Golak I (2012b) Impact of infections with *Trichoderma pleurotum* and *Trichoderma pleuroticola* isolates on yielding of wild strains

- of *Pleurotus ostreatus* (fr.) Kumm. obtained from natural sites. Acta Sci Pol Hort Cult 11:239–249
- Sobieralski K, Siwulski M, Komoń-Żelazowska M, Błaszczuk L, Sas-Golak I, Frużyńska-Jóźwiak D (2012c) Impact of *Trichoderma pleurotum* and *T. pleuroticola* isolates on yielding of *Pleurotus ostreatus* (FR.) Kumm. J Plant Prot Res 52:165–168
- Sobieralski K, Siwulski M, Komoń-Żelazowska M, Błaszczuk L, Górski R, Spiżewski T, Sas-Golak I (2012d) Evaluation of the growth of *Trichoderma pleurotum* and *Trichoderma pleuroticola* isolates and their biotic interaction with *Pleurotus* sp. J Plant Prot Res 52:235–239
- Soković M, Vukojević J, Marin P, Brkić D, Vajs V, van Griensven JLD (2009) Chemical composition of essential oils of *Thymus* and *Mentha* species and their antifungal activities. Molecules 14:238–249, doi: 10.3390/molecules14010238
- Soković M, van Griensven JLD (2006) Antimicrobial activity of essential oils and their components against the three major pathogens of the cultivated button mushroom, *Agaricus bisporus*. Eur J Plant Pathol 116:211–224, doi: 10.1007/s10658-006-9053-0
- Spillmann A (2002) What's killing the mushrooms of Pennsylvania? (A mushroom mystery). Agric Res 50:12
- Speer M (2010) Effect of spawn type on *Trichoderma* disease. Mushroom News 4:4–6
- Stanojević O, Milijašević-Marčić S, Potočnik I, Stepanović M, Dimkić I, Stanković S, Berić T (2016) Isolation and identification of *Bacillus* spp. from compost material, compost and mushroom casing soil active against *Trichoderma* spp. Arch Biol Sci 68:845–852, doi: 10.2298/ABS151104073S
- Stanojević O, Berić T, Potočnik I, Rekanović E, Stanković S, Milijašević-Marčić S (2019) Biological control of green mould and dry bubble diseases of cultivated mushroom (*Agaricus bisporus* L.) by *Bacillus* spp. Crop Prot 126:104944, doi: doi:10.1016/j.cropro.2019.104944
- Staunton L (1987) *Trichoderma* green mould in mushroom compost. Mushroom J 179:362–363
- Staunton L (1995) Key factors in control of cobweb and bubble diseases in mushrooms. Proc. 11th National Mushroom conference, 4–8, Teagasc, Kinsealy Research Centre.
- Szczeczek M, Staniaszek M, Habdas H, Ulinski Z, Szymanski J (2008) *Trichoderma* spp. – the cause of green mould on Polish mushroom farms. Veg Crop Res Bull 69:105–114, doi: 10.2478/V10032-008-0025-0
- Szili I (2008) Gombatermesztők könyve. Mezőgazda Kiadó, Budapest, Hungary
- Szekeres A, Leitgeb B, Kredics L, Manczinger L, Vágvölgyi C (2006) A novel, image analysis-based method for the evaluation of *in vitro* antagonism. J Microbiol Meth 65: 619–622, doi:10.1016/j.mimet.2005.09.014
- Szmidt RAK (1985) Biology of Wet Bubble disease of cultivated mushrooms. University of Stirling, London
- Talavera-Ortiz A, Chaverri P, Díaz-Godínez G, Acosta-Urdapilleta ML, Villegas E, Téllez-Téllez M (2020) Mycelial inhibition of *Trichoderma* spp (*Hypocreaceae*) isolated from the cultivation of *Pleurotus ostreatus* (*Pleurotaceae*) with an extract of *Pycnoporus* sp (*Polyporaceae*). Acta Bot Mex 127:e1537, doi: 10.21829/abm127.2020.1537
- Tan Q, Wang L, Wang Y, Wang J (1996) Experiments on sensitivity of *Mycogone perniciosa* collected from different areas to some fungicides in vitro. Acta Edulis Fungi 3:41–45.
- Thapa, CD, Jandaik CL (1987b) Spore germination behaviour of *Verticillium fungicola* (Preuss) Hassebr. under different environmental conditions. In: Cultivating edible fungi (Wuest, P. J., ed.). pp. 405–410.
- Urbán P, Miao Y, Fekete C, Schönhardt K, Valasek A, Hatvani L (2016) Complete genome sequence of *Trichoderma aggressivum* f. *europaeum*, the causal agent of green mould disease in the cultivation of champignon (*Agaricus bisporus*). In: Márialigeti K (ed) Book of abstracts, Annual Meeting of the Hungarian Society of Microbiology, Eötvös Loránd University, Budapest, Hungary, p 62

- Urbán P, Miao Y, Fekete C, Hatvani L, Büchner R Vágvolgyi C (2016) Complete genome sequence of the green mould pathogen *Trichoderma pleuroti*. In: Škrbić B (ed) 18th Danube-Kris-Mures-Tisa (DKMT) Euroregional Conference on Environment and Health: Book of abstracts. University of Novi Sad, Novi Sad, Serbia, pp 51–52
- Vágvolgyi Cs, Magyar K, Papp T, Palágyi Zs, Ferenczy L, Nagy Á (1996) Value of substrate utilization data for characterization of *Mucor* isolates. *Can J Microbiol* 42(6):613–616
- Vahabi K, Sharifnabi B, Zafari D (2009) Genetic diversity of *Trichoderma* spp. associated with button mushroom, *Agaricus bisporus*, inferred from AFLP markers and ITS sequencing. *Acta Phytopathol Entomol Hung* 44:239–253, doi: 10.1556/aphyt.44.2009.2.3
- Velázquez-Cedeño MA, Farnet AM, Mata G, Savoie JM (2006) Estudio preliminar de la microflora bacteriana termo tolerante de la pulpa de café y la paja de trigo con potencial de inhibición contra *Trichoderma sp viride* en el cultivo de *Pleurotus*. *Rev Mex Micol* 22:33–39
- Vu D, Groenewald M, de Vries M, Gehrmann T, Stielow B, Eberhardt U, Al-Hatmi A, Groenewald JZ, Cardinali G, Houbraken J, Boekhout T, Crous PW, Robert V, Verkley GJM (2019) Large-scale generation and analysis of filamentous fungal DNA barcodes boosts coverage for kingdom fungi and reveals thresholds for fungal species and higher taxon delimitation. *Stud Mycol* 92: 135–154, doi: 10.1016/j.simyco.2018.05.001
- Wang W, Li X, Chen B, Wang S, Li C, Wen Z (2015) Analysis of genetic diversity and development of SCAR markers in a *Mycogone perniciosa* population. *Curr Microbiol* 73(1):9–14, doi: 10.1007/s00284-016-1020-1
- Wang C, Zhuang WY (2020) Carbon metabolic profiling of *Trichoderma* strains provides insight into potential ecological niches. *Mycologia* 112(2): 213–223, doi: 10.1080/00275514.2019.1698246
- Wang G, Cao X, Ma X, Guo M, Liu C, Yan L, Bian Y (2016) Diversity and effect of *Trichoderma* spp. associated with green mold disease on *Lentinula edodes* in China. *Microbiol Open* 5:709–718, doi: 10.1002/mbo3.364
- Ware, W. M. (1933) A disease of cultivated mushrooms caused by *Verticillium malthousei* Sp. Nov. *Ann Bot - London*, 47: 763–785.
- Wen ZQ, Wang YX, Liu XR, Xie BG (2010) Population differentiation of *Mycogone perniciosa* in Fujian, China. *Mycosystema* 29:329–334.
- White TJ, Bruns TD, Lee SB, Taylor JW (1990) Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA Genes for Phylogenics. *PCR Protocols, a Guide to Methods and Applications*. Academic Press. pp 315–322.
- Williams J, Clarkson JM, Mills PR, Cooper RM (2003a) Saprotrophic and mycoparasitic components of aggressiveness of *Trichoderma harzianum* groups toward the commercial mushroom *Agaricus bisporus*. *Appl Environ Microbiol* 69:4192–4199, doi: 10.1128/AEM.69.7.4192-4199.2003
- Williams J, Clarkson JM, Mills PR, Cooper RM (2003b) A selective medium for quantitative reisolation of *Trichoderma harzianum* from *Agaricus bisporus* compost. *Appl Environ Microbiol* 69:4190–4191, doi: 10.1128/AEM.69.7.4190-4191.2003
- Woo SL, Di Benedetto P, Senatore M, Abadi K, Gigante S, Soriente I, Ferraioli S, Scala F, Lorito M (2004) Identification and characterization of *Trichoderma* species aggressive to *Pleurotus* in Italy. *J Zhejiang Univ Agric Life Sci* 30:469–470.
- Woo SL, Kubicek CP, Druzhinina IS, Vinale F, Cavallo P, Lorito M (2009) Characterization of *Trichoderma* species associated with the production of *Pleurotus ostreatus* in Italy. *J Plant Pathol* 91:S94
- Wuest PJ, Forer LB (1975) Temperature, time, and the influence of volatiles of phialospore germination in *Verticillium malthousei* (Ware). *Mycopathologia* 55: 9–12.

- Yamamoto Y, Shirono H, Kono K, Ohashi Y (1997) Immunopotentiating activity of the water-soluble lignin rich fraction prepared from LEM - the extract of the solid culture medium of *Lentinus edodes* mycelia. *Biosci Biotechnol Biochem* 61:1909–1912
- Yan Y, Zhang C, Moodley O, Zhang L, Xu J (2019) Green mold caused by *Trichoderma atroviride* on the lingzhi medicinal mushroom, *Ganoderma lingzhi* (*Agaricomycetes*). *Int J Med Mushrooms* 21:515–521, doi: 10.1615/IntJMedMushrooms.2019030352
- Yarden O, Salomon R, Katan J, Aharonson N (1990) Involvement of fungi and bacteria in enhanced and nonenhanced biodegradation of carbendazim and other benzimidazole compounds in soil. *Can J Microbiol* 36:15–23
- Yu SH (2001) Integrated control of oyster mushroom green mould. Ministry of Agriculture and Forestry, Korea, 157 pp
- Zare R, Gams W (2008) A revision of the *Verticillium fungicola* species complex and its affinity with the genus *Lecanicillium*. *Mycol Res* 112:811, doi: 10.1016/j.mycres.2008.01.019
- Zargarzadeh Zh, Mohammadi Goltapeh E, Danesh YR, Mehrparvar M (2011) Identification of aggressive species of *Trichoderma* from button mushroom farms (*Agaricus bisporus*) using morphological and molecular methods. *Rostaniha* 12:83–90, doi: 10.22092/BOTANY.2011.101434
- Zhang D, Spadaro D, Garibaldi A, Gullino ML, (2010) Efficacy of the antagonist *Aureobasidium pullulans* PL5 against postharvest pathogens of peach, apple and plum and its modes of action. *Biol. Control* 54, 172–180.
- Zhang T, Lu MZ, Zhang CL, Xu JZ (2019) First report of *Trichoderma longibrachiatum* causing green mould disease on *Ganoderma lingzhi*. *Plant Dis* 103:156, doi: 10.1094/PDIS-05-18-0818-PDN

9. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

A disszertáció a GINOP-2.2.1-15-2016-00006 „A gombaipari termékpálya ökológiai gazdálkodásra történő átállásának előmozdítása, termékbiztonság fokozása és új, funkcionális gombaalapú élelmiszerek előállítása” és a 2020-1.1.2-PIACI-KFI-2020-00111 „Új, kiváló vízmegtartó képességű takaróföld előállítására szolgáló innovatív technológia kifejlesztése csiperketermesztés céljára a letermelt gombakomposzt mikrobiális rekomposztálása útján” című projektek támogatásával készült (Széchenyi 2020 Program).

Elsősorban szeretném köszönetemet kifejezni témavezetőimnek, Dr. Kredics Lászlónak és Dr. Hatvani Lórántnak, akik szakdolgozó korom óta irányítják a munkámat a Mikrobiológiai Tanszéken. Nagyfokú szakmai támogatásukat, amivel ösztönöztek, hogy tovább folytassam a tanulmányaimat.

Köszönettel tartozom Prof. Dr. Vágvolgyi Csabának, hogy lehetővé tette dolgozatom elkészítését a Szegedi Tudományegyetem Mikrobiológiai Tanszékén.

Köszönöm a 308-as laboratóriumban nyújtott nélkülözhetetlen segítségét Vörös Mónikának, Dr. Bencsik-Bóka Bettinának, Dr. Marik Tamásnak, Büchner Ritának, Kedves Orsolyának, Anuar Zhumakayevnek, Nagy Viktor Dávidnak, Balázs Dóra Krisztinának, Varga Andrásnak, Bordé Ádámnak, hogy bizalommal fordulhattam hozzájuk, amikor segítségre volt szükségem.

Köszönetet szeretnék mondani Dr. Kovács Teréziának, aki segített dolgozatom elkészítésében.

Köszönetet szeretnék mondani Dr. Kocsubé Sándornak és Dr. Szűcs Attilának, akik munkájukkal és szakértelmükkel segítették dolgozatom elkészítését.

Köszönöm Dr. Irina S. Druzhininának, hogy laboratóriumában lehetővé tette a BIOLOG fenotipizálási kísérletek kivitelezését.

Továbbá szeretnék köszönetet mondani az SZTE TTIK Mikrobiológiai Tanszék összes dolgozójának, hogy munkájukkal és szakértelmükkel segítették dolgozatom elkészítését.

Végül, de nem utolsó sorban szeretnék hálás köszönetet mondani Családomnak és Barátaimnak. Édesanyámnak és nevelőapámnak mérhetetlen szeretetét, segítségét, amit a korábbi tanulmányaim és PhD-éveim alatt ösztönzőül, támogatásul kaptam. Továbbá szeretném megköszönni Barátaim támogatását, mikor reménytelennek tűnő helyzetekben is mellettem álltak, és támogattak.

10. FÜGGELÉK

F1. táblázat: Csiperkekártevő *Trichoderma* törzsek szénforrás-hasznosítása Petri-csészés kísérleti beállításban. A táblázatban feltüntetett adatok a vizsgált gombák telepátmérő-növekedésének értékei (mm/nap) (2 párhuzamos átlaga \pm szórás érték)

Szénforrás	<i>T. aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i> SZMC 23834	<i>T. aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i> SZMC 23035	<i>T. aggressivum</i> f. <i>europaeum</i> SZMC 1811	<i>T. aggressivum</i> f. <i>europaeum</i> SZMC 1746	<i>T. decipiens</i> SZMC 24111	<i>T. decipiens</i> SZMC 24112	<i>T. harzianum</i> SZMC 1844
pozitív kontroll	13,08 \pm 0,35	13,08 \pm 0,35	13,08 \pm 0,35	14,08 \pm 0,2	23,3 \pm 0	27,8 \pm 0,7	37,3 \pm 0,4
negatív kontroll	12 \pm 0,54	12 \pm 0,54	12 \pm 0,54	12,5 \pm 0,61	23,5 \pm 0,40	28,5 \pm 0,7	37,3 \pm 1,08
D(+)-xilóz	16 \pm 0	16 \pm 0	16 \pm 0	15 \pm 0	23,5 \pm 2,12	28,5 \pm 2,12	41 \pm 1,41
D(+)-mannóz	17,5 \pm 0	17,5 \pm 0	17,5 \pm 0	20 \pm 0	26 \pm 1,41	31,5 \pm 0,70	43,5 \pm 2,12
D(+)-galaktóz	17,5 \pm 0	17,5 \pm 0	17,5 \pm 0	19 \pm 0,70	20,5 \pm 0,70	25,5 \pm 0,70	38,5 \pm 0,70
D fruktóz	15 \pm 0	15 \pm 0	15 \pm 0	18,25 \pm 1,06	26 \pm 0	29,5 \pm 0,70	36,5 \pm 0,70
D-szorbit	31,25 \pm 1,76	31,25 \pm 1,76	31,25 \pm 1,76	33 \pm 0,70	25 \pm 0	27 \pm 0	41,5 \pm 2,12
L-szorbóz	8,5 \pm 1,41	8,5 \pm 1,41	8,5 \pm 1,41	11,5 \pm 0	15 \pm 0	16 \pm 0	31 \pm 1,41
L-ramnóz	30,75 \pm 1,06	30,75 \pm 1,06	30,75 \pm 1,06	31,5 \pm 1,41	25,5 \pm 2,12	30,5 \pm 2,12	35,5 \pm 0,70
D(+)-szacharóz	9,75 \pm 0,35	9,75 \pm 0,35	9,75 \pm 0,35	10,5 \pm 0	25,5 \pm 0,70	29 \pm 1,41	36 \pm 0
D(+)-maltóz	9,5 \pm 0,70	9,5 \pm 0,70	9,5 \pm 0,70	11 \pm 0	25 \pm 0	29,5 \pm 0,70	40 \pm 0
Mannit	8,25 \pm 0,35	8,25 \pm 0,35	8,25 \pm 0,35	11,5 \pm 0	15 \pm 0	14 \pm 2,82	27 \pm 1,41
p-arbutin	9,5 \pm 0	9,5 \pm 0	9,5 \pm 0	11,5 \pm 0,70	14 \pm 1,41	14 \pm 2,82	26,5 \pm 0,70

