

Ekofyziologie přenosů živin mezi mykorrhizními houbami a jejich hostiteli

Milan Baláž

Ústav experimentální biologie
Přírodovědecká fakulta MU



Budu hovořit o...

- arbuskulární, ekto-, orchideoidní (a erikoidní) mykorhizní symbióze
- příjmu P, N, částečně i jiných makroživin a vody a o přenosech uhlíkatých živin
- "cost-benefit" modelu
- spektru symbiotických interakcí
- specifitě mykorhizních symbióz, Wood Wide Web alias CMNs, nurse-plant efektu

- může být orchideoidní mykorhiza mutualistická?
- jak to souvisí s příjmem organického N z AK mykorhizami

Co určuje identitu mykorhizní symbiózy?

- identita mykorhizní houby?

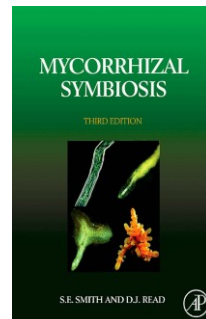
- identita hostitelské rostliny?

Table 1. The characteristics of the important mycorrhizal types. The structural characters given relate to the mature state, not the developing or senescent states. Entries in brackets indicate rare conditions.

Kinds of mycorrhiza	Arbuscular mycorrhiza	Ectomycorrhiza	Ectendomycorrhiza	Arbutoid mycorrhiza	Monotropoid mycorrhiza	Ericoid mycorrhiza	Orchid mycorrhiza
Fungal septate	-	+	+	+	+	+	+
aseptate	+	-	-	-	-	-	-
Intra-cellular colonization	+	+	+	+	+	+	+
Fungal mantle	-	+	+ or -	+ or -	+	-	-
Hartig net	-	+	+	+	+	-	-
Aschlophyllous fungal taxa	(+) Glomero	Basidio/Asco (Glomero)	Basidio/Asco	Basidio	Basidio	Asco	Basidio
Plant taxa	Bryo Pterido Gymno Angio	Gymno Angio	Gymno Angio	Ericales	Monotropoideae	Ericales Bryo	Orchidales

† All orchids are achlorophyllous in the early seedling stages. Most orchid species are green as adults. The fungal taxa are abbreviated from Glomeromycota, Ascomycota and Basidiomycota; the plant taxa from Bryophyta, Pteridophyta, Gymnospermae and Angiospermae.

- vyživové interakce mezi symbiontem a hostitelem a tedy zařazení dané symbiózy do spektra možných vzájemných vztahů?
- morfologické a anatomické znaky?



Co určuje identitu mykorhizní symbiózy?

- identita mykorhizní houby?
- identita hostitelské rostliny?
- výživové interakce mezi symbiontem a hostitelem a tedy zařazení dané symbiózy do spektra možných vzájemných vztahů?
- **morfologické a anatomické znaky**

lence of the mycelium in the soil, which reaches its maximum in truffle sites. Accordingly, we can assume that the fungi, which produce truffles in many regions, are much more broadly distributed than are the truffles themselves. Perhaps they are quite common fungi and, where truffles are lacking, their fruiting body production is limited by lack of the proper environmental conditions.

On the other hand, it is unwarranted to conclude without further study that the similarity of the mycelia means the fungi are everywhere the same. In keeping with the common rule for fungi that related species present no reliably differentiating mycelial characters, various species of Tubercaceae probably cannot be differentiated by their mycelium alone. However, these questions are beyond the scope of this paper and should be left for when results of pending studies are available.

Biological and physiological significance of the mycorrhiza

The roots of the Cupuliferae and the fungal mycelium organically unite into a morphologically unique organ. The intimate, reciprocal dependence that follows the growth of both partners and the tight interrelationships of physiological functions that must exist between the two appear to be a new example of symbiosis in the plant kingdom. It goes beyond the lower organisms to the most highly developed plant form, the trees, and is incontestably both unexpected and surprising. First of all, the fungus mycelium must be regarded as an undoubted parasite on the living cupulifer root, as is evident from the entire manner of its colonization and penetration into the growing rootlet. As is the case for all parasitic fungi, the basic nutritional needs of the fungus are primarily the carbon compounds procured from the photosynthesizing tree. In contrast, the fungus is evidently independent in regard to uptake of soil minerals, in that it alone contacts the soil by its peripheral position on the mycorrhiza and the innumerable hyphae it extends into the soil to grow around soil particles like root hairs.

Now, the question of great interest must be, is the tree damaged by the fungal parasitism of its rootlets? We know from a multitude of cases that parasitic fungi damage their host plants. The morphological changes assumed by the tree rootlets under influence of the parasite can be char-

This fact imposes the stamp of symbiosis on this relationship, because both of the united organisms live together in reciprocal assistance without harm to each other. The fungus fulfills a reciprocal service for what it receives from the plant, a service of eminent significance, because it represents the most important factor in the nutrition of the tree. That soil water and nutrients needed by the tree are supplied only through the mediation of the fungus cannot be challenged: it envelops the entire surface of the feeder rootlets, and its hyphae perform the role that root hairs do for other plants in intimately contacting the soil particles. The enlargement of the volume of the root epidermal cells and their complete envelopment by the hyphae produce an arrangement probably designed for nutrient uptake by the tree. The fungus takes up soil minerals not only for its own nutrition but also for that of the tree, so we must consider that the root fungus is the sole organ for uptake of water and soil nutrients by oaks, beech, etc. It functions as a wet nurse of the tree in this respect. Thus, in contrast to autotrophic plants and trees, the Cupuliferae show a relationship that can be termed "heterotrophy," i.e., nutrition from soil with help of another organism on a truly splendid scale, known before now only with lichen gonidia and some lower algae living within higher plants.

The symbiosis of the Cupuliferae most closely parallels that of the lichens, specifically in its biological character, even allowing for the differences, i.e., the association meets both the requirements and outputs for nourishment of both partners. Indeed, the root fungus is analogous to the lichen hyphae and the tree to the lichen alga; the comparison need not be elaborated further. A complete analogy even appears to prevail in reference to what degree these symbiotic relationships are either necessary or dispensable for both partners. The lichen algae are known to exist independently of the lichen fungus and can develop as a free alga after isolation from the lichen. Similarly, as previously mentioned, the Cupuliferae can be cultivated fungus-free in water culture for years. Of course, the Cupuliferae do not develop strongly when free of fungi in water culture. Still, that is at least partly due to the unusual medium, for the same thing shows up with other land plants grown in this culture method. Whether the Cupuliferae can nourish themselves better with their fungus nurse than without is not known from these studies, because no adult Cupuliferae seem to be fungus-free. On the other hand, as the lichen

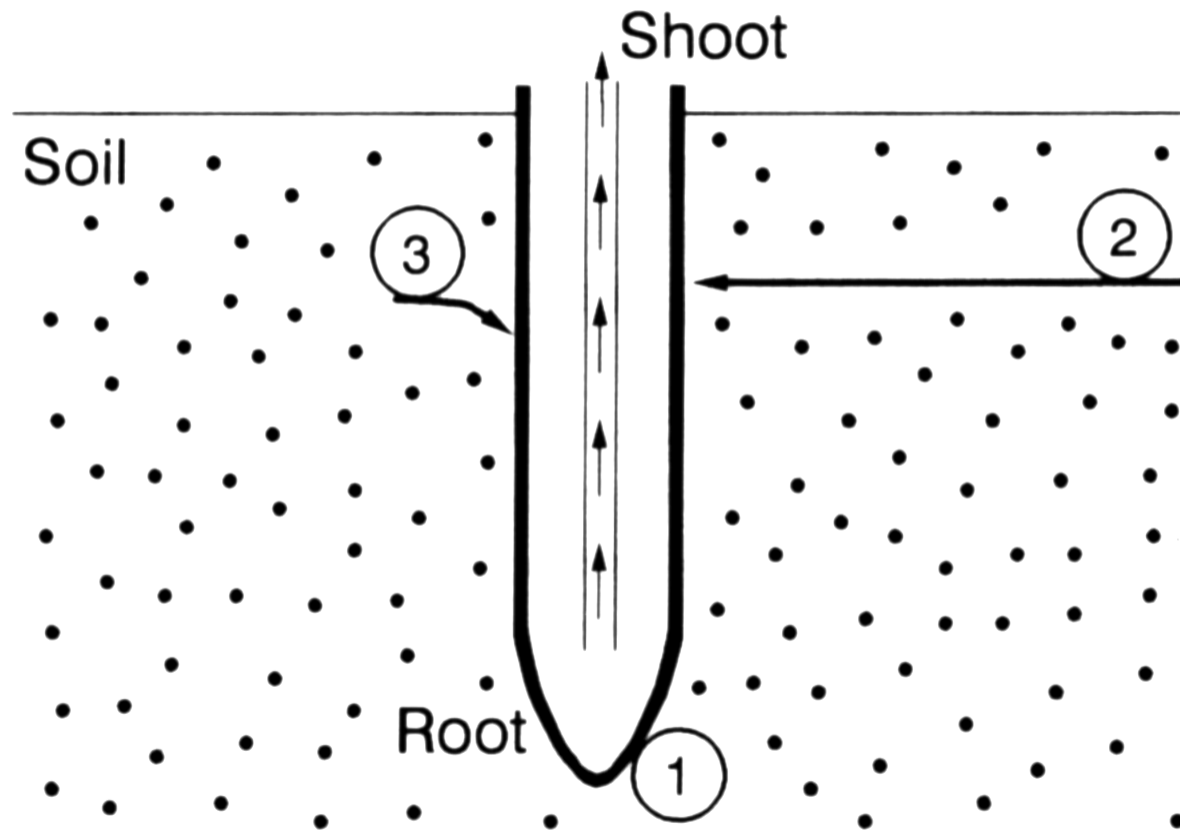
Typická mykorhizní symbióza...