F1. táblázat - folytatás

Szénforrás	<i>T. aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i> SZMC 23834	<i>T. aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i> SZMC 23035	<i>T. aggressivum</i> f. <i>europaeum</i> SZMC 1811	<i>T. aggressivum</i> f. <i>europaeum</i> SZMC 1746	<i>T. decipiens</i> SZMC 24111	<i>T. decipiens</i> SZMC 24112	<i>T. harzianum</i> SZMC 1844
Raffinóz pentahidrát	10±0	10±0	10±0	11,25±0,35	15±0	15,5±3,53	28±0
D(+) melibióz	10,5±0,70	10,5±0,70	10,5±0,70	10,5±0,70	15±0	17,5±0,70	28±0
L-M-L-D(+) glükózid	9,5±0,70	9,5±0,70	9,5±0,70	9,5±0,70	14,5±0,70	13,5±0,70	30±0
Keményítő	9,25±1,06	9,25±1,06	9,25±1,06	9,5±0	16,5±0,70	14,5±2,12	30±0
Na-piruvát	8±0	8±0	8±0	9,25±0,35	21,5±0,70	25,5±0,70	37±1,41
Inulin	11,25±0,35	11,25±0,35	11,25±0,35	13,25±0,35	18,5±0,70	25±0	35±0
Dextrán	8±0	8±0	8±0	7,75±0,35	23±0	28±0	40±0
Galaktit	9±0	9±0	9±0	10±0	19±1,41	23±2,82	33±1,41
Na-DL-laktát	NA	NA	NA	NA	19,5±0,70	21±1,41	28,5±0,70
Mezo-eritrit	NA	NA	NA	NA	20±0	21,5±0,70	27±0
Xilit	7,75±0,35	7,75±0,35	7,75±0,35	7,25±0,35	22,5±0,70	27±0	33±0
Galaktit	7,5±0	7,5±0	7,5±0	7±0	19,5±0,70	25±0	34±0
Mezo-inozit	7,75±1,06	7,75±1,06	7,75±1,06	8,25±0,35	21±0	27,5±0,70	35±0
L-leucin	10±0	10±0	10±0	10,75±1,06	20,5±0,70	22±0	29±1,41
L-béta-fenilalanin	10,75±0,35	10,75±0,35	10,75±0,35	12,75±0,35	14,5±0,70	20±0	30±0
L-alanin	10±0	10±0	10±0	10±0	14,5±0,70	19,5±0,70	26,5±2,12
L-szerin	13,75±1,06	13,75±1,06	13,75±1,06	14±1,41	14±4,24	15±0	28,5±2,12

F1. táblázat - folytatás

Szénforrás	<i>T. aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i> SZMC 23834	<i>T. aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i> SZMC 23035	<i>T. aggressivum</i> f. <i>europaeum</i> SZMC 1811	<i>T. aggressivum</i> f. <i>europaeum</i> SZMC 1746	<i>T. decipiens</i> SZMC 24111	<i>T. decipiens</i> SZMC 24112	<i>T. harzianum</i> SZMC 1844
L-triptofán	7,5±0	7,5±0	7,5±0	9,5±0	9,5±0,70	13±0	21±0
L-prolin	11±0,70	11±0,70	11±0,70	12,5±0	20,5±0,70	22±0	24,5±0,70
L-aszparagin	11,75±1,76	11,75±1,76	11,75±1,76	12,75±0,35	15±0	20,5±0,70	30±0
L-glutamin	8,5±0,70	8,5±0,70	8,5±0,70	12±0	18±0	21±0	31±0
L-cisztein	10±0	10±0	10±0	11,25±1,06	15±2,82	18±0	26,5±0,70
L-tirozin	9,75±0,35	9,75±0,35	9,75±0,35	13,25±1,06	17,5±3,53	23,5±0,70	25±0
L-lizin	5±0	5±0	5±0	12±4,94	6±0	7,5±0,70	12,5±0,70
L-arginin	13±0,70	13±0,70	13±0,70	20,25±1,06	8±0	8±0	13,5±0,70
B-alanin	12,5±0	12,5±0	12,5±0	22,5±2,12	19±1,41	20,5±0,70	27,5±0,70
L-hisztidin	NA	NA	NA	NA	16±1,41	19,5±0,70	30,5±0,70
L-ornitin	9,5±0,70	9,5±0,70	9,5±0,70	12±0,70	24,5±0,70	27,5±0,70	38,5±0,70
L-citrullin	8,75±1,06	8,75±1,06	8,75±1,06	12±0,70	22±0	26±1,41	37±1,41
D(+)-raffinóz pentahidrát	NA	NA	NA	NA	25±0	29±1,41	40±0
Uracil	8±0	8±0	8±0	11,5±0,70	24,5±0,70	27±1,41	37,5±0,70
Timin	9,25±0,35	9,25±0,35	9,25±0,35	8,75±0,35	26,5±0,70	31,5±0,70	35±0
Citozin	9±0,70	9±0,70	9±0,70	10±0	26,5±0,70	30±0	36,5±2,12

F1. táblázat - folytatás

Szénforrás	<i>T. aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i> SZMC 23834	<i>T. aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i> SZMC 23035	<i>T. aggressivum</i> f. <i>europaeum</i> SZMC 1811	<i>T. aggressivum</i> f. <i>europaeum</i> SZMC 1746	<i>T. decipiens</i> SZMC 24111	<i>T. decipiens</i> SZMC 24112	<i>T. harzianum</i> SZMC 1844
D-glükonsav monohidrát	9,25±0,35	9,25±0,35	9,25±0,35	10,25±0,35	27±1,41	32,5±0,70	40±0
Kalcium-DL- pantotenát	9±0	9±0	9±0	12,75±0,35	23±0	19,5±0,70	35±0
Inozin	8±0	8±0	8±0	7,25±0,35	23±0	22±0	31±1,41
D-galakturonsav	8,75±0,35	8,75±0,35	8,75±0,35	10,5±0,70	12,5±0,70	22±0	28±0
Galluszsav	10±0	10±0	10±0	11±0	17±0	17±1,41	20±0
Vanillin	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0
4-hidroxi-vajsav nátrium só	7,75±0,35	7,75±0,35	7,75±0,35	7,5±0	23±1,41	21,5±0,70	34±0
D-glükózsav káliumsó	8,75±0,35	8,75±0,35	8,75±0,35	9,5±0,70	17,5±0,70	20±0	25±0
D(+)-melezitóz monohidrát	8±0,70	8±0,70	8±0,70	8,25±1,06	19±1,41	21±1,41	26,5±2,12
Malonsav*	4,75±0,35	4,75±0,35	4,75±0,35	3,5±0	6,5±2,12	7±0	8±0
Borostyánkősav dinátrium só	9,25±0,35	9,25±0,35	9,25±0,35	10±0	16±0	15,5±0,70	25,5±0,70
Metil-alfa-D- mannopiranozid	10,75±0,35	10,75±0,35	10,75±0,35	11,5±0	18,5±0,70	21±1,41	27±0
D(+) cellobióz	13,5±0	13,5±0	13,5±0	13,5±0	17±0	20±0	26,5±0,70
Fumársav	6,25±0,35	6,25±0,35	6,25±0,35	6,75±1,06	10,5±0,70	9,5±0,70	18±0

F1. táblázat - folytatás

Szénforrás	<i>T. aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i> SZMC 23834	<i>T. aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i> SZMC 23035	<i>T. aggressivum</i> f. <i>europaeum</i> SZMC 1811	<i>T. aggressivum</i> f. <i>europaeum</i> SZMC 1746	<i>T. decipiens</i> SZMC 24111	<i>T. decipiens</i> SZMC 24112	<i>T. harzianum</i> SZMC 1844
Orotsav monohidrát	9±0	9±0	9±0	12,5±0	8,5±2,12	10±0	17±0
Glicerinsav nátriumsó hidrát	14±0	14±0	14±0	14±0	17,5±0,70	23,5±0,70	33±1,41
D-glukuronsav- nátriumsó	15,25±0,35	15,25±0,35	15,25±0,35	16,5±0	20,5±0,70	24±0	32,5±0,70
Nycodenz	11,25±0,35	11,25±0,35	11,25±0,35	12,25±0,35	22,5±0,70	25±2,82	32,5±2,12
L-aszkorbinsav	9±0	9±0	9±0	13±0,70	16,5±0,70	20±0	25±0
L-almasav nátrium só	15,5±0,70	15,5±0,70	15,5±0,70	17±0,70	15±0	19,5±0,70	26,5±2,12
D-glükóz- ammónium- klorid	10±0,70	10±0,70	10±0,70	14,75±1,76	16±0	17±0	30,5±0,70
Tejcukor	10±0	10±0	10±0	9,25±0,35	19±1,41	20±0	31,5±2,12
DL-almasav	15,5±0,70	15,5±0,70	15,5±0,70	17±0,70	13±0	25±0	26±1,41
L(+) borkősav	14±0,70	14±0,70	14±0,70	17,5±0	13,5±2,12	20±0	21±1,41
D-aszparagin monohidrát	5,5±0	5,5±0	5,5±0	7,25±0,35	14±1,41	16±0	9±1,41
Borostyánkősav	9,25±1,06	9,25±1,06	9,25±1,06	13,5±1,41	15±0	19,5±0,70	28,5±2,12
Szalicin	10,75±0,35	10,75±0,35	10,75±0,35	11,5±0,70	15,5±0,70	19±1,41	26±1,41
Glicin/Glikokoll	7,25±0,35	7,25±0,35	7,25±0,35	9,75±0,35	16±0	18±0	25±0

F1. táblázat - folytatás

Szénforrás	<i>T. aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i> SZMC 23834	<i>T. aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i> SZMC 23035	<i>T. aggressivum</i> f. <i>europaeum</i> SZMC 1811	<i>T. aggressivum</i> f. <i>europaeum</i> SZMC 1746	<i>T. decipiens</i> SZMC 24111	<i>T. decipiens</i> SZMC 24112	<i>T. harzianum</i> SZMC 1844
(-) Kínasav	7,75±0,35	7,75±0,35	7,75±0,35	13,5±0	12±0	22,5±0,70	24±1,41
Inozitol	NA	NA	NA	NA	13,5±0,70	21±0	24,5±0,70
D-glükózamin	7±0	7±0	7±0	8±0,70	15±0	23±0	22±1,41
Gamma-amino-n- vajsav	9,25±0,35	9,25±0,35	9,25±0,35	9±0	17,5±0,70	20±0	28±0
Tanninsav - csersav	2,75±0,35	2,75±0,35	2,75±0,35	2,5±0	10±0	15±0	10±0
D(+) laktóz monohidrát	16,5±0	16,5±0	16,5±0	17,5±0	18±0	17,5±0,70	32±0
Glicil-glicin	5±0	5±0	5±0	5,75±0,35	17±1,41	16,5±2,12	30,5±0,70
D-borkósav	5,75±0,35	5,75±0,35	5,75±0,35	6±0,70	14±1,41	15±0	29±1,41
mezo-borkósav	NA	NA	NA	NA	17±1,41	24,5±0,70	29±1,41
N-metil-D- glükamid	2,75±0,35	2,75±0,35	2,75±0,35	3,5±0,70	6±0	5±0	15±0
DL-izocitrát	NA	NA	NA	NA	9±1,41	10,5±0,70	20±0
Alfa-metil-D- mannozid	16,25±1,06	16,25±1,06	16,25±1,06	18,75±0,35	15±0	16,5±0,70	22±0
Adipinsav	7,5±0	7,5±0	7,5±0	10±0	12,5±0,70	14,5±2,12	21,5±2,12
Vanillinsav	2,5±0	2,5±0	2,5±0	2,5±0	5±0	5,5±0,70	0±0

F1. táblázat - folytatás

Szénforrás	<i>T. aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i> SZMC 23834	<i>T. aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i> SZMC 23035	<i>T. aggressivum</i> f. <i>europaeum</i> SZMC 1811	<i>T. aggressivum</i> f. <i>europaeum</i> SZMC 1746	<i>T. decipiens</i> SZMC 24111	<i>T. decipiens</i> SZMC 24112	<i>T. harzianum</i> SZMC 1844
2-keto-D-glukonsav	23±0,70	23±0,70	23±0,70	22,75±0,35	17±0	18,5±0,70	26,5±0,70
L-alfa-alanin	13,25±0,35	13,25±0,35	13,25±0,35	12,25±0,35	13,5±0,70	14±1,41	17,5±3,53
1-O-metil-béta-D-glükopiranozid	16,5±0,70	16,5±0,70	16,5±0,70	17,75±0,35	15±0	15,5±0,70	19±1,41
Béta-metil-D-xilozid	NA	NA	NA	NA	14,5±0,70	15±0	19,5±0,70
D(+) melibióz dihidrát	10±0	10±0	10±0	11,25±0,35	15±0	16,5±0,70	19,5±0,70
3-O-metil-D-glükopiranozid	4,75±0,35	4,75±0,35	4,75±0,35	3,5±0	12,5±0,70	13,5±0,70	17,5±0,70
D-galaktonsav	27,75±0,35	27,75±0,35	27,75±0,35	28±0,70	21±1,41	19,5±0,70	25±0

NA: a törzset nem vizsgáltuk az adott szénforráson

F2. táblázat: Az ITS-alapú azonosítás eredményei (NCBI Nucleotide BLAST)

Törzsszám (SZMC azonosító)	BLAST paraméterek				Illesztés hossza
	Összes találat	Lefedettség	E-érték	% azonosság	
Trichoderma aggressivum CBS 433.95, referenciaszekvencia: FJ442605					
SZMC 23834	961	91%	0,0	99,07%	558
SZMC 23035	1061	99%	0,0	99,32%	624
SZMC 26663	959	90%	0,0	99,07%	561
SZMC 26664	961	91%	0,0	99,07%	550
SZMC 26665	955	89%	0,0	99,43%	546
SZMC 26666	961	91%	0,0	99,07%	563
SZMC 1811	1086	100%	0,0	100%	588
SZMC 23834	961	91%	0,0	99,07%	558
SZMC 23675	957	90%	0,0	99,5%	561
SZMC 23676	963	91%	0,0	99,07%	567
SZMC 23839	968	93%	0,0	98,72%	571
SZMC 23840	970	92%	0,0	99,08%	559
SZMC 23841	966	91%	0,0	99,07%	565
SZMC 23672	955	89%	0,0	99,24%	556
SZMC 23673	955	89%	0,0	99,24%	560
SZMC 23674	955	89%	0,0	99,43%	554

F2. táblázat - folytatás

Törzsszám (SZMC azonosító)	BLAST paraméterek				
	Összes találat	Lefedettség	E-érték	% azonosság	Illesztés hossza
SZMC 23660	968	93%	0,0	98,72%	565
SZMC 23661	961	91%	0,0	99,07%	558
SZMC 23662	970	92%	0,0	99,08%	559
SZMC 23663	961	91%	0,0	99,07%	557
SZMC 23664	961	91%	0,0	99,07%	550
<i>Trichoderma decipiens</i> G.J.S. 89-139, referenciaszekvencia: DQ835508					
SZMC 24111	957	100%	0,0	99,43%	584
SZMC 24112	961	99%	0,0	99,81%	570
<i>Trichoderma afroharzianum</i> GJS 04-186, referenciaszekvencia: FJ442265					
SZMC 12432	1000	92%	0,0	99,82%	550
SZMC 25728	1000	92%	0,0	99,82%	550
SZMC 26672	1000	92%	0,0	99,82%	550
<i>Trichoderma atrobrunneum</i> CBS 548.92 referenciaszekvencia: NR_137298					
SZMC 25744	1009	88%	0,0	100,00%	549
SZMC 26673	1009	88%	0,0	100,00%	549
<i>Trichoderma guizhouense</i> HGUP0038 referenciaszekvencia: JN191311					
SZMC 22514	732	100%	0,0	96.84%	550
SZMC 26669	736	100%	0,0	97.06%	549

F2. táblázat - folytatás

Törzsszám (SZMC azonosító)	BLAST paraméterek				Illesztés hossza
	Összes találat	Lefedettség	E-érték	% azonosság	
Trichoderma harzianum CBS 226.95 referenciaszekvencia: AY605713					
SZMC 1844	989	91%	0,0		552
SZMC 1848	983	91%	0,0	98.37%	552
SZMC 25729	996	91%	0,0	98.73%	553
SZMC 25730	996	91%	0,0	98.73%	553
Trichoderma pollincola LC11682 referenciaszekvencia: MF939592					
SZMC 24399	1009	97%	0,0	99.82%	549
SZMC 24445	1014	97%	0,0	100,00%	549
Trichoderma simmonsii GJS 91-138 referenciaszekvencia:AF443917					
SZMC 24248	1018	88%	0,0	100,00%	551
SZMC 25740	1018	88%	0,0	100,00%	551
SZMC 26671	1018	88%	0,0	100,00%	551
SZMC 26674	1018	88%	0,0	100,00%	551
Lecanicillium fungicola CBS 992.69 referenciaszekvencia: NR_119653					
SZMC 20790	802	78%	0,0	99,77%	438
SZMC 23852	957	93%	0,0	99,81%	537
SZMC 23856	970	94%	0,0	99,81%	542
SZMC 23857	942	91%	0,0	99,81%	527