- funguje tak, že rostlina poskytuje houbě část svých fotosyntátů a naopak získává minerální prvky (P, N, ...) či vodu
- Frank 1885
- mutualistická symbióza
 - široká škála "normálního" fungování mykorhizních symbióz
 - jakékoli zobecnění má téměř vždy svá ale...

Fosfor

- makroživina, obsah v rostlinách ~ 0,2 %
- P_i a P_o
- rostlinami a houbami přijímaný ve formě $H_2PO_4^-$ nebo HPO_4^{2-}
- v této formě v půdách ve velmi malé koncentraci (0,5 až 10 μM)
- P_i – nejlépe dostupný při pH ~ 6,5; vysoká pH: Ca, Mg fosfáty; nízká pH: Fe, Al fosfáty
- pevná vazba (adsorpce) na půdní částice
- v půdě se pohybuje převážně pomalou difúzí, nikoli hromadným tokem

Intercepce (1), hromadný tok (2) a difúze (3)



Živina	Spotřeba (kg ha ⁻¹)	Odhadované množství (kg ha ⁻¹) zabezpečené					
		intercepce %		hromadným tokem %		difúzí %	
N	190	2	1	150	79	38	20
P	40	1	2	2	5	37	93
K	195	4	2	35	18	156	80
Mg	115	15	13	100	87	0	0

Roční spotřeba vybraných živin monokulturou **kukuřice** a podíl intercepce, hromadného toku a difúze na zásobení rostlin těmito živinami (Barber 1984, sec. Marschner H.: Mineral Nutrition of Higher Plants. 2nd Edition. p. 485).

Ion	Difúzní koeficient D		průměrná hodnota D_e v půdách	mobilita v půdě ($\text{mm} \cdot \text{d}^{-1}$)
	vodný roztok (D_1)	půda (D_e)		
NO_3^-	$1,9 \times 10^{-9}$	$10^{-10} - 10^{-11}$	5×10^{-11}	3,0
K^+	$2,0 \times 10^{-9}$	$10^{-11} - 10^{-12}$	5×10^{-12}	0,9
H_2PO_4^-	$0,9 \times 10^{-9}$	$10^{-12} - 10^{-15}$	1×10^{-13}	0,13

Difúzní koeficienty a mobilita NO_3^- , K^+ a H_2PO_4^- v půdě. Jungk (1991), sec. Marschner H.: Mineral Nutrition of Higher Plants. 2nd Edition. p. 491).

Koncentrace ($\mu\text{mol}\cdot\text{l}^{-1}$)								
N-NO_3	N-NH_4	PO_4	K	Ca	Mg	SO_4	Zn	Mn
3100	48	1,5	510	590	490	590	0,48	0,002

Průměrné roční koncentrace živin v půdním roztoku v **orné (!) půdě** (Luvisol, pH 7,7, svrchních 20 cm půdy). Data Peters (1990), převzato z Marschner H.: Mineral Nutrition of Higher Plants. 2nd Edition. p. 487).

P_i

- rychlý příjem vs. pomalá difúze = vznik depleční zóny kolem kořenů
- cesta k překonání depleční zóny:
 - kořenové vlásky (mm)
 - mykorhizní mimokořenové mycelium!!! (cm, dm, m)
- tento mechanismus je pravděpodobnou příčinou úžasného evolučního úspěchu mykorhizních symbióz (cf. velké fylogenetické stáří a rozšíření arbuskulární mykorhizy)

P_o

- svrchní horizonty zejména lesních půd mohou obsahovat více jak > 50 % P v organických formách
- fytáty (inositolfosfáty), fosfolipidy, nukleové kyseliny
- před sorpcí hyfami či kořeny musí být nejprve hydrolyzovány (mineralizovány)
- kyselé fosfatázy (bakterie, prvoci...AM, EKM, ErM, OM)

Příjem P a mykorhizy

- zvětšení objemu půdy pro sorpci P_i
 - nižší energetické náklady na využití daného objemu půdy ve srovnání s kořeny/kořenovými vlásky
 - menší průměr hyf oproti kořenům a kořenovému vlášení
 - morfologie kořenového systému
 - délka mimokořenového mycelia
- vyšší afinita vůči P_i oproti kořenům (?)
- produkce kyselých fosfatáz
- asociace mykorhizních hub s P-rozpouštějícími bakteriemi

Příjem P a arbuskulární mykorrhiza

- odhad podílu P přijatého prostřednictvím mykorrhizní houby:
 - tradičně býval založen na aditivním modelu příjmu
$$P_{\text{celkový}} = P_{\text{kořeny}} + P_{\text{mykorrhizní houba}}$$
konzervativní, tj. podhodnocené odhady, přesto běžně až 60-80 %
 - nově uvažován „přepínací“ mechanismus mykorrhizní rostliny až 100 % P prostřednictvím mykorrhizní houby
 - AM: $P_{\text{celkový}} = P_{\text{kořeny}}$
 - +AM: $P_{\text{celkový}} = P_{\text{mykorrhizní houba}}$

Příjem P a arbuskulární mykorhiza

- srovnání mykorhizních a nemykorhizních rostlin:
 - stejné obsahy P v pletivech rostlin, které se ani neliší růstovou odezvou, neznamenaají nulový přínos mykorhizy k příjmu P
 - naopak, u AM rostlin může být příjem téměř vškerého P zprostředkován AM houbou

Příjem P a EKM houby

- obvykle vysoká produkce více izozymů fosfomonoesteráz (fytáty) a dalších fosfatáz
- fosfodiesterázy dosud studovány poměrně zřídka (RNA)
- schopny přijímat P z fosforitu (rock phosphate) či apatitu – lokální acidifikace prostředí, exudace organických kyselin (oxaláty)
- Jones et al. (1998): ve srovnání s -M rostlinami EKM *Eucalyptus coccifera* 3,8× více P, AM *E.c.* 2-2,7×



Orchideoidní mykorrhiza

až 100× vyšší příjem P na jednotku délky kořenů (Alexander et al. 1984) u +OM vs. –OM rostlin

Extrémně málo větvený kořenový systém vs. vysoká produkce mimokořenového mycelia

Dosud jediná studie v ekologicky relevantních podmínkách (nikoli tedy *in vitro*)

OM houby jsou schopné využívat organicky vázané P a N sloučeniny

Dusík

- přijímán rostlinami a mykorrhizními houbami jako NH_4^+ , NO_3^- nebo jako jednoduché, ve vodě rozpustné organické sloučeniny (AK)
- velká pozornost věnována anorganickým formám a AM symbióze
- „znovuobjevení“ příjmu organických forem N v posledním desetiletí

N_i

- pohyb v půdě hromadným tokem a relativně rychlou difúzí, $\text{NO}_3^- > \text{NH}_4^+$
- toxicita NH_4^+ : GS-GOGAT, GDH
- preferovaná forma N_i se může pro jednotlivé druhy hub výrazně lišit
- EKM houby
 - obvykle preferují amonné ionty před nitrátovými; v lesních půdách běžnější forma N_i
 - rychlost příjmu NH_4^+ modulována přítomností N_o
 - schopnost využívat nitráty mají zejména pionýrské druhy ECM hub osidlující disturbovaná stanoviště (*Hebeloma* sp.)

Table 9.1 Yields of three ectomycorrhizal fungi, *Suillus bovinus*, *Amanita muscaria* and *Hebeloma crustuliniforme*, when grown with a range of mineral or amino N sources at a concentration of 60 mg N/l and at the same C:N ratio.

Nitrogen source	Wt of N source added (g)	Wt of glucose added (g)	Dry weight yields (mg) after 30 days		
			<i>S. bovinus</i> (mean ± SE)	<i>A. muscaria</i> (mean ± SE)	<i>H. crustuliniforme</i> (mean ± SE)
Mineral N.					
Ca (NO ₃) ₂ 4H ₂ O	0.504	3.004	17.7 ± 1.5	4.7 ± 0.3	12.6 ± 1.2
(NH ₄) ₂ SO ₄	0.284	3.004	30.7 ± 1.2	26 ± 1.2	25.3 ± 1.4
Acidic amino acids					
L-Aspartic acid	0.572	2.372	31.3 ± 2.6	34.3 ± 2.0	23.0 ± 0.9
L-Glutamic acid	0.632	2.216	32.0 ± 1.0	36.3 ± 1.5	24.9 ± 1.3
Basic amino acids					
L-Arginine	0.224	2.764	33.6 ± 1.8	34.0 ± 2.5	15.6 ± 0.7
L-Lysine	0.392	2.528	17 ± 0.6	18.0 ± 0.1	5.9 ± 0.5
L-Histidine	0.300	2.688	5.0 ± 0.0	14.7 ± 1.2	4.2 ± 0.4
Neutral amino acids					
L-Alanine	0.380	2.528	31.6 ± 0.3	21.7 ± 1.2	20.4 ± 1.3
L-Asparagine	0.284	2.688	29 ± 1.5	23.3 ± 1.9	19.0 ± 0.7
L-Cysteine	0.520	2.528	7.7 ± 0.3	3.3 ± 0.8	6.0 ± 0.5
L-Cystine	0.516	2.528	6.0 ± 0.6	19.7 ± 0.7	5.6 ± 0.2
L-Glutamine	0.312	2.608	29.3 ± 1.4	36.3 ± 0.3	18.1 ± 0.7
L-Methionine	0.640	2.216	7.7 ± 0.3	2.3 ± 0.3	3.5 ± 0.2
Glycine	0.324	2.688	5.7 ± 0.3	22.7 ± 1.4	9.9 ± 0.4
L-Phenylalanine	0.708	1.588	11.3 ± 0.7	4.7 ± 0.7	4.3 ± 0.7
L-Hydroxy-L-proline	0.560	2.528	3.7 ± 0.3	4.7 ± 0.3	4.2 ± 0.5
L-Isoleucine	0.564	2.216	22.3 ± 2.3	7.3 ± 0.9	11.7 ± 0.3
L-Leucine	0.564	2.216	23.0 ± 3.2	7.3 ± 0.3	8.1 ± 0.4
L-Proline	0.492	2.216	4.0 ± 0.6	6.3 ± 0.9	4.4 ± 0.3
L-Serine	0.452	2.528	27.7 ± 0.9	18.7 ± 0.7	16.3 ± 1.2
L-Threonine	0.512	2.372	4.7 ± 0.3	6.7 ± 0.3	7.6 ± 0.3
L-Tryptophane	0.436	2.136	2.0 ± 0.0	2.7 ± 0.7	7 ± 0.1
L-Tyrosine	0.776	1.588	1.7 ± 0.3	5.3 ± 0.9	8.2 ± 1.0
L-Valine	0.300	2.220	17 ± 1.2	11.3 ± 0.9	18.9 ± 3.1
Minus N	—	3.004	7.3 ± 0.7	4.3 ± 0.3	6.2 ± 0.2

From Abuzinadah and Read (1988).