F2. táblázat - folytatás

Törzsszám (SZMC azonosító)	BLAST paraméterek				
	Összes találat	Lefedettség	E-érték	% azonosság	Illesztés hossza
SZMC 24042	957	93%	0,0	99,81%	535
SZMC 24043	952	93%	0,0	99,62%	533
SZMC 24044	955	93%	0,0	99,62%	537
SZMC 24045	948	92%	0,0	99,81%	530
SZMC 24051	833	81%	0,0	99,78%	457
SZMC 24052	948	92%	0,0	99,81%	519
SZMC 24053	976	95%	0,0	99,81%	534
SZMC 24054	848	82%	0,0	99,78%	462
SZMC 24059	963	93%	0,0	99,81%	527
Referencia: <i>Hypomyces odoratus</i> : CBS82.69					
SZMC 23817	979	91%	0,0	99,09%	556
SZMC 20795	915	87%	0,0	98,29%	521
Referencia: <i>Hypomyces perniciosus</i> : CBS322.52					
SZMC 20792	965	87%	0,0	100,00%	529
SZMC 20793	977	89%	0,0	99,81%	532

F3. táblázat: A munka során meghatározott szekvenciák

Faj	Törzsszám (SZMC azonosító)	Szekvencia azonosító száma (NCBI GenBank)			
		ITS	<i>tef1</i>	<i>cal1</i>	<i>rpb2</i>
<i>Trichoderma aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i>	SZMC 23829	OM679296	OM679291		
<i>Trichoderma aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i>	SZMC 23830	OM679295			
<i>Trichoderma aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i>	SZMC 26663	OM679388	OM972888		
<i>Trichoderma aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i>	SZMC 26664	OM679387	OM972889		
<i>Trichoderma aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i>	SZMC 26665	OM679386			
<i>Trichoderma aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i>	SZMC 26666	OM679385			
<i>Trichoderma aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i>	SZMC 23834	OM679294	OM972892		
<i>Trichoderma aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i>	SZMC 23675	OM679298	OM972890		
<i>Trichoderma aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i>	SZMC 23676	OM679297	OM972891		
<i>Trichoderma aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i>	SZMC 23839	OM679293	OM972893		
<i>Trichoderma aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i>	SZMC 23840	OM679292	OM972894		
<i>Trichoderma aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i>	SZMC 23841	OM679291	OM972895		
<i>Trichoderma aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i>	SZMC 23672	OM679301			
<i>Trichoderma aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i>	SZMC 23673	OM679300			
<i>Trichoderma aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i>	SZMC 23674	OM679299			
<i>Trichoderma aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i>	SZMC 23660	OM679393	OM972886		
<i>Trichoderma aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i>	SZMC 23661	OM679392			
<i>Trichoderma aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i>	SZMC 23662	OM679391	OM972887		
<i>Trichoderma aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i>	SZMC 23663	OM679390	OM972888		
<i>Trichoderma aggressivum</i> f. <i>aggressivum</i>	SZMC 23664	OM679389	OM972889		

F3. táblázat - folytatás

Faj	Törzsszám (SZMC azonosító)	Szekvencia azonosító száma (NCBI GenBank)			
		ITS	<i>tef1</i>	<i>cal1</i>	<i>rpb2</i>
<i>Trichoderma decipiens</i>	SZMC 24111	OM679333			
<i>Trichoderma decipiens</i>	SZMC 24112	OM679332	ON075074		
<i>Trichoderma afroharzianum</i>	SZMC 12432	MZ754498	MZ773449	MZ773454s	MZ773428
<i>Trichoderma afroharzianum</i>	SZMC 25728	MZ754499	MZ773444	MZ773455	MZ773423
<i>Trichoderma atrobrunneum</i>	SZMC 25744	MZ754500	MZ773440	MZ773457	MZ773419
<i>Trichoderma atrobrunneum</i>	SZMC 26673	MZ754501	MZ773434	MZ773458	MZ773413
<i>Trichoderma guizhouense</i>	SZMC 22514	MZ754502	MZ773448	MZ773459	MZ773427
<i>Trichoderma guizhouense</i>	SZMC 26669	MZ754503	MZ773437	MZ773462	MZ773416
<i>Trichoderma harzianum</i>	SZMC 1844	MZ754506	MZ773451	MZ773465	MZ773430
<i>Trichoderma harzianum</i>	SZMC 1848	MZ754507	MZ773450	MZ773466	MZ773429
<i>Trichoderma harzianum</i>	SZMC 25729	MZ754508	MZ773443	MZ773467	MZ773422
<i>Trichoderma harzianum</i>	SZMC 25730	MZ754509	MZ773442	MZ773468	MZ773421
<i>Trichoderma pollinicola</i>	SZMC 24399	MZ754510	MZ773446	MZ773469	MZ773425
<i>Trichoderma pollinicola</i>	SZMC 24445	MZ754511	MZ773445	MZ773470	MZ773424
<i>Trichoderma simmonsii</i>	SZMC 24248	MZ754512	MZ773447	MZ773471	MZ773426
<i>Trichoderma simmonsii</i>	SZMC 25740	MZ754513	MZ773441	MZ773472	MZ773420
<i>Trichoderma simmonsii</i>	SZMC 26671	MZ754514	MZ773436	MZ773473	MZ773415
<i>Trichoderma simmonsii</i>	SZMC 26674	MZ754515	MZ773433	MZ773474	MZ773412
<i>Lecanicillium fungicola</i> var. <i>fungicola</i>	SZMC 20790	OM679406			
<i>Lecanicillium fungicola</i> var. <i>fungicola</i>	SZMC 23852	OM679405			
<i>Lecanicillium fungicola</i> var. <i>fungicola</i>	SZMC 23856	OM679404			
<i>Lecanicillium fungicola</i> var. <i>fungicola</i>	SZMC 23857	OM679403			

F3. táblázat - folytatás

Faj	Törzsszám (SZMC azonosító)	Szekvencia azonosító száma (NCBI GenBank)			
		ITS	<i>tef1</i>	<i>cal1</i>	<i>rpb2</i>
<i>Lecanicillium fungicola</i> var. <i>fungicola</i>	SZMC 24042	OM679402			
<i>Lecanicillium fungicola</i> var. <i>fungicola</i>	SZMC 24043	OM679401			
<i>Lecanicillium fungicola</i> var. <i>fungicola</i>	SZMC 24044	OM679400			
<i>Lecanicillium fungicola</i> var. <i>fungicola</i>	SZMC 24045	OM679399			
<i>Lecanicillium fungicola</i> var. <i>fungicola</i>	SZMC 24051	OM679398			
<i>Lecanicillium fungicola</i> var. <i>fungicola</i>	SZMC 24052	OM679397			
<i>Lecanicillium fungicola</i> var. <i>fungicola</i>	SZMC 24053	OM679396			
<i>Lecanicillium fungicola</i> var. <i>fungicola</i>	SZMC 24054	OM679395			
<i>Lecanicillium fungicola</i> var. <i>fungicola</i>	SZMC 24059	OM679394			
<i>Hypomyces odoratus</i>	SZMC 23817	OM679410			
<i>Hypomyces odoratus</i>	SZMC 20795	OM679411			
<i>Hypomyces perniciosus</i>	SZMC 20792	OM679409			
<i>Hypomyces perniciosus</i>	SZMC 20793	OM679408			

F4. táblázat: A filogenetikai elemzések során felhasznált referenciaszekvenciák

Faj	Törzsszám (azonosító)	Referencia szekvencia azonosító száma (NCBI GenBank)			
		ITS	<i>tef1</i>	<i>cal1</i>	<i>rpb2</i>
<i>Lecanicillium acerosum</i>	CBS 418.81	EF641893.1	KM283810.1		KM283852.1
<i>Lecanicillium araneicola</i>	BTCC-F35	AB378506.1			
<i>Lecanicillium araneorum</i>	CBS 726.73A	AJ292464.1			
<i>Lecanicillium antillatum</i>	CBS 350.85	MH873577.1			
<i>Lecanicillium aphanocladii</i>	GZUIFR-lun 1505	MN944448.1			
<i>Lecanicillium attenuatum</i>	Gzuifrlun-1404	KT345700.1			
<i>Lecanicillium cauligalbarum</i>	GZUIFRZH J01	MH730663.1			
<i>Lecanicillium flavidum</i>	CBS 300.70D	MH859668.1			
<i>Lecanicillium fungicola</i> var. <i>aelophilum</i>	CBS 357.80	MH861274.1			
<i>Lecanicillium fungicola</i> var. <i>aelophilum</i>	CGMCC 3.19067	MH459157.1			
<i>Lecanicillium fungicola</i> var. <i>aelophilum</i>	CBS 300.70A	EF641885.1			
<i>Lecanicillium fungicola</i> var. <i>aelophilum</i>	CBS 171.80	EF641886.1			
<i>Lecanicillium fungicola</i> var. <i>fungicola</i>	CBS 9992.69				
<i>Lecanicillium fusi sporium</i>	CBS 164.70	MH859538.1			
<i>Lecanicillium kalimantanense</i>	BTCC-F23	AB360356.1			
<i>Lecanicillium lecanii</i>	CBS 101247				
<i>Lecanicillium nodulosum</i>	IMI 338014R	EF513012.1			
<i>Lecanicillium primulinum</i>	JCM 18525	NR_119418.1			
<i>Lecanicillium psalliotae</i>	CBS 532.81	MH861374.1			
<i>Lecanicillium restrictum</i>	CCF 5252	LT548279.1			
<i>Lecanicillium subprimulinum</i>	KUMCC 17-0148	MG585314.1			

F4. táblázat - folytatás

Faj	Törzsszám (azonosító)	Referencia szekvencia azonosító száma (NCBI GenBank)			
		ITS	<i>tef1</i>	<i>cal1</i>	<i>rpb2</i>
<i>Lecanicillium sabanense</i>	JChA5	KC633232.1			
<i>Lecanicillium saksenae</i>	IMI 179841	NR_111102.1			
<i>Lecanicillium tenuipes</i>	CBS 309.85	JN036556.1			
<i>Lecanicillium testudineum</i>	CCF 5201	LT548278.1			
<i>Lecanicillium wallacei</i>	CBS 101237	EF641891.1			
<i>Trichoderma afarasin</i>	DIS 314F	FJ442259.1	FJ463400.1	FJ442312.1	FJ442778.1
<i>Trichoderma afroharzianum</i>	GJS 04-186	NR_137304.1	FJ463301.1	FJ442370.1	FJ442691.1
<i>Trichoderma afroharzianum</i>	TRS835	KP009351.1	KP008787.1		KP009149.1
<i>Trichoderma aggressivum f. aggressivum</i>	DAOM 222156	NR_137299.1	AF348098.1	AF442860.2	FJ442752.1
<i>Trichoderma aggressivum f. aggressivum</i>	462 5				
<i>Trichoderma aggressivum f. aggressivum</i>	467				
<i>Trichoderma aggressivum f. aggressivum</i>	Com1				
<i>Trichoderma aggressivum f. aggressivum</i>	K3		MT249299.1		
<i>Trichoderma aggressivum f. aggressivum</i>	Sem1/1		MT249301.1		
<i>Trichoderma aggressivum f. aggressivum</i>	448 19				
<i>Trichoderma aggressivum f. aggressivum</i>	452 15				
<i>Trichoderma aggressivum f. aggressivum</i>	K39	MH133214.1	MT249282.1		
<i>Trichoderma aggressivum f. aggressivum</i>	CBS 450.95	KP009379.1	KP008999.1		KP009170.1
<i>Trichoderma aggressivum f. aggressivum</i>	393	MN177936.1	MT249288.1		
<i>Trichoderma aggressivum f. aggressivum</i>	Com2				
<i>Trichoderma aggressivum f. aggressivum</i>	455	MN177937.1	MT249295.1		
<i>Trichoderma aggressivum f. aggressivum</i>	453.14	MN177934.1	MT249294.1		

F4. táblázat - folytatás

Faj	Törzsszám (azonosító)	Referencia szekvencia azonosító száma (NCBI GenBank)			
		ITS	<i>tef1</i>	<i>cal1</i>	<i>rpb2</i>
<i>Trichoderma aggressivum f. aggressivum</i>	Boz1		MT249298.1		
<i>Trichoderma aggressivum f. aggressivum</i>	DAOM 222177	AY605756.1	AY605795.1		
<i>Trichoderma aggressivum f. aggressivum</i>	DAOM 222154	AY605757.1	AY605798.1		
<i>Trichoderma aggressivum f. aggressivum</i>	DAOM 222189	AY605755.1	AY605794.1		
<i>Trichoderma aggressivum f. europaeum</i>	CBS 100526	NR_145035.1	KP008993.1	FJ442278.1	KP009166.1
<i>Trichoderma americanum</i>	GJS92-93		DQ835489		
<i>Trichoderma austriacum</i>	CBS122494		FJ860619		
<i>Trichoderma applanatum</i>	7792		KJ634759		
<i>Trichoderma asperellum</i>	CGMCC 6422	KF425754.1	KF425756.1		KF425755.1
<i>Trichoderma atrobrunneum</i>	GJS 92-110	NR_137298.1	FJ463397.1	AF442883.1	
<i>Trichoderma atroviride</i>	DAOM 222144	AF456916.1	AF456889.1		FJ442754.1
<i>Trichoderma balearicum</i>	S402		KJ665434		
<i>Trichoderma citrinum</i>	CBS894.85		DQ835481		
<i>Trichoderma crystalligenum</i>	CBS118980		DQ345342		
<i>Trichoderma confluens</i>	9649		KT001959		
<i>Trichoderma decipiens</i>	GJS91-101		DQ835503		
<i>Trichoderma decipiens</i>	S372		KJ665466		
<i>Trichoderma decipiens</i>	CBS121307		FJ860635		
<i>Trichoderma decipiens</i>	GJS89-139		DQ835477		
<i>Trichoderma decipiens</i>	BEO99-16		DQ835475		
<i>Trichoderma eucorticioides</i>	LESF208		KT279045		
<i>Trichoderma gamsii</i>	GJS 04-09	DQ315459.1	DQ307541.1	JN133529.1	JN133561.1

F4. táblázat - folytatás

Faj	Törzsszám (azonosító)	Referencia szekvencia azonosító száma (NCBI GenBank)			
		ITS	<i>tef1</i>	<i>cal1</i>	<i>rpb2</i>
<i>Trichoderma guizhouense</i>	HGUP0038	JN191311.1	JN215484.1		JQ901400.1
<i>Trichoderma harzianum</i>	CBS226.95		AF534621.1		
<i>Trichoderma hispanicum</i>	S453	JN715595.1	JN715659.1		JN715600.1
<i>Trichoderma inhamatum</i>	CBS 273.78	MH861134.1	AF348099.1		FJ442725.1
<i>Trichoderma lentiforme</i>	DIS 218E	FJ442220.1	FJ463310.1	FJ442296.1	FJ442793.1
<i>Trichoderma lickfeldtiae</i>	GJS 00-14	NR_138438.1	EU856326.1	DQ122151.1	
<i>Trichoderma lixii</i>	GJS 97-96			AF442872.1	
<i>Trichoderma longibrachiatum</i>	ATCC 18648				
<i>Trichoderma megalocitrinum</i>	BEO00-09		AY225855		
<i>Trichoderma microcitrinum</i>	GJS91-96		DQ835478		
<i>Trichoderma oligosporum</i>	7718		KJ634751		
<i>Trichoderma oligosporum</i>	7890		KJ634764		
<i>Trichoderma undulatum</i>	PPRI19365		KX267789		
<i>Trichoderma parmastoi</i>	CBS121139		FJ860668		
<i>Trichoderma parmastoi</i>	TFC97-143		FJ860669		
<i>Trichoderma phellinicola</i>	CBS119283		FJ860672		
<i>Trichoderma pleuroti</i>	CBS 124387	NR_134421.1	HM142382.1		HM142372.1
<i>Trichoderma pleurotica</i>	CBS 124383	NR_134420.1	HM142381.1		HM142371.1
<i>Trichoderma protopulvinatum</i>	CPK2434		FJ860677		

F4. táblázat - folytatás

Faj	Törzsszám (azonosító)	Referencia szekvencia azonosító száma (NCBI GenBank)			
		ITS	<i>tef1</i>	<i>cal1</i>	<i>rpb2</i>
<i>Trichoderma pseudolacteum</i>	TUFC61490		JX238493		
<i>Trichoderma pseudolacteum</i>	TUFC61505		JX238496		
<i>Trichoderma pseudostramineum</i>	CNUN334		HM920206		
<i>Trichoderma psycrophilum</i>	HY8		AF534584		
<i>Trichoderma pollinicola</i>	LC 11632				
<i>Trichoderma pulvinatum</i>	GJS98-104		AY225861		
<i>Trichoderma rhododenri</i>	CBS119288		FJ860685		
<i>Trichoderma rifaai</i>	DIS 337F	FJ442621.1	FJ463321.1	FJ442315.1	FJ442720.1
<i>Trichoderma simmonsii</i>	GJS 91-138			AF442869.1	FJ442757.1
<i>Trichoderma subsulphureum</i>	M141		FJ835492		
<i>Trichoderma sulphureum</i>	CPK1593		FJ860709		
<i>Trichoderma speciosum</i>	YMF 1.00205	MH113929.1	MH183184.1		MH155270.1
<i>Trichoderma stercorarium</i>	ATCC62321		AF543782		
<i>Trichoderma tiantangzhaiense</i>	7875		KJ634763		
<i>Trichoderma theobromicola</i>	DIS 85F	DQ109525.1	EU856321.1	DQ122148.1	
<i>Trichoderma yunnanense</i>	CBS 121219	NR_134419.1	GU198243.1		KJ842148.1
<i>Trichoderma zeloharzianum</i>	YMF 1.00268	NR_165872.1	MH183181.1		MH158996.1
<i>Trichoderma valdunense</i>	CBS 120923	NR_134418.1	FJ860717.1		FJ860605.1
<i>Trichoderma victoriense</i>	GJS99-200		DQ835500		
<i>Trichoderma viride</i>	CBS 119325	DQ677655.1	DQ672615.2		EU711362.2
<i>Simpicillium lanosoniveum</i>	CBS 704.86	AJ292396.1			

F5. táblázat: *Hypomyces perniciosus*, *H. odoratus* és *L. fungicola* szénforrás-hasznosítási vizsgálatának szignifikancia értékei. p<0,0001:****, p<0,001:***, <0,01:**, p=0,0198: *, ns: nincs szignifikáns különbség a pozitív kontrollhoz (glükóz) viszonyítva.