- SO
- E
- A
- m
- pe
- sá
- ne
- Lá
- O
- A
-
-
-

ráma u

dní

bovinus

ř.
iální;

ý pool

vaná

K, Ca, Mg a ektomykorhiza

- za běžných podmínek nejsou tyto živiny pro EKM dřeviny limitující – příjem zprostředkovaný EKM symbiózou studován pouze zřídka
- v půdě mnohem pohyblivější než P_i
- antropogenní zátěž kyselými depozicemi – může se projevit deficiencie (zejména Mg a Ca)
- EKM houby dokáží uvolňovat K z minerálů
- × houbový plášť je výraznou bariérou apoplastického transportu látek (hydrofobiny; u některých EKM hub i hyfy ERM)

Voda a ektomykorhiza

- zvýšený příjem vody??? (nebo jen efekt lepšího zásobení minerálními živinami???)
- rhizomorfy mohou sloužit k vedení vody
- i jednotlivé hyfy; symplastem, apoplastem???
- zvýšení hydraulické vodivosti EKM kořenů: zvýšená exprese některých akvaporinů za sucha (*pttPIP2.5*; Marjanovic et al. 2005)

Voda a ektomykorhiza

- hydraulic lift (Querejeta et al. 2003)
 - snadné vyschnutí svrchních horizontů půdy – omezení funkčnosti mykorhizy
 - „sycení“ vodou z hlubších půdních vrstev
 - kompartmentovaný kultivační systém, barviva nepropustná pro membrány (pouze apoplastický transport!), *Quercus agrifolia*, *Cortinarius* sp., od soumraku do kuropění a obráceně

Typická mykorhizní symbióza...

- funguje tak, že rostlina získává od asociované mykorhizní houby minerální prvky (P, N, ...) či vodu a naopak poskytuje houbě část svých fotosyntátů
- výjimky: asociace mykoheterotrofních rostlin (orchideoidní mykorhiza, monotropidní mykorhiza, arbuskulární mykorhiza) a mixotrofních rostlin

Fotosyntáty

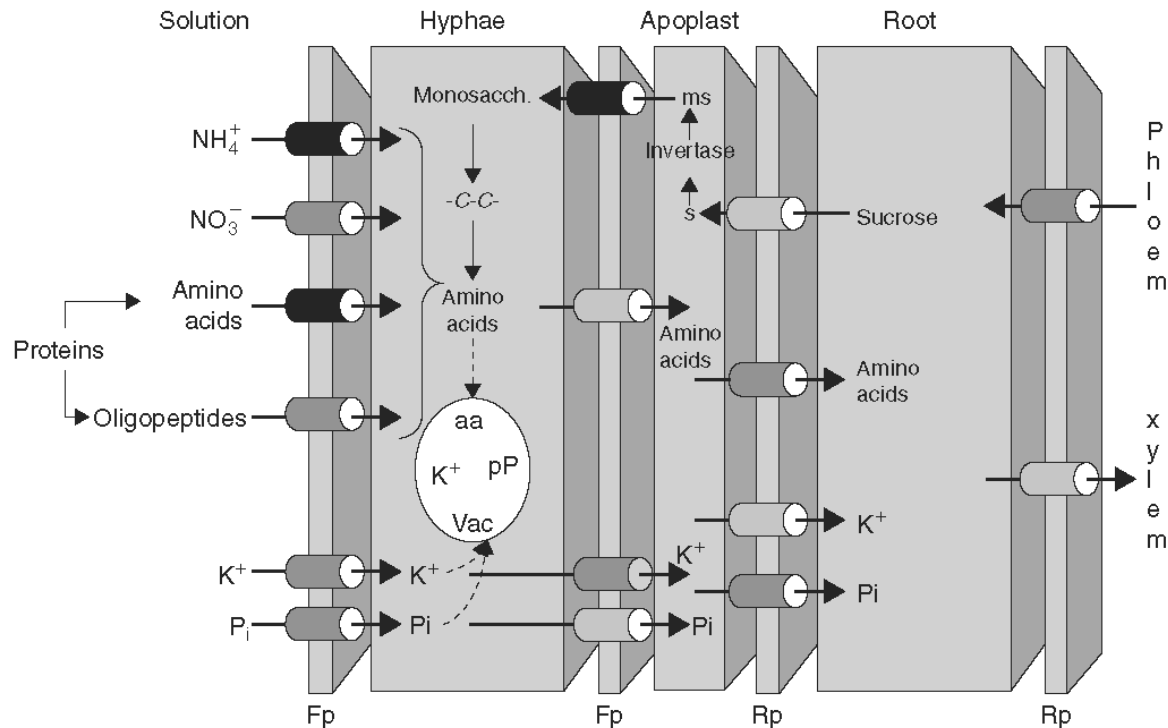


Figure 9.11 Diagrammatic representation of the current understanding of the location and function of nitrogen transporters in ectomycorrhizal tissues. Black cylinders represent structures in which at least one member of the transporter family has been fully characterized by functional complementation in a deficient strain of yeast. Dark grey cylinders represent putative transporters in which candidate genes have been identified as expressed sequence tags. Pale grey cylinders represent hypothetical transporters. The transporters putatively involved in carbohydrate transport, carboxylation of N compounds and in transfer of phosphorus (P) and potassium (K^+) ions are also shown. Fp, fungal plasma membrane; Rp, root plasma membrane; aa, amino acids; pP, polyphosphate; Vac, vacuole; s, sucrose; ms, monosaccharide; cc, carboxylation. Modified from Chalot *et al.* (2002), with permission.

Fotosyntáty

- různá závislost mykorhizních hub na fotosyntátech získávaných symbioticky od hostitelské rostliny
 - AM houby: obligátně biotrofní, ~ 100% C
 - EKM houby: pravděpodobně velmi vysoká variabilita, odhadujeme podle schopností saprotrofního růstu, ECM status se v průběhu evoluce objevuje u vybraných skupin hub opakovaně
 - ErM, OM: velmi dobré schopnosti saprotrofního růstu (celulázy, pektinázy, polyfenoloxidázy...)
- může být orchideoidní mykorhiza mutualistická?

Fotosyntáty

- sacharóza, v mezilehlém prostoru (apoplast) štěpena invertázou vázanou na BS kortikálních buněk
- 10-30 % fotosyntátů předáváno mykorhizním houbám
- růst ERM (a hyfového pláště), ale i obohacování půdy o C látky (glomalin), sekvestrace C
- sezónnost fungování mykorhiz



Fotosyntáty a ektomykorhiza

- největší alokace fotosyntátů do EKM až ke konci vegetačního období, v pozdním létě a na podzim
- koreluje s výskytem plodnic EKM hub, s růstem kořenů, vyzráváním pletiv k odolnosti proti chladu
- EKM stromy mají vyšší rychlost fotosyntézy: ERM jako sink pro C, sekvestrace v půdě
- kalkulace množství C alokovaného do EKM hub (kg na ha za rok, borový les):
 - ERM 70, sporofory 30, houbové pláště 730, celkem 830
 - 40 % C na struktury, 60 % na respiraci
 - celkově vyprodukované fotosyntáty: 5 800 kg ha⁻¹ rok⁻¹
 - t.j. 15 % fotosyntátů předáno EKM houbám

Cost-benefit model

- vypůjčený z ekonomie
- něco za něco
- je daná aktivita pro mě výhodná?
- velmi nejasné vymezení zisku; fitness
 - lepší vegetativní růst (vs. herbivorie)
 - lepší zásobené živinami
- podle toho, jak z analýzy cost-benefit vychází hostitel a jeho mykorhizní houba můžeme danou mykorhizní asociaci zařadit do spektra symbiotických interakcí

Spektrum symbiotických interakcí

Table 1. Overall ecological benefits in plant-fungus interactions. Classical mycorrhizal relationships (ECM, AM), range from mutualism to parasitism on the plant depending on whether the assimilated carbon contributed from the plant is adequately compensated by the mineral nutrient contribution by the fungus (lower line (*italics*)). Orchid mycorrhiza ranges from parasitism on fungi to commensalism, depending on the impact on the fungus in question (upper left corner and middle left (**bold**)), and may approach neutralism depending on the extent to which the plant acquires photosynthetic capacity and develops infection-free roots. Elaboration on diagram given by Johnson et al. (1997), not intending to convey any information on structure or actual material transfers.

Gradient of fungal responses			
neg	Parasitism (+, -)	Amensalism (0, -)	Competition (-, -)
0	Commensalism (+, 0)	Neutralism (0, 0)	Amensalism (-, 0)
pos	<i>Mutualism</i> (+, +)	<i>Commensalism</i> (0, +)	<i>Parasitism</i> (-, +)
	pos	0	neg
Gradient of plant responses to mycorrhizal associations			

- Rasmussen and Rasmussen 2009
- pro AM není uvedena kategorie (+,-) tj. AM mykoheterotrofní rostliny
- pro OM není uvedena mutualistická symbióza

Zařazení dané symbiózy do tohoto spektra je velmi dynamické zejména v čase, ale i se změnou vnějších ekologických podmínek, a vždy se vztahuje k aktuálnímu stavu!!!

Specificita mykorhizních symbióz

- AM: 200 druhů hub, ca 80 % druhů světové flóry – velmi nízká specificita fyziologická; ekologická specificita!!!
- EKM: 5 až 6 tisíc druhů EKM hub, ca 3 % druhů vyšších rostlin – poměrně vysoká specificita
- OM: časté debaty, terminologické nejasnosti, 25 tisíc druhů rostlin (ca 7-10 % světové flóry, ale pouze jedna čeleď!), stovky druhů OM hub; bazidiomycety a askomycety, EKM a saprotrofové
- izolované mykorhizní typy × vzájemné prolínání a interakce



živa 5/2008

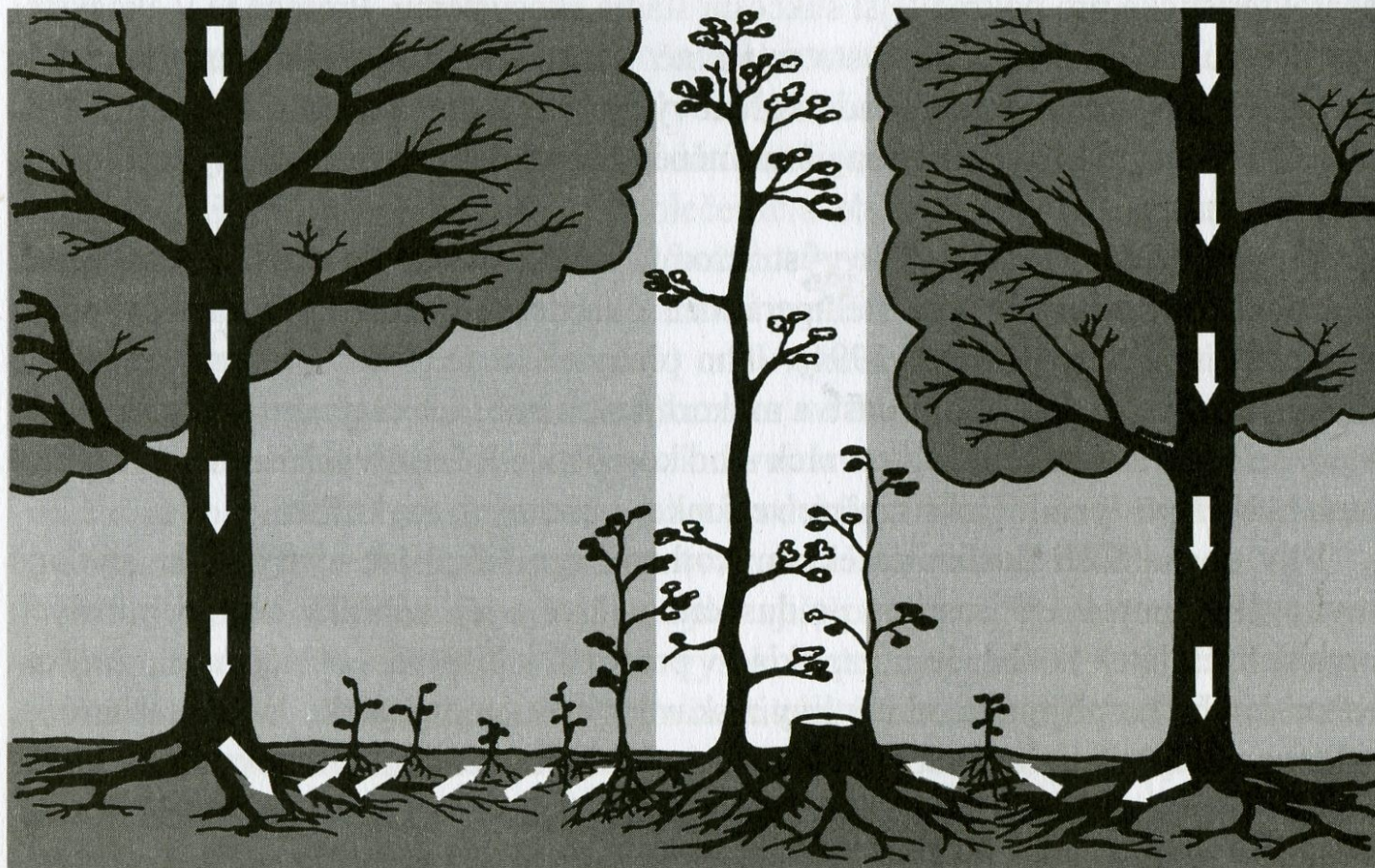
M. Vohník (2008)

www.cmn.net

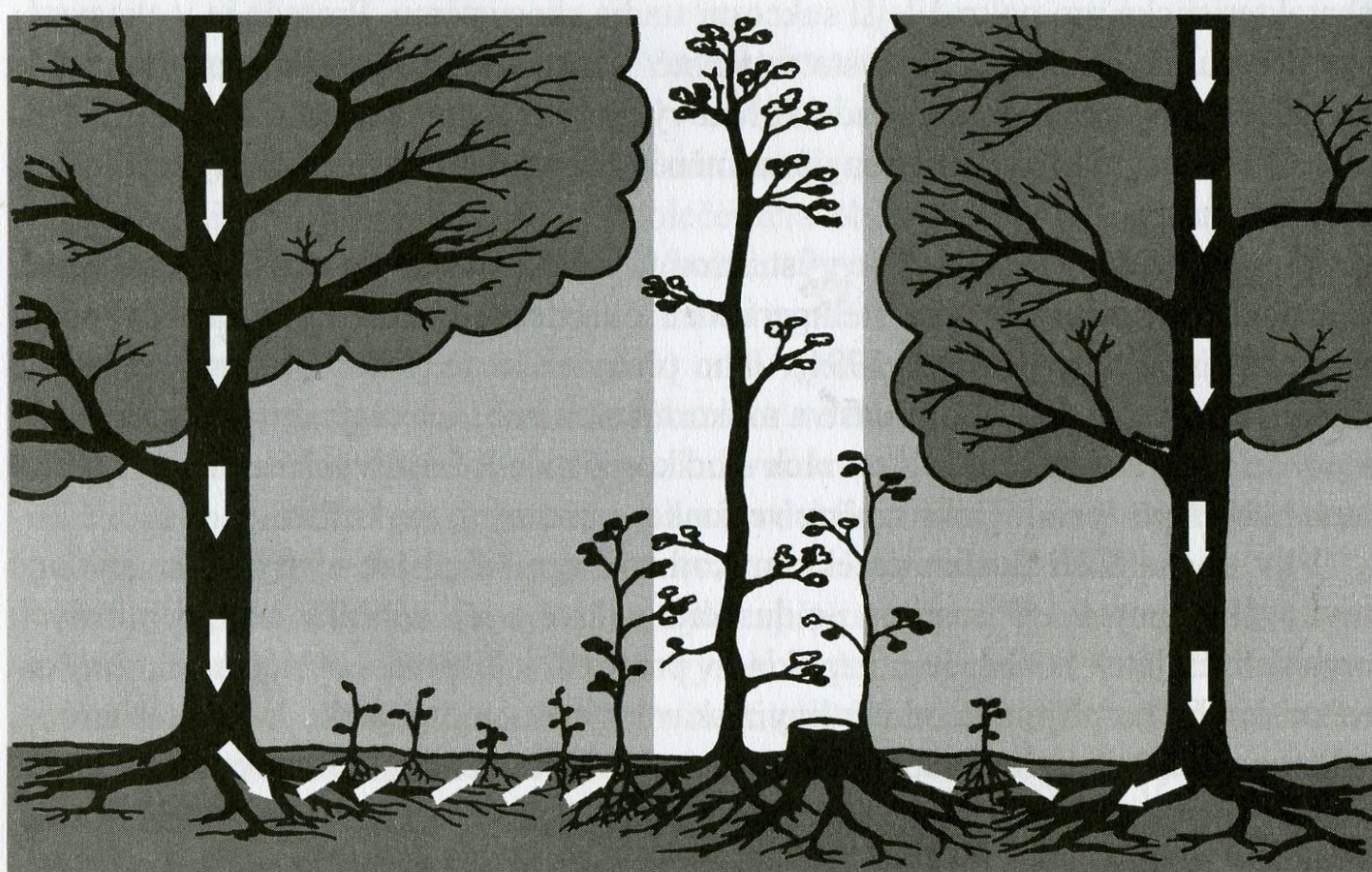
- wood wide web
- common mycelial networks
- net
- propojení rostlin téhož/jinému druhu myceliem mykorhizních hub
- napojení rostlin téhož/jinému druhu na již existující mycelium mykorhizních hub
- nurse (plant) effect
- cost-benefit analýza
- poměrně stabilní (achlorofylie + mykoheterotrofie) i dynamicky se měnící interakce (semenáč vs. dospělý strom; klíčící vs. dospělá orchidej)

www.cmn.net

Naše znalosti o mykorhizní symbióze jsou dosud útržkovité a schematické. Uniká nám pestrá spleť vzájemných vazeb, kterými jsou mykorhizní houby propojeny se svým okolím, a uniká nám také fyzikální a chemická podstata procesů a jevů, kterými jsou tyto vazby zajišťovány (Gryndler et al. 2004).