Szénforrás	<i>H. perniciosus</i> SZMC 20792	<i>H. perniciosus</i> SZMC 20793	<i>H. odoratus</i> SZMC 23817	<i>H. odoratus</i> SZMC 20795	<i>L. fungicola</i> SZMC 24042	<i>L. fungicola</i> SZMC 20790	<i>L. fungicola</i> SZMC 23852	<i>L. fungicola</i> SZMC 23856	<i>L. fungicola</i> SZMC 23857
negatív kontroll	ns	**	ns	ns	***	ns	ns	ns	ns
D(+)-xilóz	*	**	ns	ns	ns	**	ns	ns	ns
D(+)-mannóz	****	****	**	ns	ns	*	ns	ns	ns
D(+)- galaktóz	****	ns	****	ns	ns	*	ns	ns	ns
D fruktóz	ns	****	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
D-szorbit	****	****	****	ns	***	****	****	****	***
L-szorbóz	****	****	ns	ns	****	****	****	****	****
L-ramnóz	*	****	**	***	ns	ns	ns	ns	ns
D(+)- szacharóz	ns	****	**	ns	****	*	***	**	ns
D(+)-maltóz	ns	****	****	ns	*	***	ns	ns	ns
Mannit	****	*	****	ns	****	****	*	****	****
p-arbutin	****	**	****	ns	****	****	****	****	****
Raffinóz pentahidrát	ns	ns	****	ns	****	****	****	*	ns
D(+) melibióz	****	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
L-M-L- D(+)-Glükózi d	ns	****	****	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Keményítő	ns	***	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Na-piruvát	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Inulin	ns	**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Dextrán	ns	****	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Galaktit	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

F5. táblázat - folytatás

Szénforrás	<i>H. perniciosus</i> SZMC 20792	<i>H. perniciosus</i> SZMC 20793	<i>H. odoratus</i> SZMC 23817	<i>H. odoratus</i> SZMC 20795	<i>L. fungicola</i> SZMC 24042	<i>L. fungicola</i> SZMC 20790	<i>L. fungicola</i> SZMC 23852	<i>L. fungicola</i> SZMC 23856	<i>L. fungicola</i> SZMC 23857
Na-DL-laktát	ns	ns	****	ns	-	-	-	-	-
Mezo-eritrit	ns	ns	*	ns	-	-	-	-	-
Xilit	ns	****	**	ns	ns	*	ns	ns	**
Galaktit	*	****	ns	ns	ns	****	ns	*	ns
Mezo-inozit	ns	****	**	ns	ns	ns	ns	ns	ns
L-leucin	****	**	**	ns	ns	****	****	ns	***
L-béta-fenilalanin	****	****	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
L-alanin	****	****	ns	ns	**	***	*	ns	ns
L-szerin	****	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
L-triptofán	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*
L-prolin	****	ns	ns	ns	ns	*	*	**	ns
L-aszparagin	ns	ns	ns	ns	ns	***	****	***	ns
L-glutamin	ns	ns	ns	ns	ns	****	***	ns	***
L-cisztein	****	ns	ns	ns	****	****	****	****	****
L-tirozin	ns	***	ns	ns	**	***	****	****	ns
L-lizin	ns	ns	ns	ns	ns	ns	***	****	*
L-arginin	ns	****	ns	*	***	****	****	***	****
B-alanin	****	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
L-hisztidin	****	*	ns	ns	-	-	-	-	-
L-ornitin	****	****	ns	ns	ns	ns	ns	**	ns
L-citrullin	****	****	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
D(+)-raffinóz pentahidrát	****	***	ns	ns	****	****	****	*	ns
Uracil	****	****	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Timin	****	ns	****	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Citozin	****	****	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns
D-glükonsav monohidrát	****	****	ns	ns	**	ns	***	ns	ns

F5. táblázat - folytatás

Szénforrás	<i>H. perniciosus</i> SZMC 20792	<i>H. perniciosus</i> SZMC 20793	<i>H. odoratus</i> SZMC 23817	<i>H. odoratus</i> SZMC 20795	<i>L. fungicola</i> SZMC 24042	<i>L. fungicola</i> SZMC 20790	<i>L. fungicola</i> SZMC 23852	<i>L. fungicola</i> SZMC 23856	<i>L. fungicola</i> SZMC 23857
Kalcium-DL- pantotenát	****	ns	****	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Inozin	****	**	**	ns	***	ns	ns	**	ns
D- galakturon- sav	****	****	****	ns	****	**	ns	*	ns
Galluszsav	ns	ns	ns	ns	*	***	ns	**	**
Vanillin	****	ns	ns	ns	****	****	****	****	****
4-hidroxi- vajsav nátrium só	****	****	**	***	**	ns	*	**	ns
D-glükózsav káliumsó	****	ns	****	ns	ns	ns	ns	**	ns
D(+)- melezitóz monohidrát	****	****	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Malonsav	****	ns	****	ns	****	****	****	****	****
Borostyánkő sav dinátrium só	***	ns	**	***	ns	ns	ns	ns	ns
Metil-alfa-D- mannopirano zid	****	ns	****	ns	ns	ns	ns	ns	ns
D(+) cellobióz	****	****	****	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Fumársav	****	ns	****	ns	****	****	****	****	****
Orotsav monohidrát	****	ns	ns	ns	****	****	****	****	****

F5. táblázat – folytatás

Szénforrás	<i>H. perniciosus</i> SZMC 20792	<i>H. perniciosus</i> SZMC 20793	<i>H. odoratus</i> SZMC 23817	<i>H. odoratus</i> SZMC 20795	<i>L. fungicola</i> SZMC 24042	<i>L. fungicola</i> SZMC 20790	<i>L. fungicola</i> SZMC 23852	<i>L. fungicola</i> SZMC 23856	<i>L. fungicola</i> SZMC 23857
Glicerinsav nátriumsó hidrát	****	ns	**	***	ns	ns	ns	***	ns
D- glukuronsav- nátriumsó	ns	****	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Nycodenz	****	****	****	ns	ns	ns	ns	ns	ns
L- aszcorbinsav	****	ns	****	ns	****	****	****	****	****
L-almasav nátrium só	ns	ns	****	ns	ns	ns	ns	ns	ns
D-glükóz- ammónium- klorid	ns	ns	****	ns	ns	ns	*	ns	ns
Tejcukor	ns	****	ns	ns	ns	ns	*	ns	*
DL-almasav	****	****	****	ns	ns	***	ns	ns	ns
L(+) Borkősav	****	****	ns	ns	****	****	****	****	****
D-aszparagin monohidrát	****	ns	ns	*	***	****	****	**	ns
Borostyánkő sav	ns	****	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Szalicin	ns	****	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Glicin/Gliko koll	****	****	ns	****	ns	ns	ns	ns	ns
(-)Kínasav	ns	****	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Inozitol	**	**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

F5. táblázat - folytatás

Szénforrás	<i>H. pernicius</i> SZMC 20792	<i>H. pernicius</i> SZMC 20793	<i>H. odoratus</i> SZMC 23817	<i>H. odoratus</i> SZMC 20795	<i>L. fungicola</i> SZMC 24042	<i>L. fungicola</i> SZMC 20790	<i>L. fungicola</i> SZMC 23852	<i>L. fungicola</i> SZMC 23856	<i>L. fungicola</i> SZMC 23857
D-glükózamin	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns
Gamma-amino-n-vajsav	ns	****	ns	ns	****	ns	ns	****	****
Tanninsav - csersav	****	**	ns	ns	****	****	****	****	****
D(+) laktóz monohidrát	**	***	ns	***	**	ns	ns	**	**
Glicil-glicin	*	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	*
D-borkősav	****	****	ns	ns	***	****	ns	**	****
Mezo-borkősav	****	ns	ns	*	****	****	****	****	****
N-metil-D-glükamid	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns
DL-izocitrát	ns	****	ns	ns	-	-	-	-	-
Alfa-metil-D-mannozid	ns	****	ns	ns	-	-	-	-	-
Adipinsav	****	****	ns	ns	****	****	****	*	****
Vanillin sav	****	****	ns	ns	****	****	****	****	****
2-keto-D-glukonsav	ns	****	**	***	ns	ns	ns	**	ns
L-alfa-alanin	ns	****	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
1-O-metil-béta-D-glükopiranozid	ns	****	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

F5. táblázat - folytatás

Szénforrás	<i>H. perniciosus</i> SZMC 20792	<i>H. perniciosus</i> SZMC 20793	<i>H. odoratus</i> SZMC 23817	<i>H. odoratus</i> SZMC 20795	<i>L. fungicola</i> SZMC 24042	<i>L. fungicola</i> SZMC 20790	<i>L. fungicola</i> SZMC 23852	<i>L. fungicola</i> SZMC 23856	<i>L. fungicola</i> SZMC 23857
Béta-metil-D-xilozid	ns	****	ns	ns	-	-	-	-	-
D(+) melibióz dihidrát	ns	****	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
3-O-metil-D-glükopiranozid	**	****	ns	ns	****	****	****	****	****
D-galakton-sav	ns	****	ns	ns	***	ns	*	***	*

Színek: kék- kevésbé hasznosuló szénforrás; lila- serkentett növekedés a pozitív kontrollhoz (glükóz) viszonyítva

F6. táblázat: *Trichoderma* szénforrás-hasznosítási vizsgálat szignifikancia-értékei. $p < 0,0001$:****, $p < 0,001$:***, $p < 0,01$:**, $p = 0,0198$: *, ns: nincs szignifikáns eltérés a pozitív kontrollhoz viszonyítva.

Szénforrás	<i>T. aggressivum</i> f. agg. SZMC 23834	<i>T. aggressivum</i> f. agg. SZMC 23035	<i>T. aggressivum</i> f. eur. SZMC 1746	<i>T. aggressivum</i> f. eur. SZMC 1811	<i>T. harzianum</i> SZMC 1846	<i>T. decipiens</i> SZMC 24111	<i>T. decipiens</i> SZMC 24112
negatív kontroll	****	ns	***	ns	****	*	****
D(+)-xilóz	ns	*	ns	ns	ns	ns	**
D(+)-mannóz	*	****	ns	****	ns	ns	ns
D(+)-galaktóz	*	****	ns	****	ns	****	****
D fruktóz	ns	**	ns	****	**	ns	ns
D-szorbit	****	****	****	****	ns	ns	****
L-szorbóz	****	ns	****	**	****	****	****
L-ramnóz	****	****	****	****	****	ns	ns
D(+)-szacharóz	****	****	****	****	****	ns	*
D(+)-maltóz	****	****	****	****	ns	ns	ns
Mannit	****	****	****	****	****	****	****
p-arbutin	****	****	****	****	****	****	****
Raffinóz	****	****	****	****	****	****	****
pentahidrát	****	****	****	****	****	****	****
D(+)-melibióz	****	****	****	****	****	****	****
L-M-L-D(+)-Glükózid	****	****	****	****	****	****	****
Keményítő	****	****	****	****	****	****	****
Na-piruvát	****	****	****	****	*	****	****
Inulín	****	**	****	ns	****	****	****
Dextrán	****	****	****	****	ns	*	****
Galaktit	****	****	****	****	****	****	****
Na-DL-laktát	-	-	-	-	****	****	****
Mezo-eritrit	-	-	-	-	****	****	****
Xilit	****	****	****	****	****	**	****
Mezo-inozit	****	****	****	****	****	****	****
L-leucin	****	****	****	****	****	****	****
L-béta-fenilalanin	****	ns	****	ns	****	****	****
L-alanin	****	**	****	****	****	****	****
L-szerin	ns	ns	**	ns	****	****	****
L-triptofán	****	****	****	****	****	****	****
L-prolin	****	ns	****	ns	****	****	****
L-aszparagin	****	ns	**	ns	****	****	****
L-glutamin	****	**	****	*	****	****	****
L-cisztein	****	ns	****	****	****	****	****
L-tirozin	****	ns	****	ns	****	****	****
L-lizin	****	*	****	*	****	****	****

F6. táblázat - folytatás							
Szénforrás	<i>T. aggressivum</i> f. agg. SZMC 23834	<i>T. aggressivum</i> f. agg. SZMC 23035	<i>T. aggressivum</i> f. eur. SZMC 1746	<i>T. aggressivum</i> f. eur. SZMC 1811	<i>T. harzianum</i> SZMC 1846	<i>T. decipiens</i> SZMC 24111	<i>T. decipiens</i> SZMC 24112
L-arginin	**	ns	ns	****	****	****	****
B-alanin	****	ns	****	****	****	****	****
L-hisztidin	-	-	-	-	****	****	****
L-ornitin	****	****	****	*	ns	ns	****
L-citrullin	****	***	****	*	*	***	****
D(+)- raffinóz pentahidrát	-	-	-	-	ns	ns	*
Uracil	****	****	****	**	ns	ns	****
Timin	****	****	****	****	****	ns	ns
Citozin	****	****	****	****	**	ns	ns
D-glükonsav monohidrát	****	****	****	****	ns	ns	ns
Kalcium- DL- pantotenát	****	****	****	ns	****	*	****
Inozin	****	****	****	****	****	*	****
D- galakturon- sav	****	****	****	****	****	****	****
Galluszsav	****	****	****	****	****	****	****
Vanillin	****	****	****	****	****	****	****
4-Hidroxi- vajsav nátrium só	****	****	****	****	****	*	****
D-glükózsav káliumsó	****	****	****	****	****	****	****
D(+)- melezitóz monohidrát	****	****	****	****	****	****	****
Malonsav	****	****	****	****	****	****	****
Borostyánkő sav dinátrium só	****	****	****	****	****	****	****
Metil-alfa-D- mannopirano zid	****	*	****	**	****	****	****
D(+) cellobióz	*	ns	****	ns	****	****	****
Fumársav	****	****	****	****	****	****	****
Orotsav monohidrát	****	****	****	ns	****	****	****
Glicerinsav nátriumsó hidrát	ns	ns	****	ns	****	****	****
D- glukuronsav- nátriumsó	ns	***	ns	ns	****	****	****

F6. táblázat - folytatás							
Szénforrás	<i>T. aggressivum</i> f. agg. SZMC 23834	<i>T. aggressivum</i> f. agg. SZMC 23035	<i>T. aggressivum</i> f. eur. SZMC 1746	<i>T. aggressivum</i> f. eur. SZMC 1811	<i>T. harzianum</i> SZMC 1846	<i>T. decipiens</i> SZMC 24111	<i>T. decipiens</i> SZMC 24112
Nycodenz	****	ns	****	ns	****	**	****
L- aszcorbinsav	****	ns	***	ns	****	****	****
L-almasav nátrium só	ns	****	ns	*	****	****	****
D-glükóz- ammónium- klorid	****	ns	****	ns	****	****	****
Tejcukor	****	**	****	****	****	****	****
DL-almasav	ns	****	ns	*	****	****	****
L(+) Borkósav	ns	ns	****	**	****	****	****
D-aszparagin monohidrát	****	****	****	****	****	****	****
Borostyánkő sav	****	**	ns	ns	****	****	****
Szalicin	****	**	****	**	****	****	****
Glicin/Gliko koll	****	****	****	****	****	****	****
(-)Kínasav	****	***	**	ns	****	****	****
Inozitol	-	-	-	-	****	****	****
D- glükózamin	****	****	****	****	****	****	****
gamma- amino-n- vajsav	****	****	****	****	****	****	****
Tannin sav - csersav	****	****	****	****	****	****	****
D(+) laktóz monohidrát	ns	****	ns	**	****	****	****
Glicil-glicin	****	****	****	****	****	****	****
D-borkósav	****	****	****	****	****	****	****
mezo- borkósav	-	-	-	-	****	****	****
N-metil-D- glükamid	****	****	****	****	****	****	****
DL-izocitrát	-	-	-	-	****	****	****
alfa-metil-D- mannozid	ns	****	ns	****	****	****	****
Adipinsav	****	****	****	****	****	****	****
Vanillin sav	****	****	****	****	****	****	****
2-keto-D- glukonsav	****	****	****	****	****	****	****