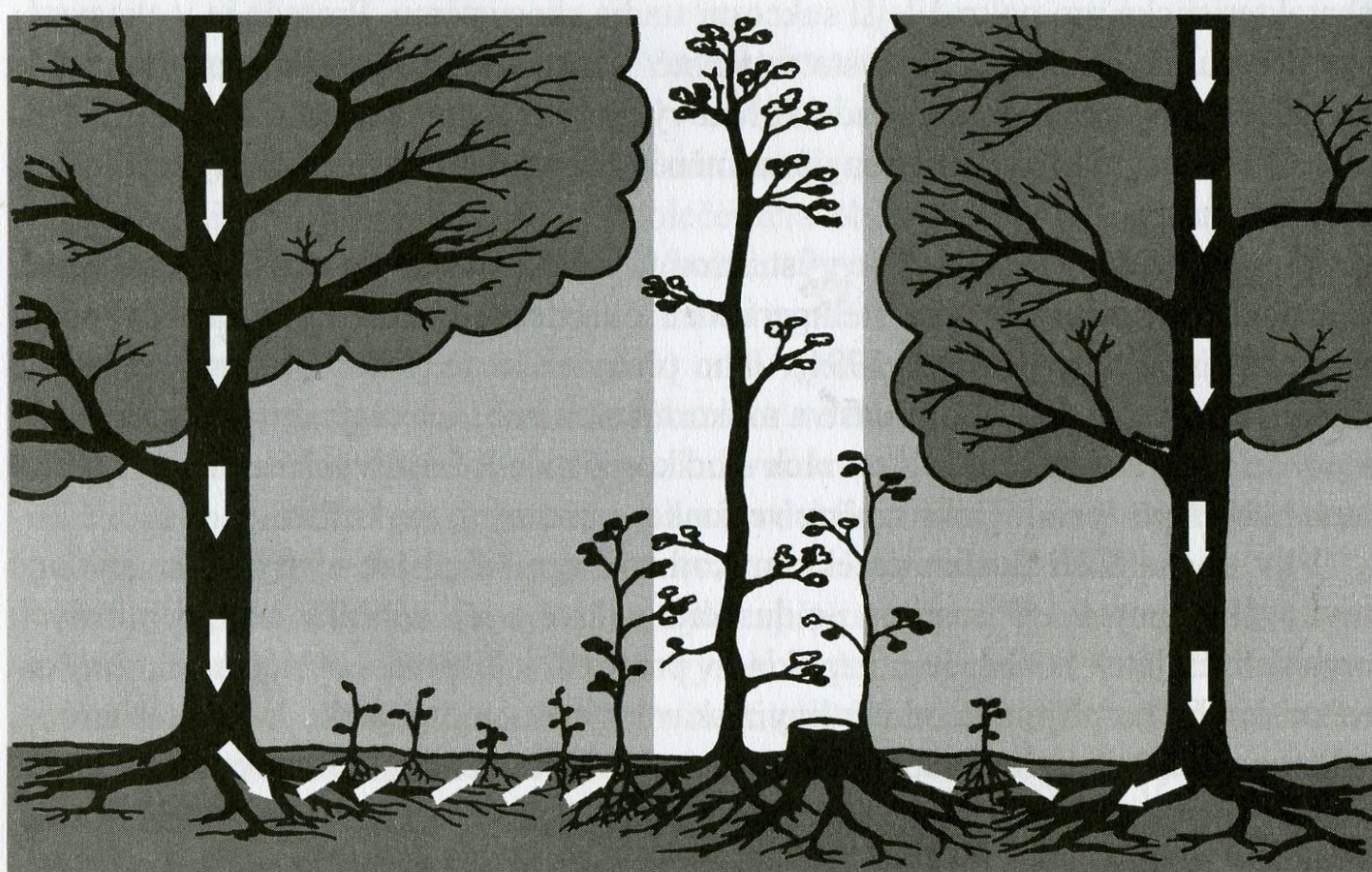


Obr. 55 Efekt chůvy (nurse effect). Pod stromovými porosty zastiňujícími povrch půdy žije i přes nedostatek světla značné množství semenáčků, jejichž kořeny jsou prostřednictvím mycelia mykorrhizních hub propojeny s kořeny vzrostlých stromů. Tím mají semenáčky možnost pro svou výživu částečně využívat energii bohaté látky získané mykorrhizními houbami od vzrostlých hostitelů, a přečkat tak období zástiny. Tok energie je na obrázku schematicky znázorněn šipkami. Po prosvětlení porostu padnutím stromu jsou takto udržované semenáčky připraveny odstartovat rychlý růst a zacelit vzniklý prostor. **(Gryndler et al. 2004)**



Scénář 1: EKM stromy a v jejich stínu semenáče

- stromy: vytvoření CMN
- semenáče: využití CMN pro příjem živin bez větších investic C
 - ??? závislé či nezávislé přenosy C látek a minerálních živin
- přenos C mezi stromem a semenáčem???



Scénář 2: EKM stromy a v jejich stínu MKH orchidej

- stromy: vytvoření CMN, její zásobování C látkami
- orchidej: využití CMN pro příjem uhlíkatých i minerálních živin
 - epiparazitismus
- cf. namísto EKM AM a přenosy C látek

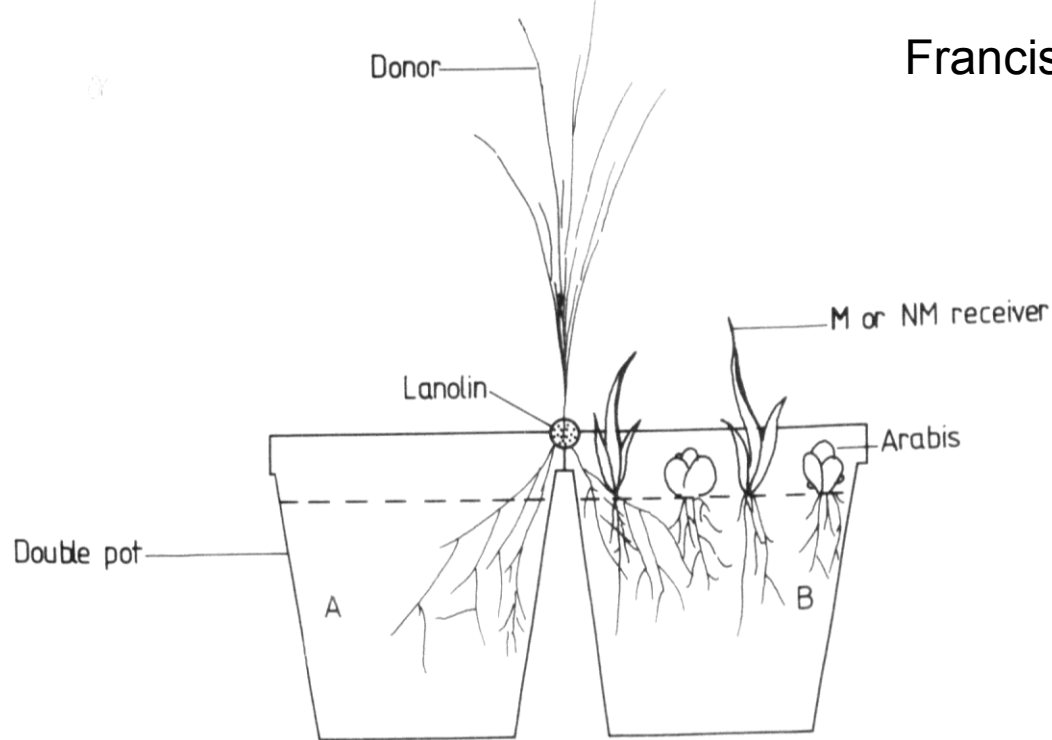


Fig. 1. Design of the double pot system used in the nutrient transfer experiments. A is the donor and B the receiver pot. M = mycorrhizal; NM; non-mycorrhizal plants. Receiver seedlings are shown as being in a row for diagrammatic purposes only.

Scénář 3: AM rostliny propojené CMN

- přenos minerálních živin (P, N)
- A: nutrient rich, B: nutrient poor
- vyšší obsah v příjemcích +M rostlinách
- !!! kompenzační růst kořenů donora, ovlivnění kompetice

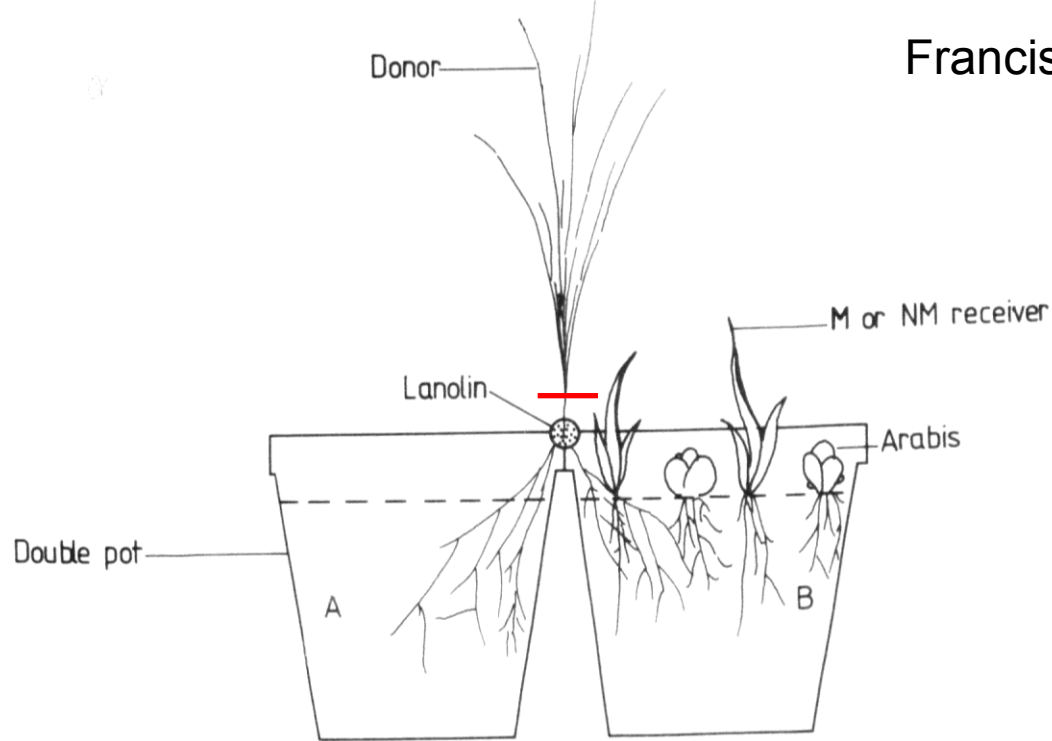
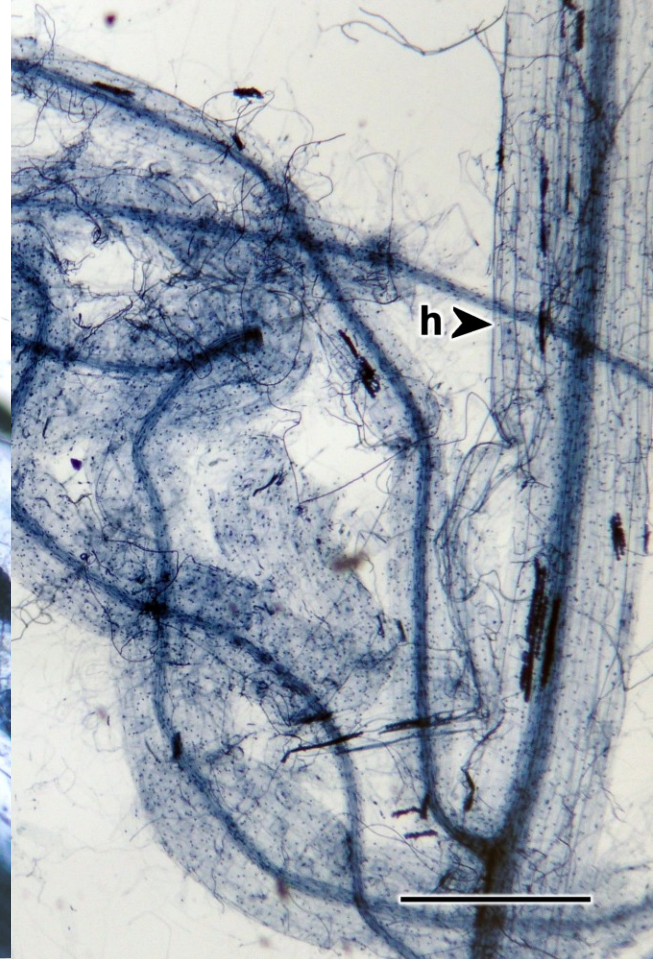
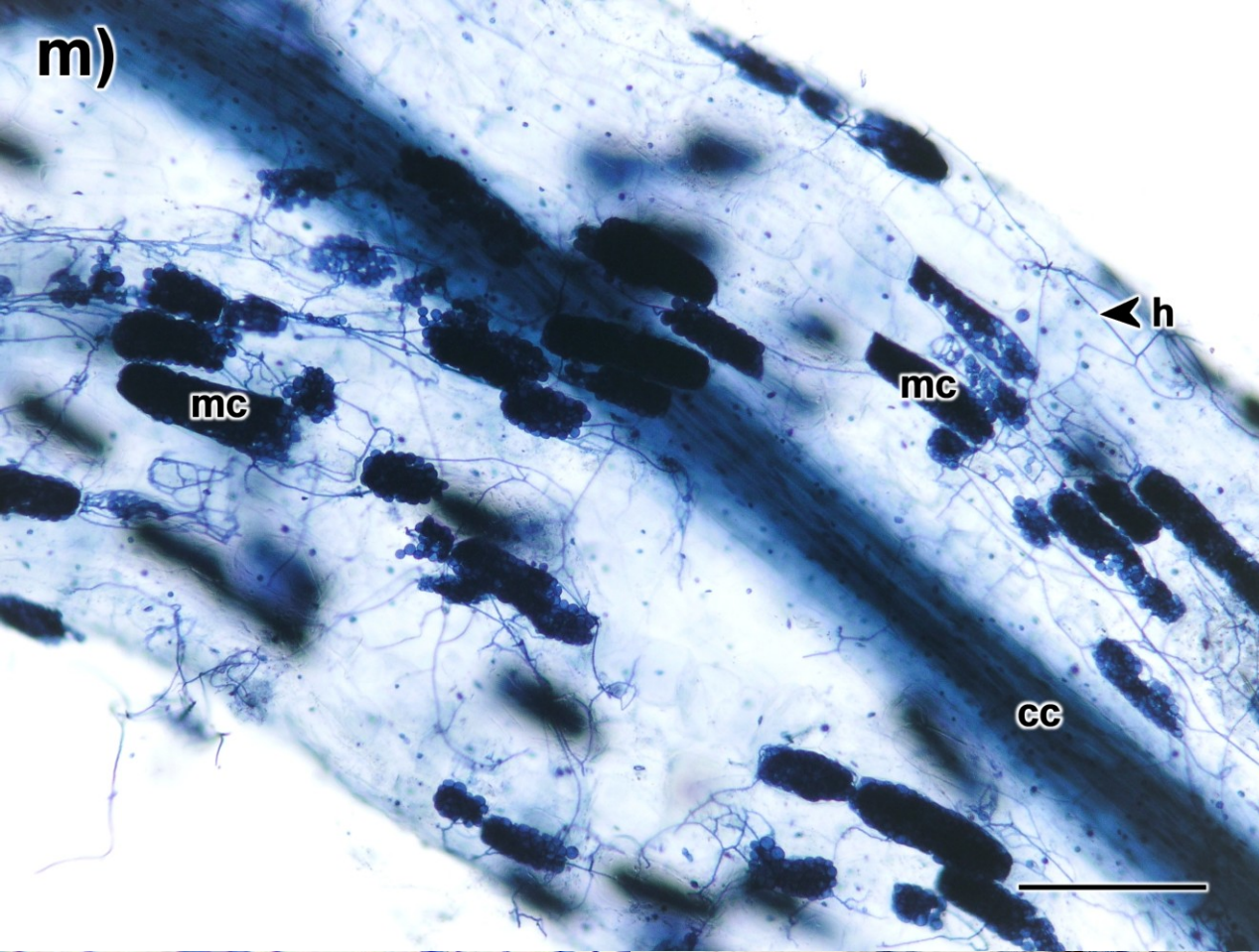


Fig. 1. Design of the double pot system used in the nutrient transfer experiments. A is the donor and B the receiver pot. M = mycorrhizal; NM; non-mycorrhizal plants. Receiver seedlings are shown as being in a row for diagrammatic purposes only.

Scénář 4: dekapitovaný donor

- rychlý a významný přenos minerálních živin (P, N)



Scénář 5: OM orchidej a AM *Plantago lanceolata*, OM rhizoktonie

????????????????????

Může být orchideoidní
mykorrhiza mutualistická?

A jak souvisí příjem
organického N z AK
mykorrhizami s
mykoheterotrofií?

but the extent to which this occurs in photosynthetic species is unknown. The fungi probably also supply N and P and other nutrients to both seedlings and adult plants, but this aspect of the physiology of the association should be investigated with a wider range of plants and, again, under ecologically relevant conditions.

Orchid mycorrhizal fungi are capable of translocating both ^{14}C - and ^{32}P -labelled compounds in their hyphae and delivering them to protocorms. The mechanisms by which nutrients are transferred from fungus to plant are not well understood but it seems likely that controlled transport occurs across the interface between pelotons and orchid cells. There is no good evidence that transfer in the opposite direction, from orchid to fungus, takes place at any stage. Whether or not the fungus gains anything from the mycorrhizal relationship remains one of the mysteries of the association. However, the unstable nature of the symbiosis means that there may be situations in which the fungus successfully obtains nutrients by parasitizing the orchid, mainly in the seedling stages.

Orchid mycorrhizas are different from other mycorrhizal associations in many respects. They are certainly not mutualistic symbioses and attempts to classify them on nutritional bases have not been very successful. It has been suggested that the orchid is a necrotrophic parasite of the fungus (Lewis, 1973) and this might indeed be the case in the strictly mycorrhizal phase of the associations during which pelotons are lysed. However, in other phases the fungus can clearly be a necrotrophic parasite on the plant, and its hyphae can grow in an uncontrolled way throughout a protocorm, inducing soft rot.

In recent years mycorrhizal associations in orchids have been neglected relative to the enormous amount of research on VA and ectomycorrhizas. We hope this chapter has shown how a combination of conventional and molecular methods has the potential to unravel some of the complexities of plant-fungus interactions at both physiological and taxonomic levels and provide data relevant to ecological situations.