F6. táblázat - folytatás							
Szénforrás	<i>T. aggressivum</i> f. agg. SZMC 23834	<i>T. aggressivum</i> f. agg. SZMC 23035	<i>T. aggressivum</i> f. eur. SZMC 1746	<i>T. aggressivum</i> f. eur. SZMC 1811	<i>T. harzianum</i> SZMC 1846	<i>T. decipiens</i> SZMC 24111	<i>T. decipiens</i> SZMC 24112
L-alfa-alanin	**	**	****	ns	****	****	****
1-O-metil- béta-D- glükopiranoz id	ns	****	****	****	****	****	****
Béta-metil- D-xilozid	-	-	-	-	****	****	****
D(+) melibióz dihidrát	****	***	****	***	****	****	****
3-O-metil-D- glükopiranoz id	****	****	****	****	****	****	****
D-galakton- sav	****	****	****	****	****	****	****

Színek: kék- kevésbé hasznosuló szénforrás; lila- növekedésserkentés a pozitív kontrollhoz (glükóz) viszonyítva

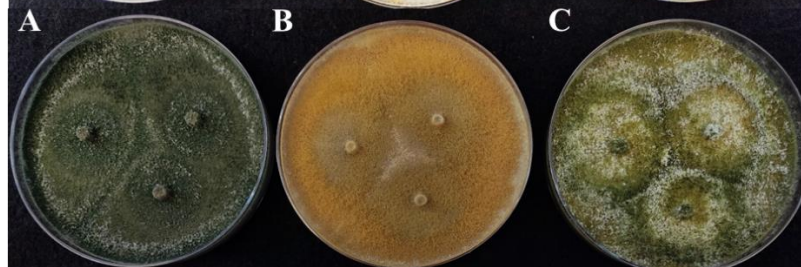


F1. ábra: Zöldpenész (*Trichoderma aggressivum* f. *aggressivum*) kártétele csiperketermesztésben Magyarországon (Fotó: Geösel András)

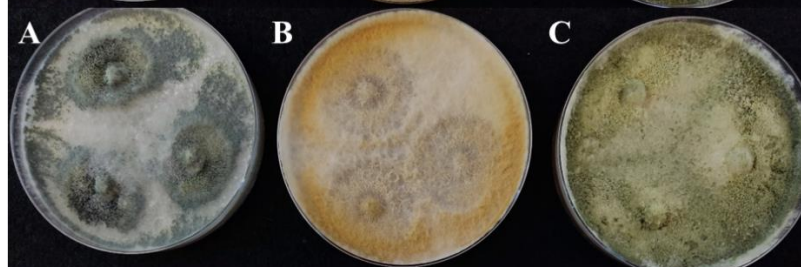
Trichoderma aggressivum f. *europaeum* SZMC 1746



Trichoderma pleuroti SZMC 12454



Trichoderma guizhouense SZMC 22514



Trichoderma reesei SZMC 22614



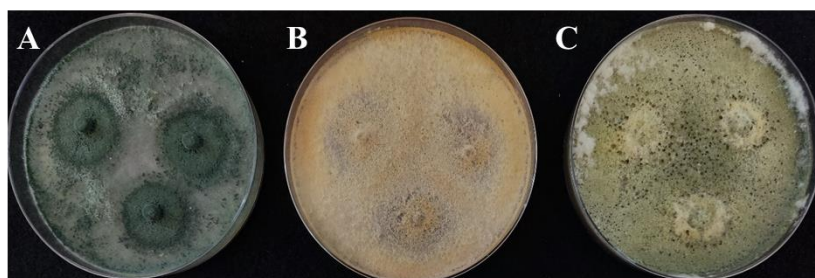
Trichoderma pleurotica SZMC 23033



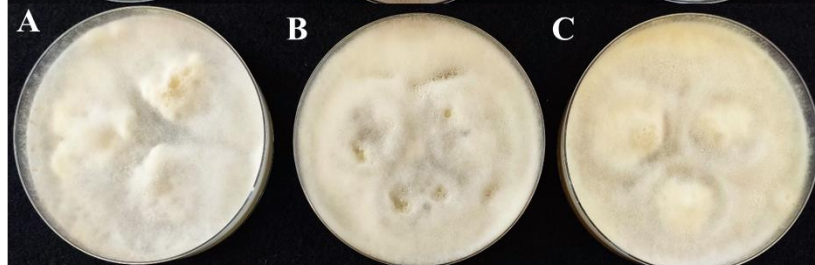
Trichoderma aggressivum f. *aggressivum* SZMC 23035



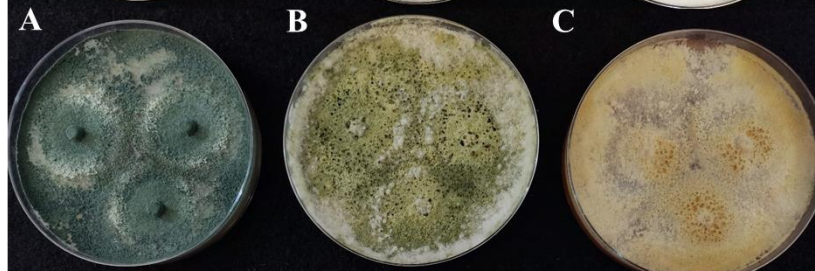
Trichoderma simmonsii SZMC 26674



Trichoderma decipiens SZMC 24111



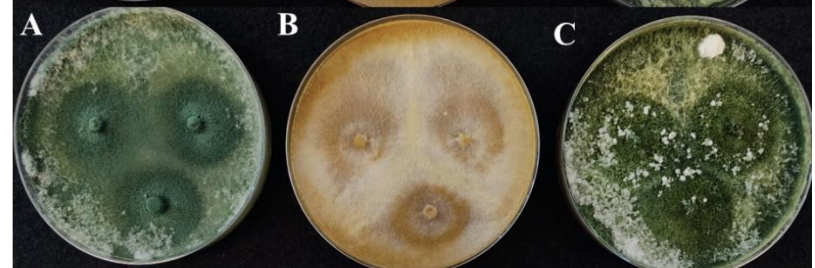
Trichoderma harzianum SZMC 24248



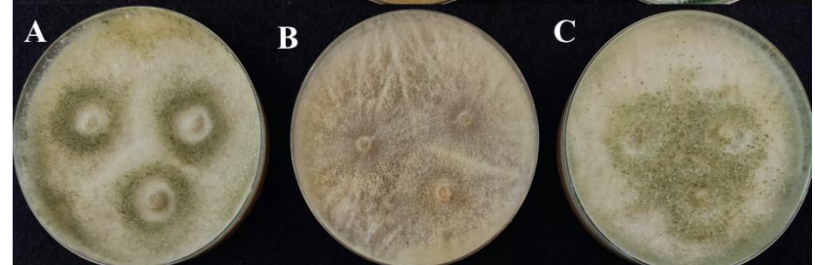
Trichoderma pollinicola SZMC 24445



Trichoderma afroharzianum SZMC 25728



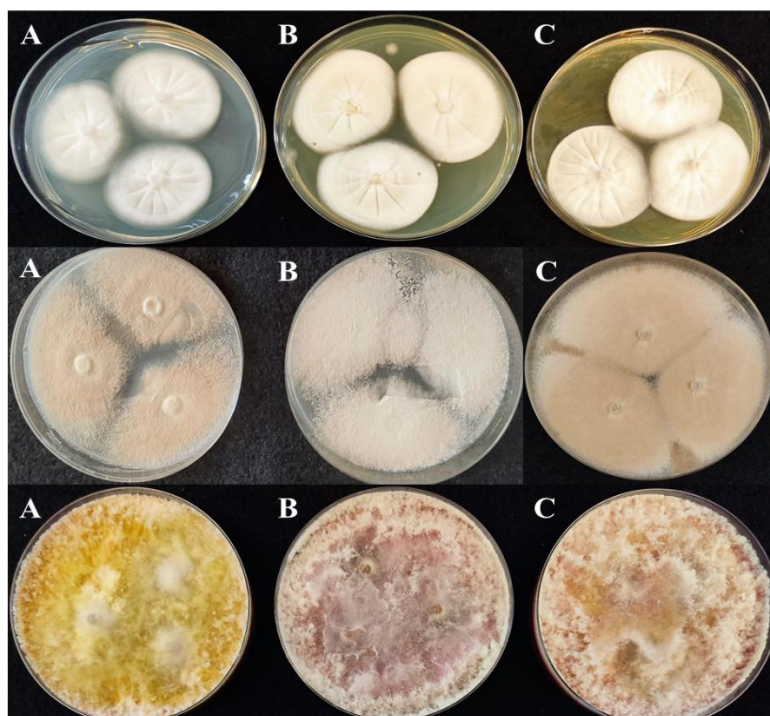
Trichoderma atrobruneum SZMC 25744



Lecanicillium fungicola var. *fungicola*
SZMC 20790

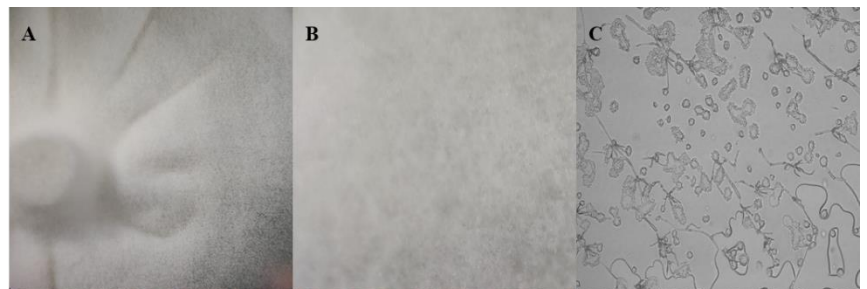
Hypomyces perniciosus SZMC 20792

Hypomyces odoratus SZMC 23817

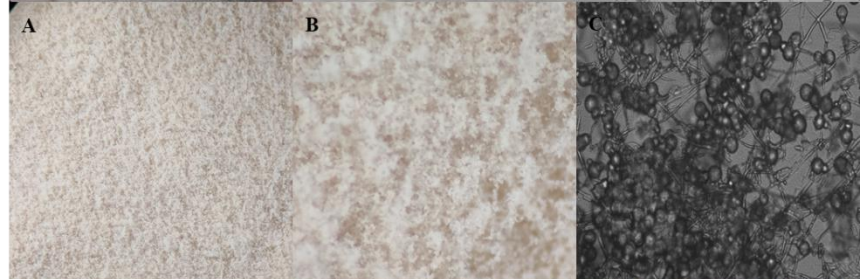


F2. ábra: Különböző táptalajokon (A: PDA, B: ÉG, C: MEA) tenyésztett gombapatogén izolátumok csészefotói. A vizsgált *Trichoderma* és *Hypomyces* törzseket 10 napig, míg a *Lecanicillium* törzseket 15 napig inkubáltuk 25°C-on, természetes fényviszonyok mellett.

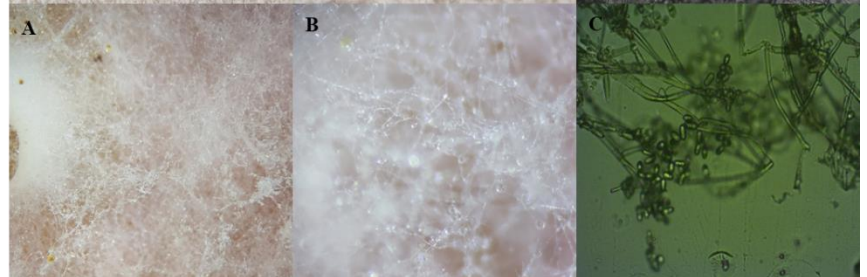
Lecanicillium fungicola var. *fungicola*
SZMC 20790



Hypomyces perniciosus SZMC 20792



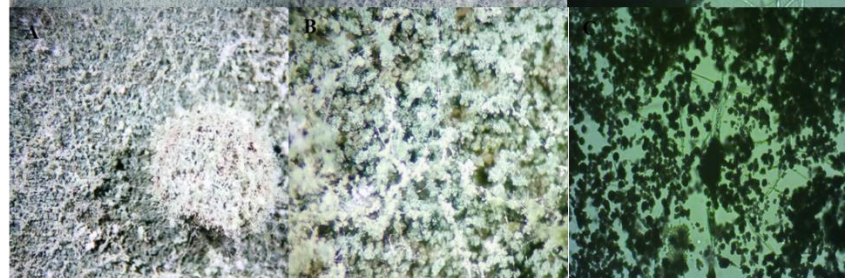
Hypomyces odoratus SZMC 23817



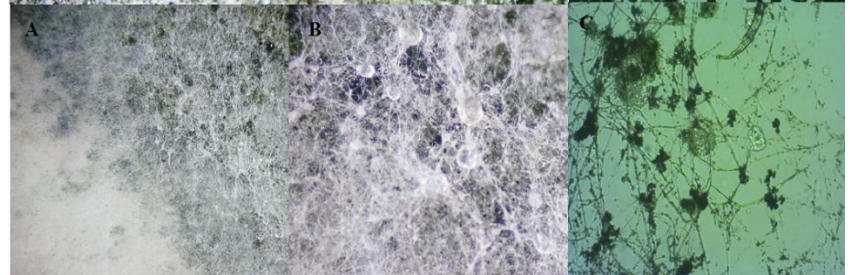
Trichoderma aggressivum f. *europaeum*
SZMC 1746



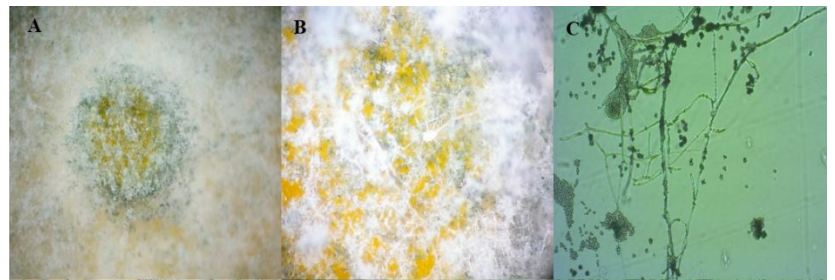
Trichoderma pleuroti SZMC 12454



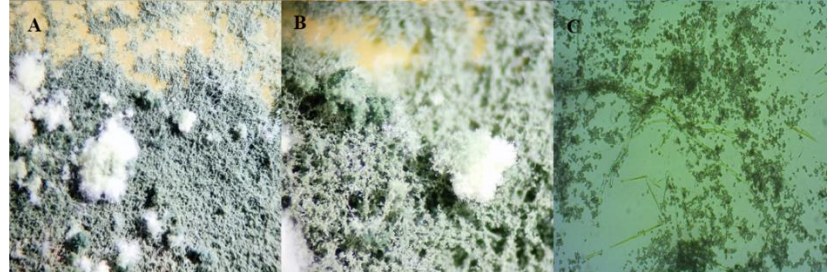
Trichoderma guizhouense SZMC 22514



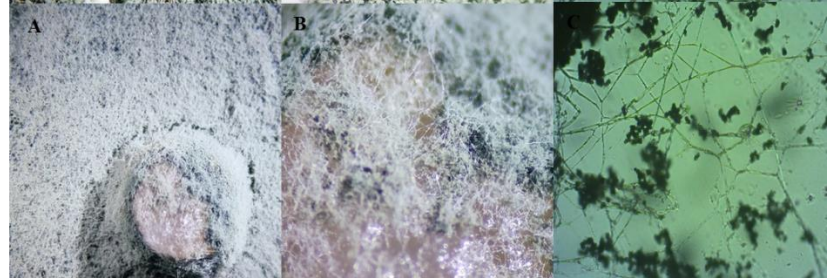
Trichoderma reesei SZMC 22614



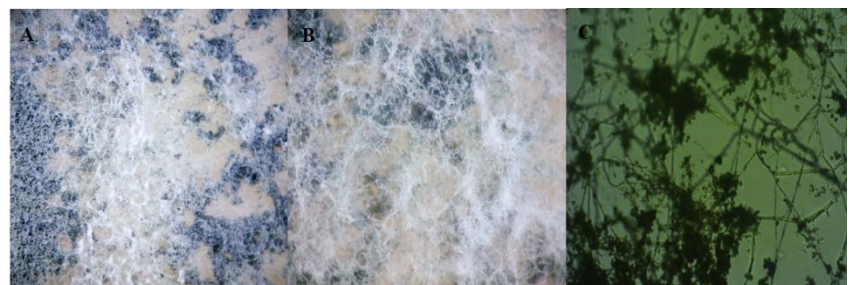
Trichoderma pleuroticola SZMC 23033



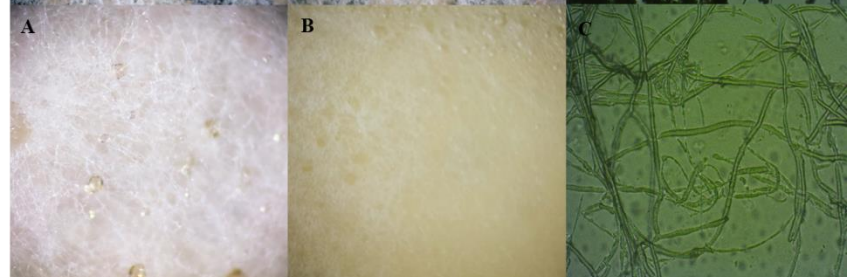
Trichoderma aggressivum f. *aggressivum*
SZMC 23035



Trichoderma simmonsii SZMC 26674

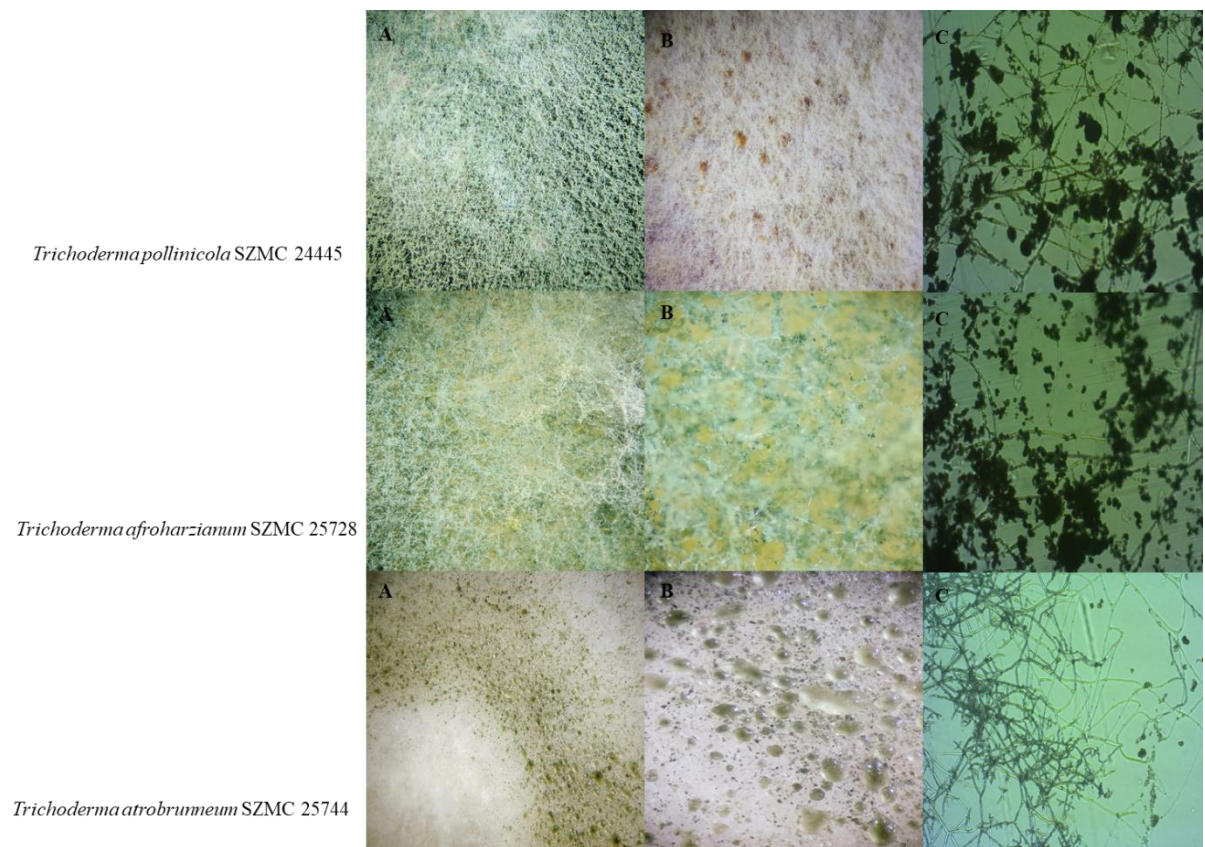


Trichoderma decipiens SZMC 24111

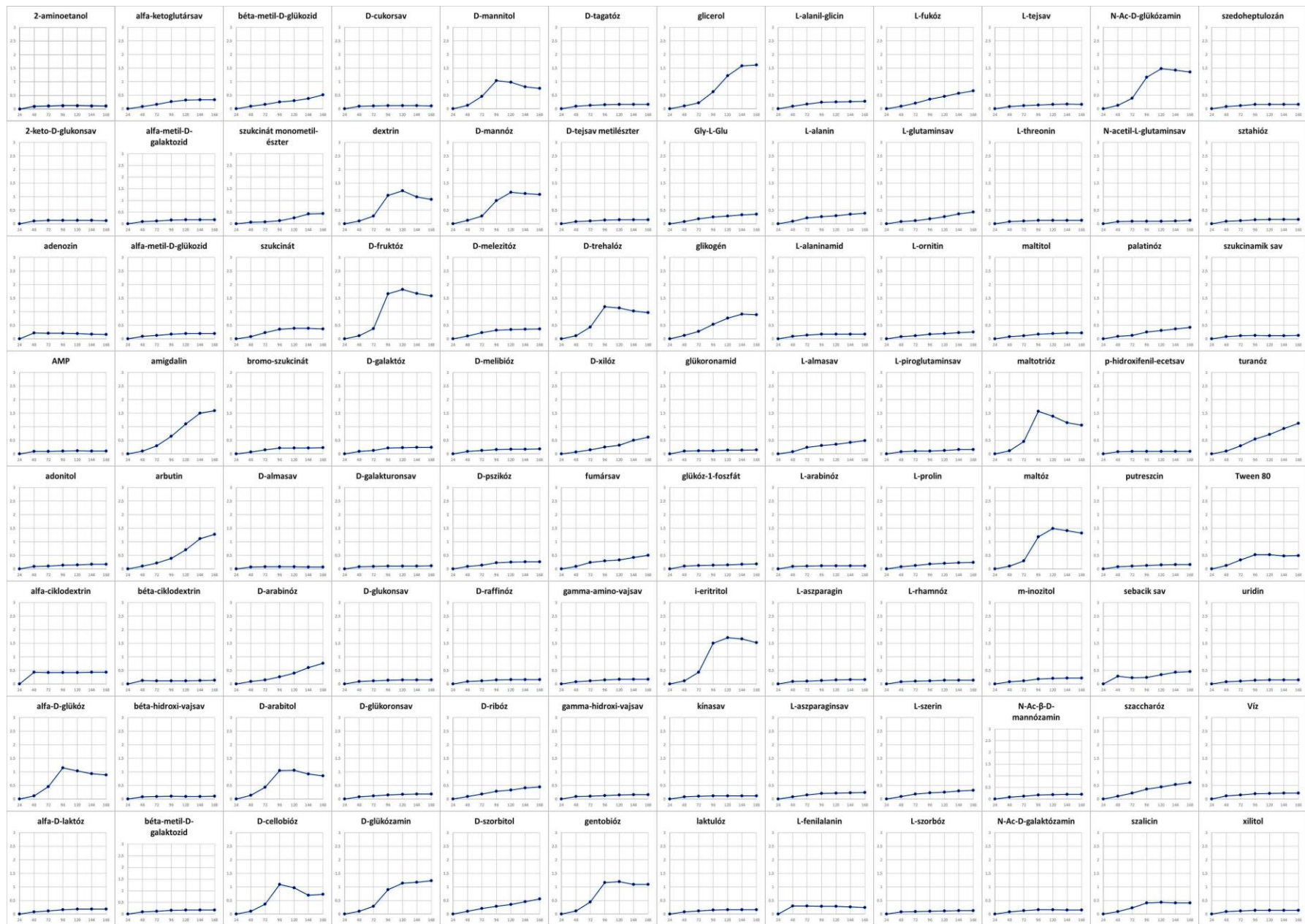


Trichoderma harzianum SZMC 24248

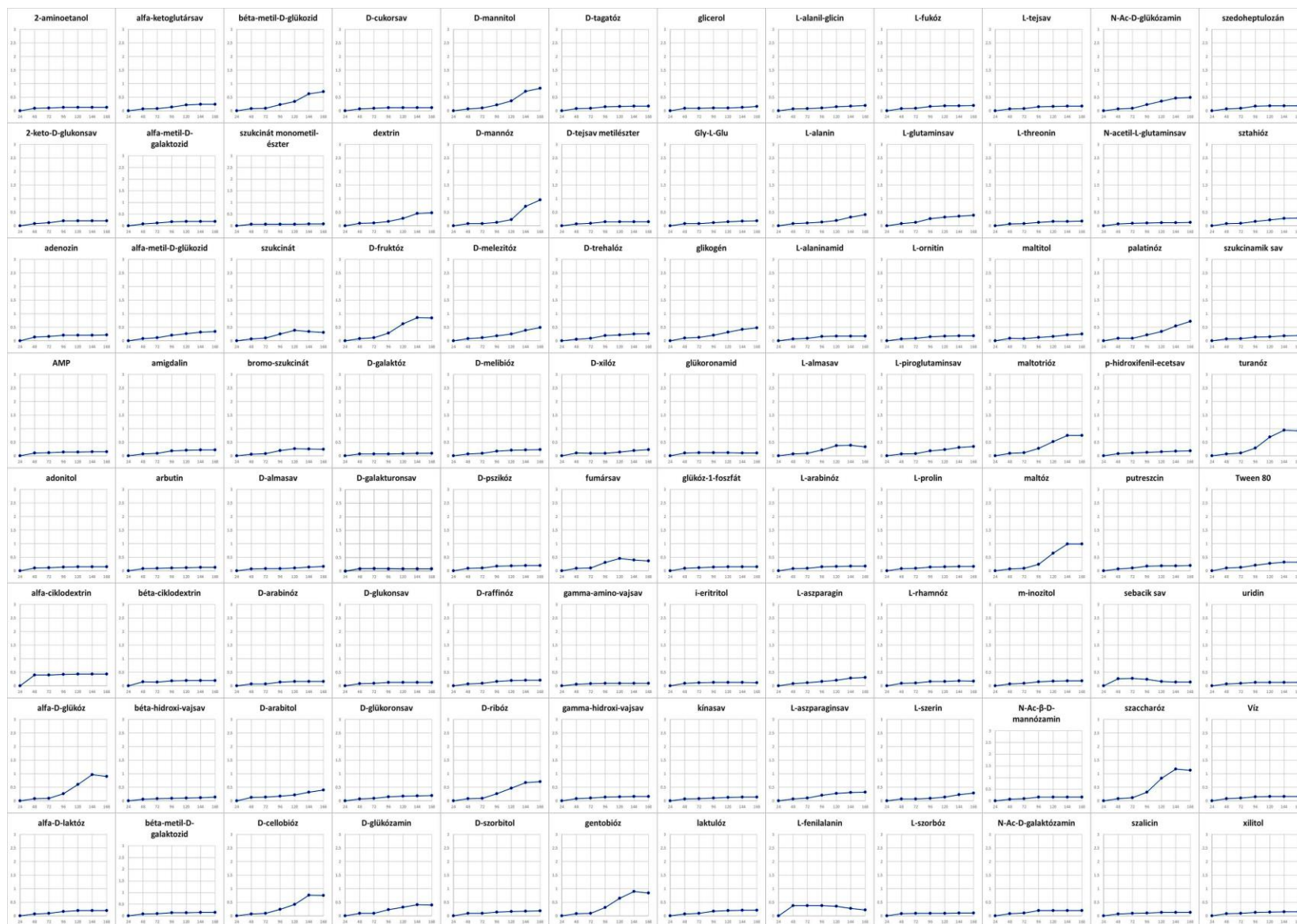




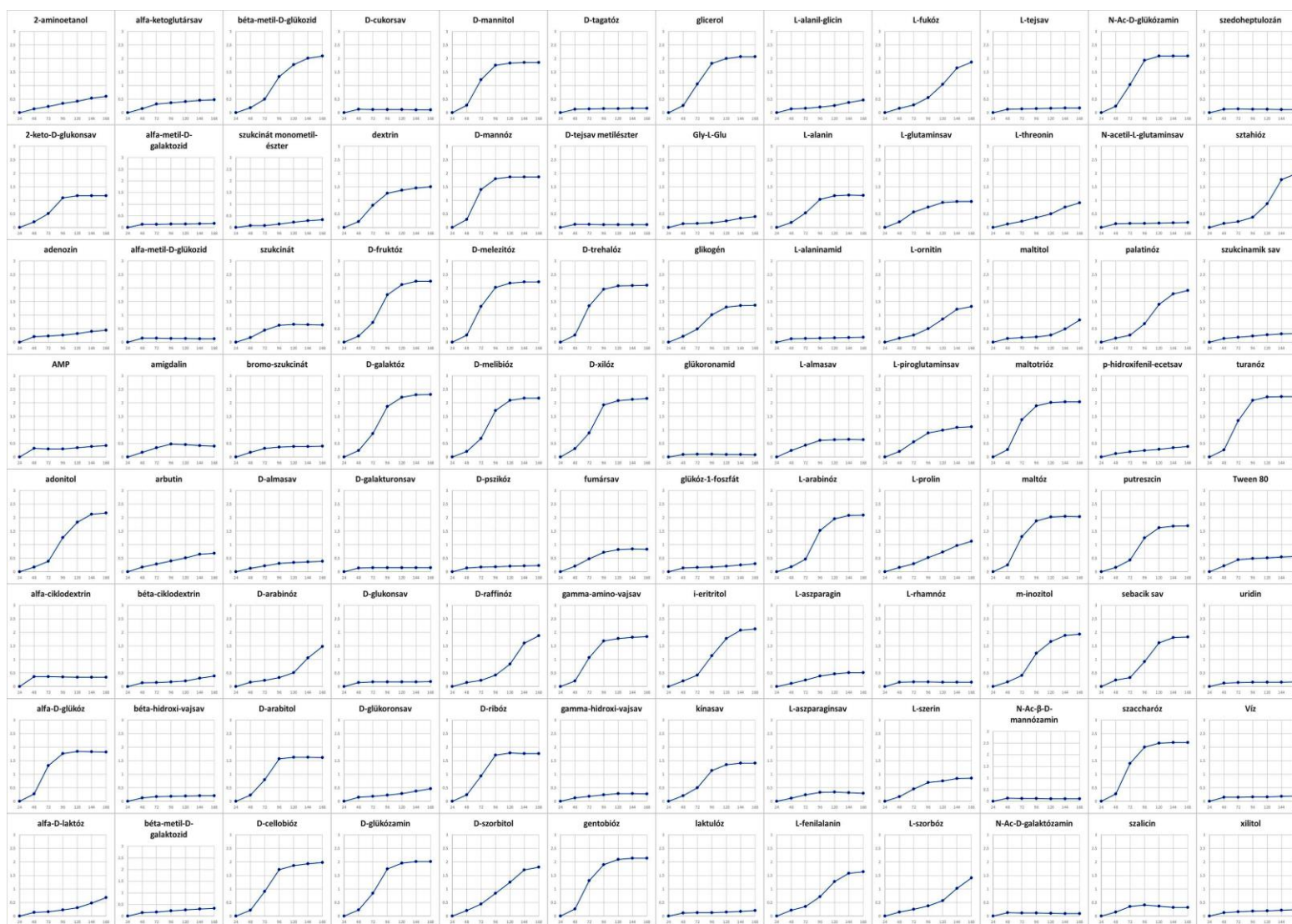
F3. ábra: A vizsgált gombakártevő penészgombák mikroszkópos (Zeiss Axiolab FL8 és Zeiss Stemi-K-LAB-305, Jena, Németország) felvételei. A: 10×, B: 40×, C: 200× nagyítás. A gombapatogén penészgombákat PDA táptalajon tenyésztettük 10 napig. A felvételeken a tenyészetek micéliumai, valamint ivartalan szaporítóképletei láthatók.