Mu
fun
terr

Dunca
Departm

Author:
Duncan
Tel: +44
Fax: +44
Email: d
Received
Accepted

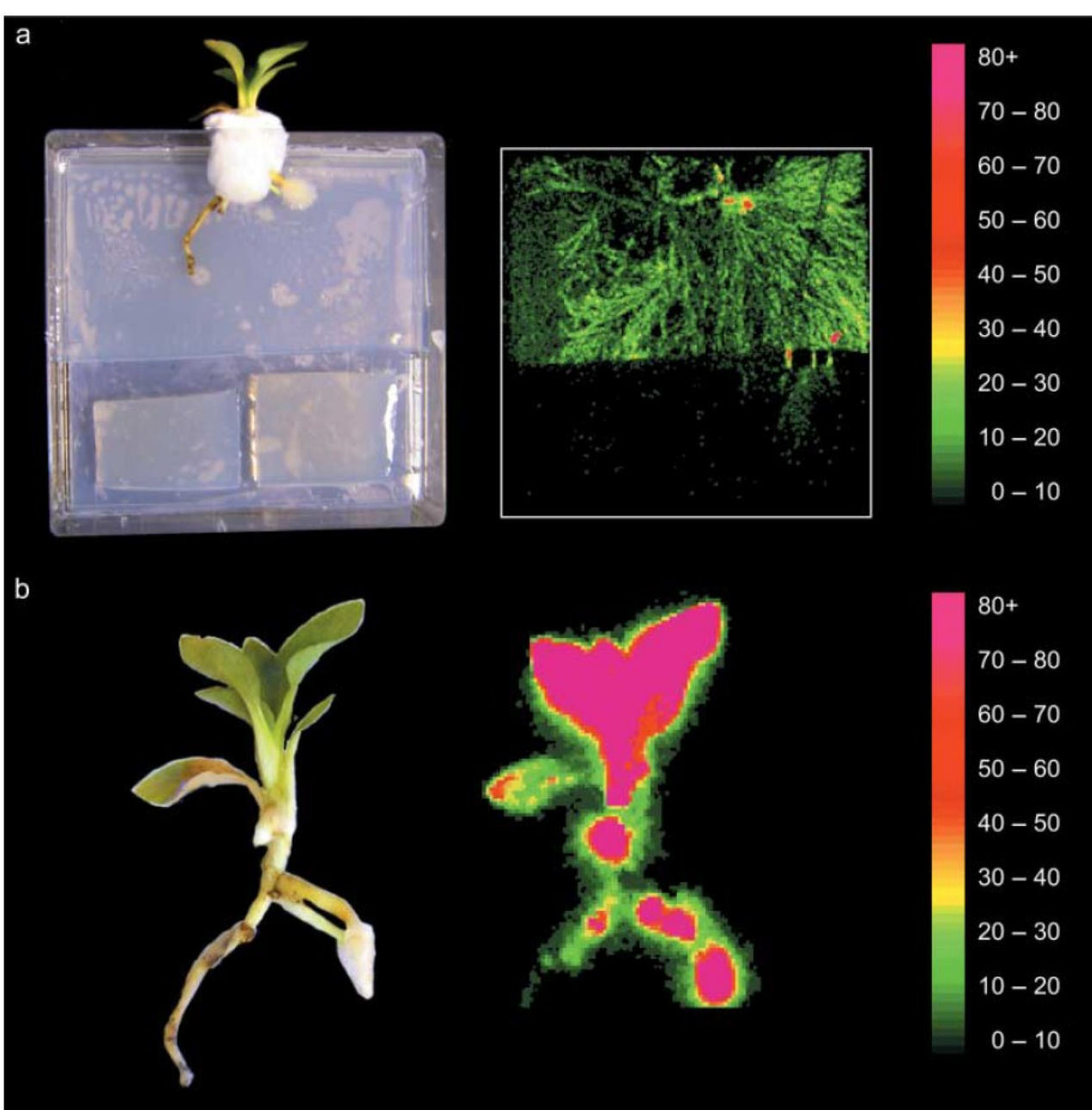


Fig. 5 False-colour digital autoradiographs obtained after 72 h of exposure of the shoot of *Goodyera repens* to $^{14}\text{CO}_2$ in microcosms (a). Autoradiography of the agar (a) shows ^{14}C allocation through external mycorrhizal mycelium into the lower right-hand block of agar through bridging hyphae and the absence of ^{14}C transfer to mycelium in the left-hand agar block, where hyphal connections to the plant were severed before labelling. Assimilation of $^{14}\text{CO}_2$ and its allocation to roots and rhizomes of *G. repens* is shown in (b). The colour scale indicates the number of counts detected in pixel areas of 0.25 mm^2 in a period of 60 min.

earch

ant-
eaved

of carbon (C)
loyed isotop-
green forest
spectrometry
 ^{15}N]glycine.
otope imaging
 O_2 fixation by
the roots and
ntities (2.6%
mycelium of
mycorrhiza,
biont, and a

eterotrophy,

Je OM mutualistická?



Oikos 118: 334–345, 2009

doi: 10.1111/j.1600-0706.2008.17116.x,

© 2009 The Authors. Journal compilation © 2009 Oikos

Subject Editor: Heikki Setälä. Accepted 8 September 2008

Orchid mycorrhiza: implications of a mycophagous life style

Hanne N. Rasmussen and Finn N. Rasmussen

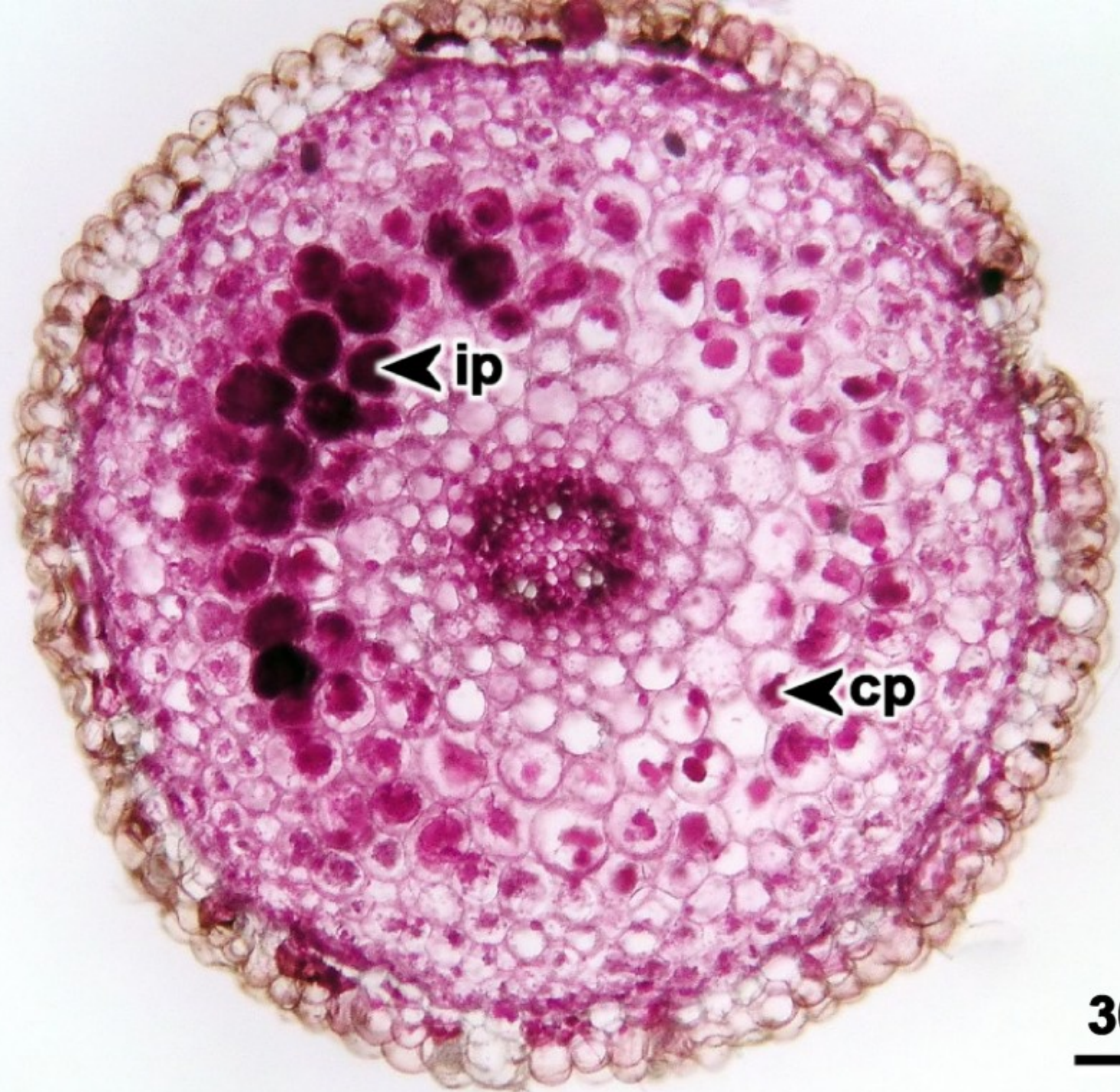
H. N. Rasmussen (hnr@life.ku.dk), Dept of Forestry and landscape, Univ. of Copenhagen, Hørsholm Kongevej 11, DK-2970 Hørsholm, Denmark. – F. N. Rasmussen, Dept of Biology, Univ. of Copenhagen, Øster Farimagsgade 2D, DK-1353 Copenhagen, Denmark.