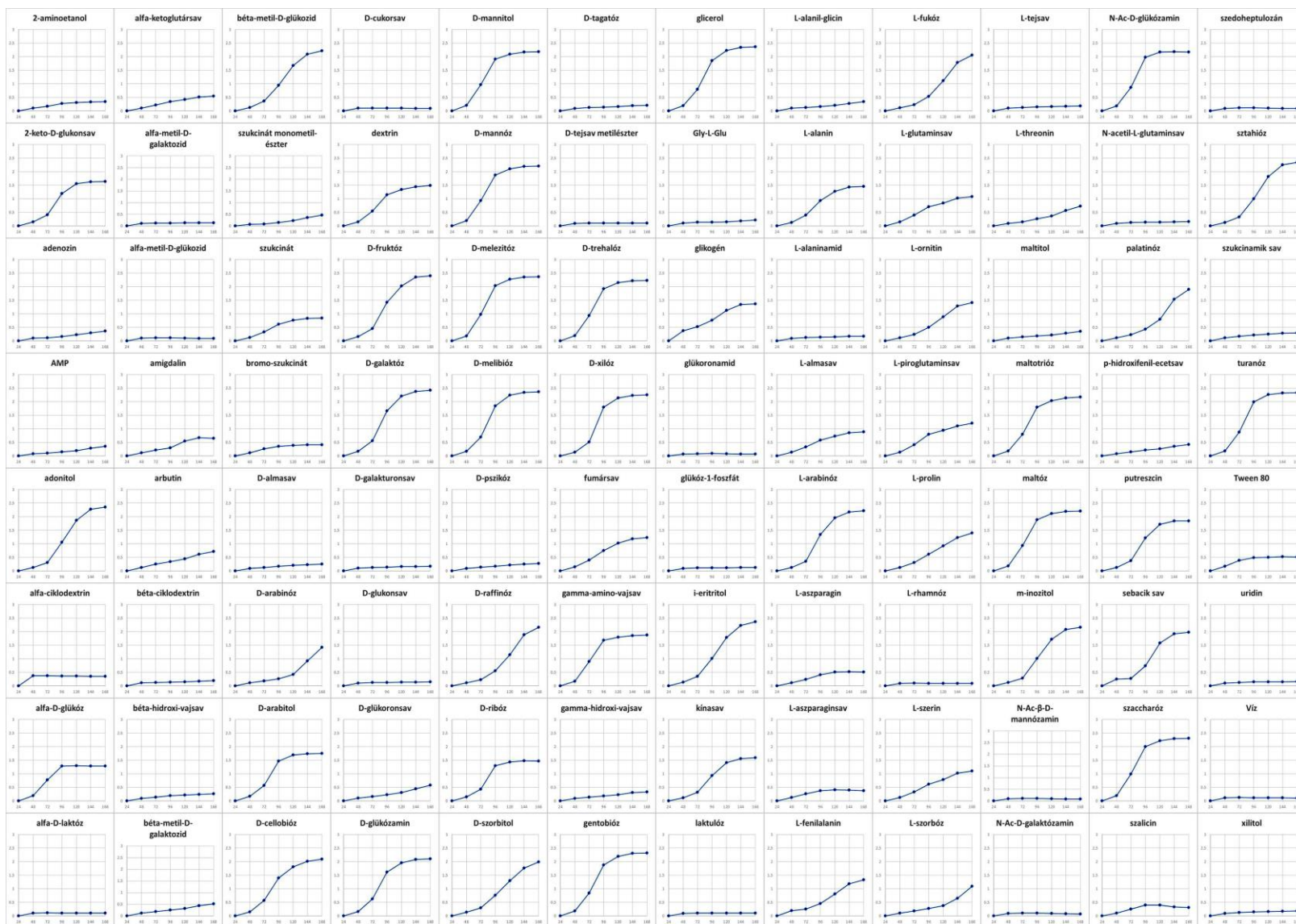
F4. ábra: *Hypomyces odoratus* SZMC 23817 törzs BIOLOG szénforrás-hasznosítási profilja (OD₇₅₀-értékek 0, 24, 48, 72, 96, 120 és 144 óra inkubáció után)



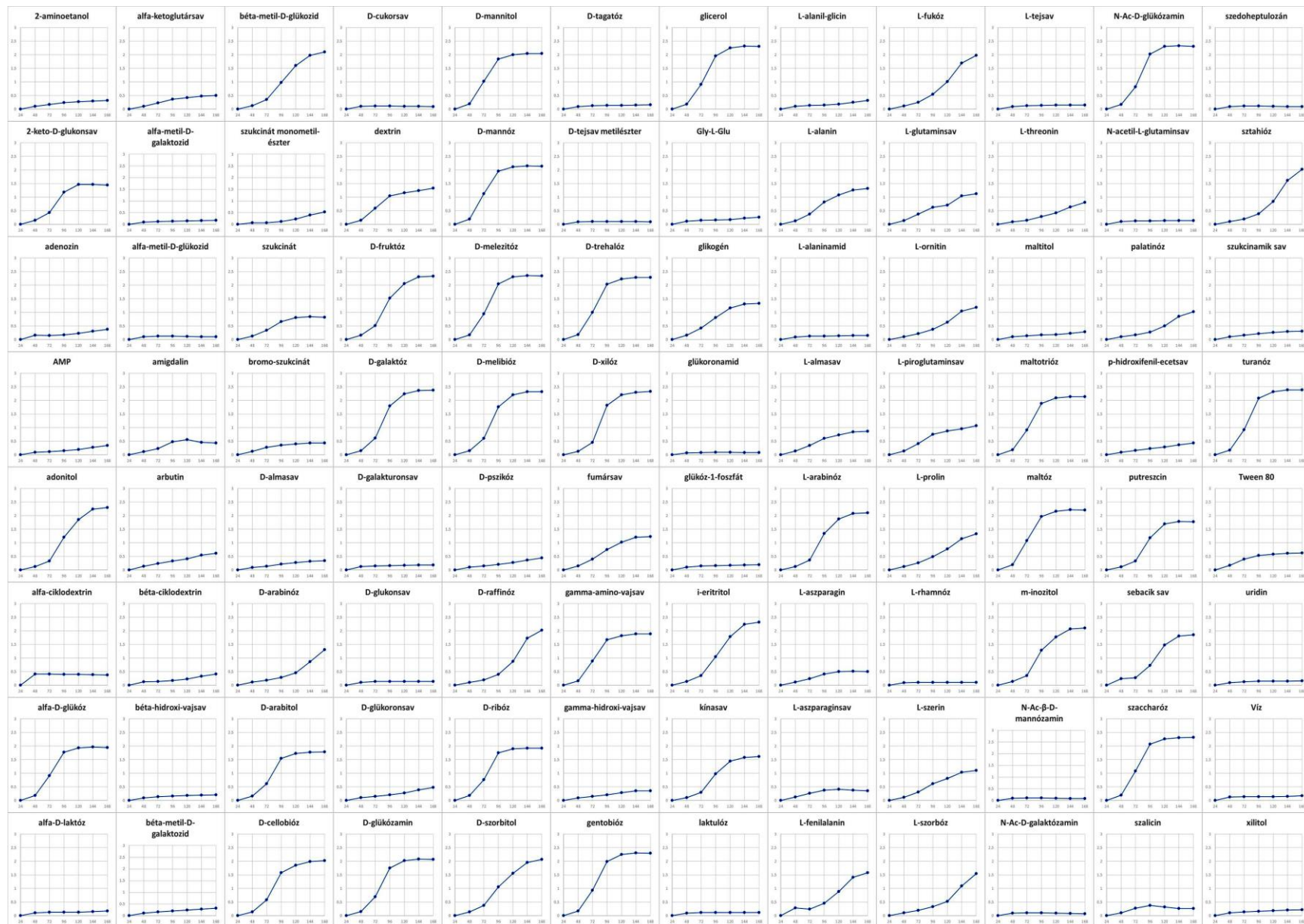
F5. ábra: *Hypomyces perniciosus* SZMC 20792 törzs BIOLOG szénforrás-hasznosítási profilja (OD₇₅₀-értékek 0, 24, 48, 72, 96, 120 és 144 óra inkubáció után)



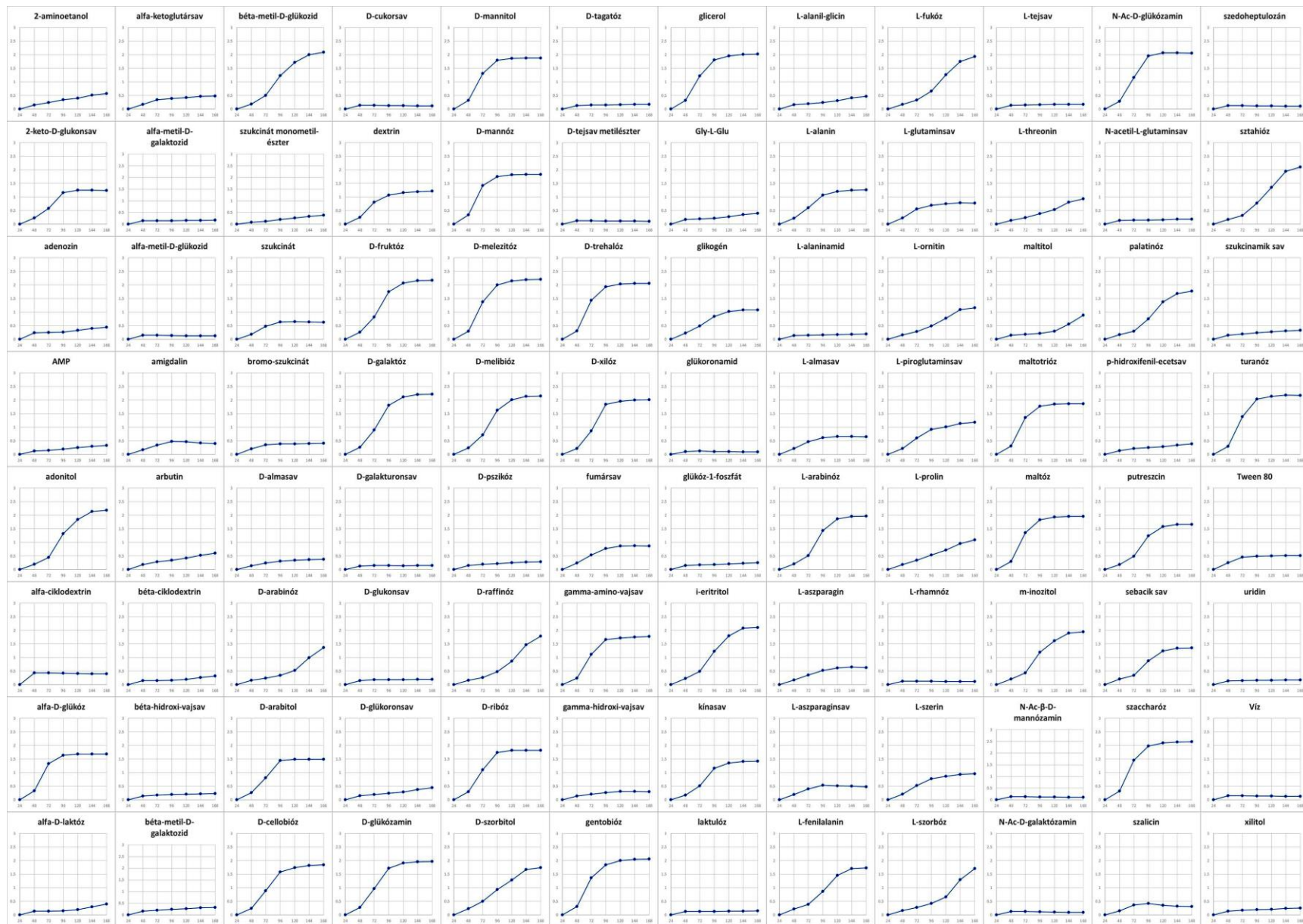
F6. ábra: *Lecanicillium fungicola* var. *fungicola* SZMC 20790 törzs BIOLOG szénforrás-hasznosítási profilja (OD₇₅₀-értékek 0, 24, 48, 72, 96, 120 és 144 óra inkubáció után)



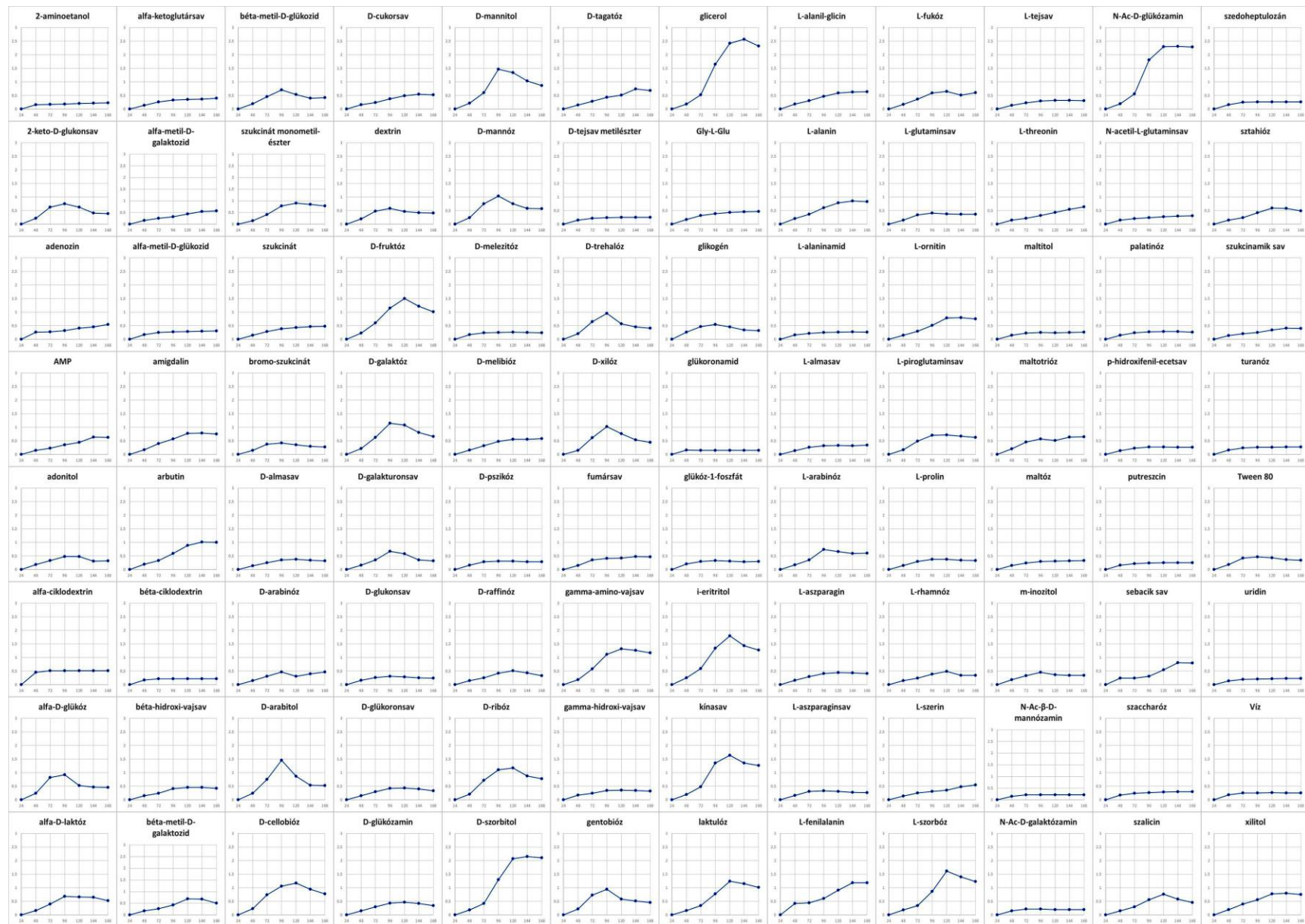
F7. ábra: *Lecanicillium fungicola* var. *fungicola* SZMC 23852 törzs BIOLOG szénforrás-hasznosítási profilja (OD₇₅₀-értékek 0, 24, 48, 72, 96, 120 és 144 óra inkubáció után)



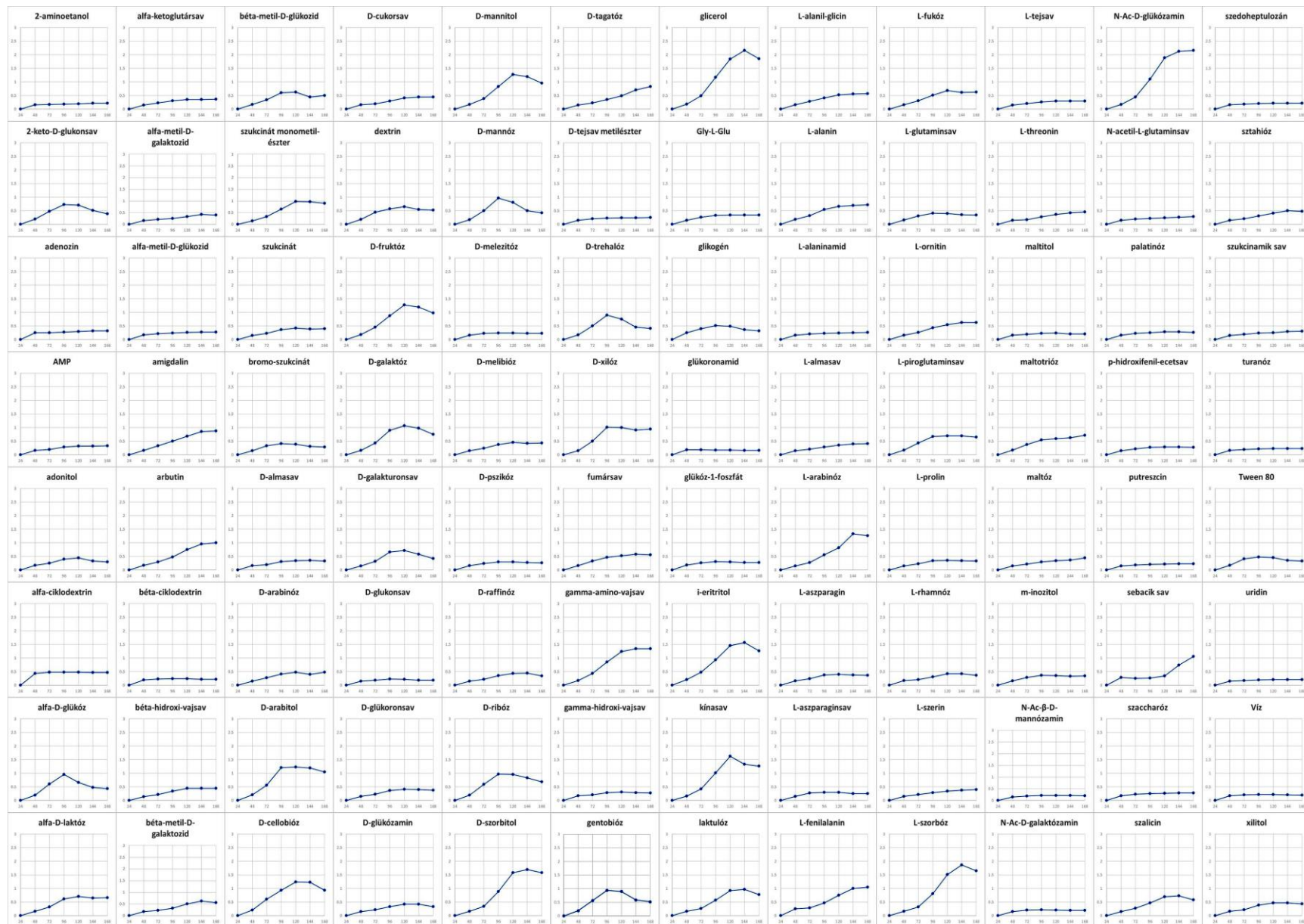
F8. ábra: *Lecanicillium fungicola* var. *fungicola* SZMC 23856* (mikovírust hordozó) törzs BIOLOG szénforrás-hasznosítási profilja (OD₇₅₀-értékek 0, 24, 48, 72, 96, 120 és 144 óra inkubáció után)