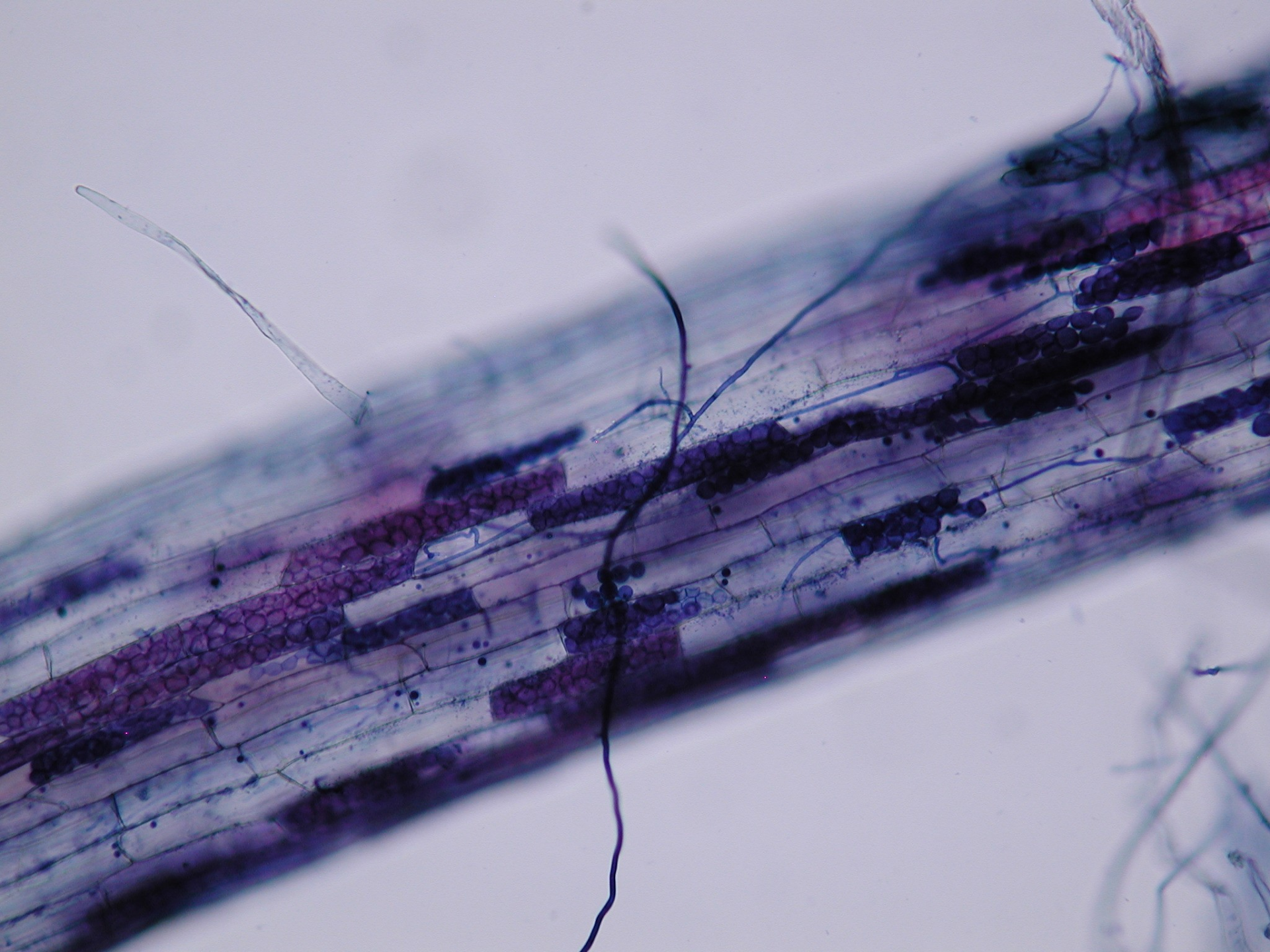
Varianty: $+C_4$, $-C_4$



ip

cp

300 μ m



Izotopové složení rostlinných pletiv a mimokořenového mycelia

	$\delta^{13}\text{C}$
<i>Zea mays</i> – listy	-15,2 ‰
<i>Zea mays</i> – kořeny	-14,6 ‰
<i>Serapias strictiflora</i> – listy	-31,0 ‰
<i>Serapias strictiflora</i> – kořeny (var +C ₄)	-28,2 ‰
<i>Serapias strictiflora</i> – kořeny (var – C ₄)	-28,6 ‰
<i>Serapias strictiflora</i> – nové zásobní hlízy (var +C ₄)	-28,2 ‰
<i>Serapias strictiflora</i> – nové zásobní hlízy (var – C ₄)	-28,6 ‰
mimokořenové mycelium (var +C ₄)	-21,6 ‰
mimokořenové mycelium (var – C ₄)	-26,3 ‰

Diskriminace zohledňující trofickou úroveň

	$\delta^{13}\text{C}$
<i>Zea mays</i> – listy	-15,2 ‰
<i>Zea mays</i> – kořeny	-14,6 ‰
<i>Serapias strictiflora</i> – listy	-31,0 ‰
<i>Serapias strictiflora</i> – kořeny (var +C ₄)	-28,2 ‰
<i>Serapias strictiflora</i> – kořeny (var – C ₄)	-28,6 ‰
<i>Serapias strictiflora</i> – nové zásobní hlízy (var +C ₄)	-28,2 ‰
<i>Serapias strictiflora</i> – nové zásobní hlízy (var – C ₄)	-28,6 ‰
mimokořenové mycelium (var +C ₄)	-21,6 ‰
mimokořenové mycelium (var – C ₄)	-26,3 ‰

Diskriminace zohledňující trofickou úroveň

	$\delta^{13}\text{C}$
<i>Zea mays</i> – listy	-15,2 ‰
<i>Zea mays</i> – kořeny	-14,6 ‰
<i>Serapias strictiflora</i> – listy	-31,0 ‰
<i>Serapias strictiflora</i> – kořeny (var +C ₄)	-28,2 ‰
<i>Serapias strictiflora</i> – kořeny (var – C ₄)	-28,6 ‰
<i>Serapias strictiflora</i> – nové zásobní hlízy (var +C ₄)	-28,2 ‰
<i>Serapias strictiflora</i> – nové zásobní hlízy (var – C ₄)	-28,6 ‰
mimokořenové mycelium (var +C ₄)	-21,6 ‰
mimokořenové mycelium (var – C ₄)	-26,3 ‰

Výpočet mixotrofie ERM při pěstování ve variantě +C₄ - dvouzdrojový směsný model

kořeny kukuřice - saprotrofie

$$\delta^{13}\text{C} = -14,6 \text{ ‰}$$

kořeny orchideje - biotrofie

$$\delta^{13}\text{C} = -28,2 \text{ ‰}$$

ERM

Výpočet mixotrofie ERM při pěstování ve variantě +C₄ - dvouzdrojový směsný model

kořeny kukuřice - saprotrofie

$$\delta^{13}\text{C} = -14,6 \text{ ‰}$$

kořeny orchideje - biotrofie

$$\delta^{13}\text{C} = -28,2 \text{ ‰}$$



obohacení díky další trofické úrovni



ERM

Výpočet mixotrofie ERM při pěstování ve variantě +C₄ - dvouzdrojový směsný model

kořeny kukuřice - saprotrofie

$$\delta^{13}\text{C} = -14,6 \text{ ‰}$$



obohacení díky další trofické úrovni

$$\delta^{13}\text{C} = -12,5 \text{ ‰}$$

kořeny orchideje - biotrofie

$$\delta^{13}\text{C} = -28,2 \text{ ‰}$$



$$\delta^{13}\text{C} = -26,3 \text{ ‰}$$

ERM

Výpočet mixotrofie ERM při pěstování ve variantě +C₄ - dvouzdrojový směsný model

kořeny kukuřice - saprotrofie

$$\delta^{13}\text{C} = -14,6 \text{ ‰}$$



obohacení díky další trofické úrovni

$$\delta^{13}\text{C} = -12,5 \text{ ‰}$$

kořeny orchideje - biotrofie

$$\delta^{13}\text{C} = -28,2 \text{ ‰}$$



$$\delta^{13}\text{C} = -26,3 \text{ ‰}$$

ERM

$$\delta^{13}\text{C} = -21,6 \text{ ‰}$$

Výpočet mixotrofie ERM při pěstování ve variantě +C₄ - dvouzdrojový směsný model

kořeny kukuřice - **saprotrofie**

$$\delta^{13}\text{C} = -14,6 \text{ ‰}$$

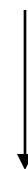


obohacení díky další trofické úrovni

$$\delta^{13}\text{C} = -12,5 \text{ ‰}$$

kořeny orchideje - **biotrofie**

$$\delta^{13}\text{C} = -28,2 \text{ ‰}$$



$$\delta^{13}\text{C} = -26,3 \text{ ‰}$$

ERM

31 %

69 %

$$\delta^{13}\text{C} = -21,6 \text{ ‰}$$

Je OM mutualistická?

- Potvrdili jsme, že biotrofní přenos C z orchideje do houby přetrvává i za situace, kdy má houba přístup k půdní organické hmotě; biotrofie i tehdy zabezpečovala většinu C pro růst ERM

Izotopové složení rostlinných pletiv a ERM

	$\delta^{13}\text{C}$
<i>Zea mays</i> – listy	-15,2 ‰
<i>Zea mays</i> – kořeny	-14,6 ‰
<i>Serapias strictiflora</i> – listy	-31,0 ‰
<i>Serapias strictiflora</i> – kořeny (var +C ₄)	-28,2 ‰
<i>Serapias strictiflora</i> – kořeny (var – C ₄)	-28,6 ‰
<i>Serapias strictiflora</i> – nové zásobní hlízy (var +C ₄)	-28,2 ‰
<i>Serapias strictiflora</i> – nové zásobní hlízy (var – C ₄)	-28,6 ‰
mimokořenové mycelium (var +C ₄)	-21,6 ‰
mimokořenové mycelium (var – C ₄)	-26,3 ‰

Je OM mutualistická?

- Potvrdili jsme, že biotrofní přenos C z orchideje do houby přetrvává i za situace, kdy má houba přístup k půdní organické hmotě; biotrofie i tehdy zabezpečovala většinu C pro růst ERM
- nepotvrdili jsme příspěvek mykoheterotrofie k celkové výživě orchideje (rozdíly statisticky neprůkazné) – u druhu *S. strictiflora* je dominantním nutričním módem fototrofie (autotrofie)

Orchideoidní mykorrhiza může
být i mutualistická!

Ale jak souvisí příjem
organického N z AK
mykorrhizami s
mykoheterotrofií?

Příjem AK versus mykoheterotrofie

- rostliny a mykorhizní houby mohou přijímat jednoduché N_o látky typu AK
- Cameron et al. 2006: 99% isotopically double-labelled [¹³C-¹⁵N]glycine,
- ¹⁵N v nadzemích částech *G. repens* – mykoheterotrofie!!!
- Cameron et al. 2008: Giving and receiving: measuring the carbon cost of mycorrhizas in the green orchid, *Goodyera repens*
- cf. Näsholm et al. (2009) *Tansley review* Uptake of organic nitrogen by plants. *New Phytologist* (2009) **182**: 31–48.

Máme opravdu považovat
příjem AK nikoli za příjem N, ale
za příjem C???

Pokud ano, zapomeňme na to,
že rostliny jsou dominantně
autotrofní organismy!!!

A close-up photograph of several Orchis papilionacea flowers. The flowers are characterized by their large, white petals with prominent, dark pink or purple vertical stripes. The sepals are also striped, with a mix of green and brown tones. The flowers are arranged in a cluster, and the background is dark, making the colors of the flowers stand out. The text "Děkuji Vám za pozornost" is overlaid in the upper center of the image.

Děkuji Vám za pozornost

Orchis papilionacea