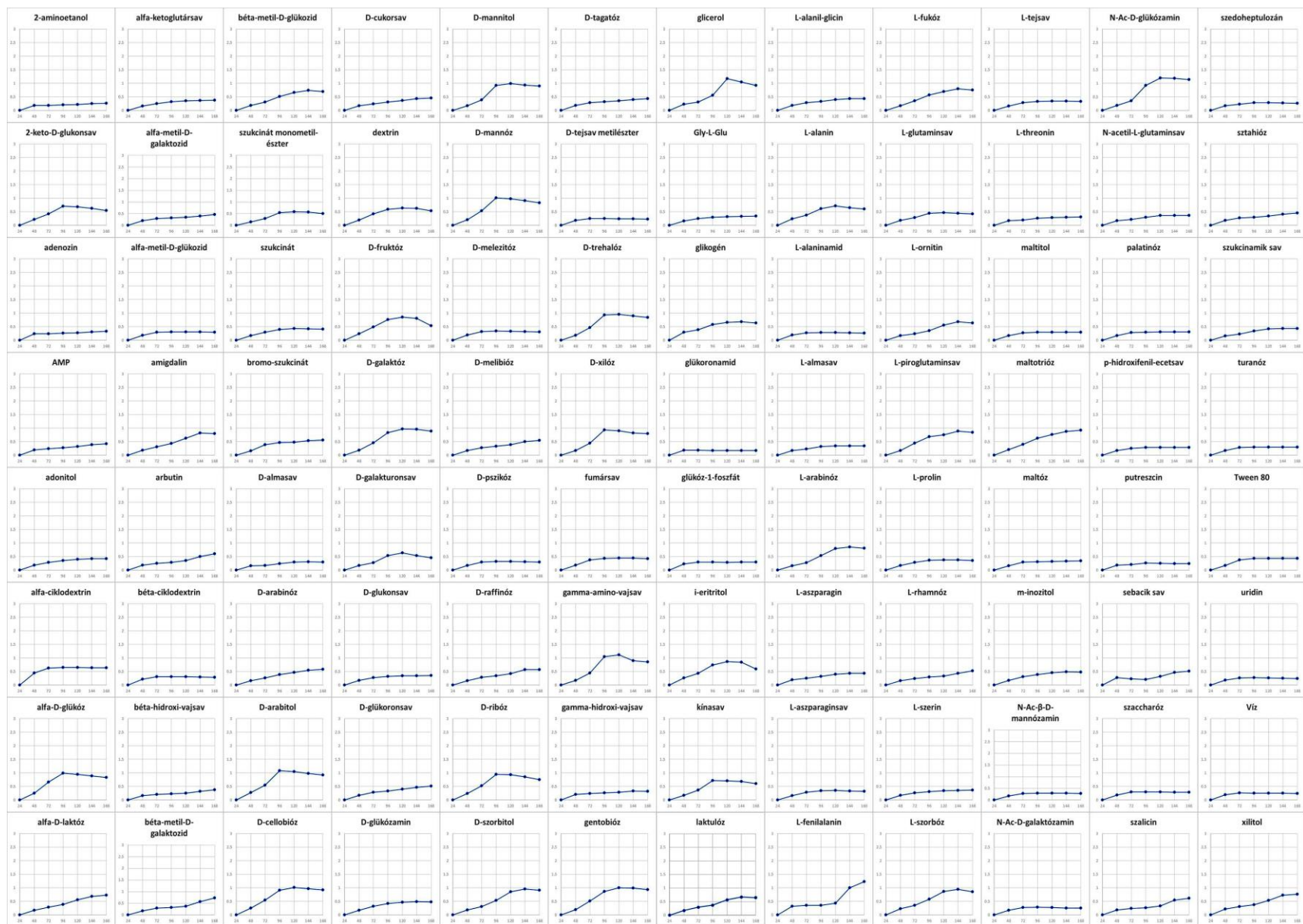
F9. ábra: *Lecanicillium fungicola* var. *fungicola* SZMC 23857* (mikovírust hordozó) törzs BIOLOG szénforrás-hasznosítási profilja (OD₇₅₀-értékek 0, 24, 48, 72, 96, 120 és 144 óra inkubáció után)



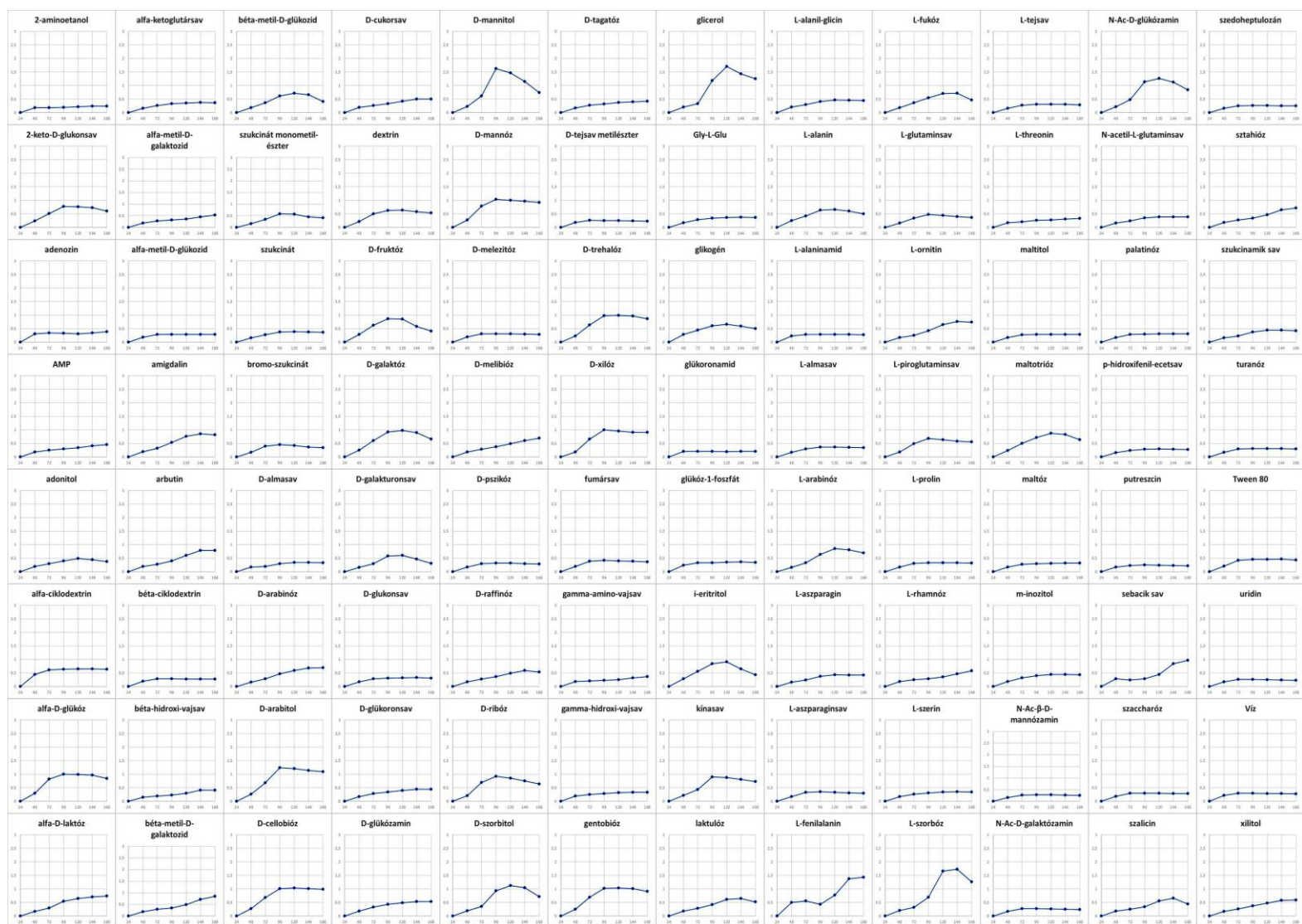
F10. ábra: *Trichoderma aggressivum f. aggressivum* DAOM 22156 törzs BIOLOG szénforrás-hasznosítási profilja (OD₇₅₀-értékek 0, 24, 48, 72, 96, 120 és 144 óra inkubáció után)



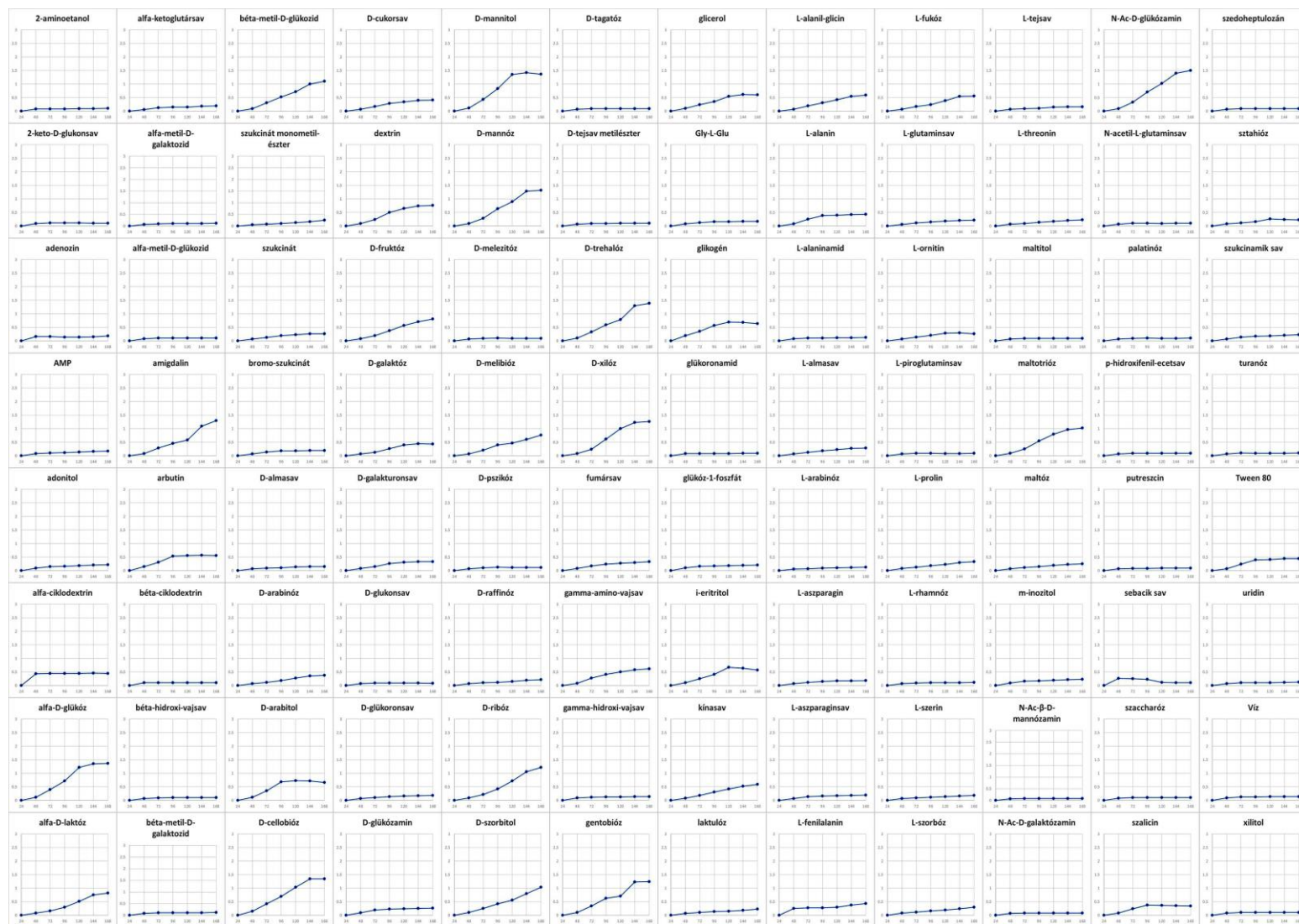
F11. ábra: *Trichoderma aggressivum f. aggressivum* SZMC 23834 törzs BIOLOG szénforrás-hasznosítási profilja (OD₇₅₀-értékek 0, 24, 48, 72, 96, 120 és 144 óra inkubáció után)



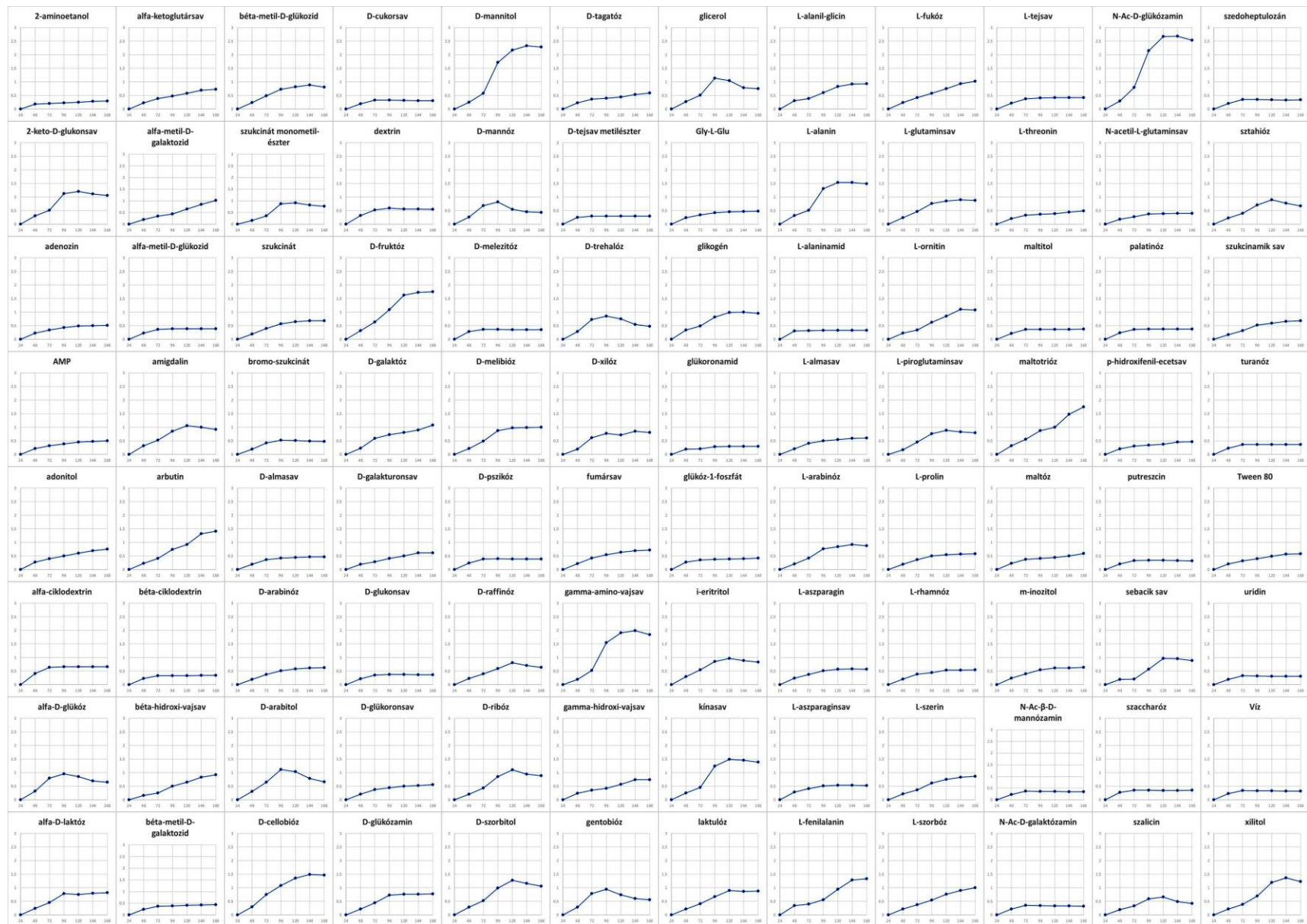
F12. ábra: *Trichoderma aggressivum* f. *europaeum* CBS 433.95 törzs BIOLOG szénforrás-hasznosítási profilja (OD₇₅₀-értékek 0, 24, 48, 72, 96, 120 és 144 óra inkubáció után)



F13. ábra: *Trichoderma aggressivum f. europaeum* SZMC 1746 törzs BIOLOG szénforrás-hasznosítási profilja (OD₇₅₀-értékek 0, 24, 48, 72, 96, 120 és 144 óra inkubáció után)



F14. ábra: *Trichoderma decipiens* SZMC 24111 törzs BIOLOG szénforrás-hasznosítási profilja (OD₇₅₀-értékek 0, 24, 48, 72, 96, 120 és 144 óra inkubáció után)



F15. ábra: *Trichoderma harzianum* SZMC 1844 törzs BIOLOG szénforrás-hasznosítási profilja (OD₇₅₀-értékek 0, 24, 48, 72, 96, 120 és 144 óra inkubáció után)