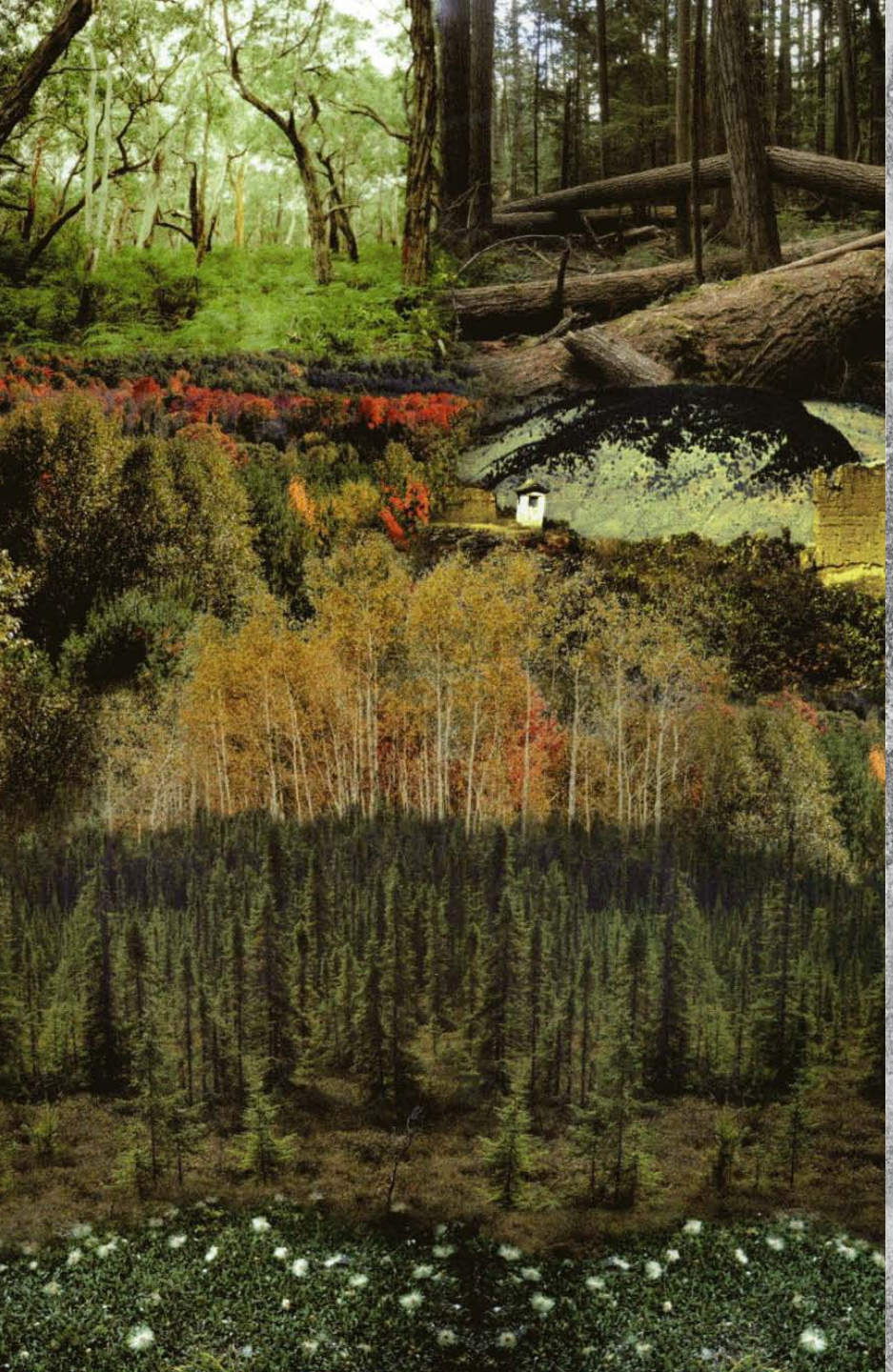
Ektomykorhiza

Ektomykorhiza

- je vedle AM nejdůležitějším typem mykorhizy na Zemi (ekonomicky, ale i z hlediska globálního cyklu C)
- mezi laickou veřejností jednoznačně nejpopulárnější
- vedle AM nejvíce studovaný typ mykorhizy

Ektomykorhiza (EKM, ECM)

- taxony hostitelských rostlin
- taxony ektomykorhizních hub
  - základní biologická charakteristika
- mykorhizní struktury
  - boubový plášť, Hartigova síť, mimokořenové mycelium
- (fungování EKM)



Eucalyptus spp.
mixed forest
South Australia

Pseudotsuga menziesii
(Douglas-fir)
Vancouver Island
British Columbia,
Canada

mixedwood forest
(oak, beech, pine, poplar, etc.)
Central Ontario,
Canada

Bajo reforestation projec
Pinus roxburghii (chir pin
Wangdi valley, Bhutan

Populus tremuloides
(aspen)
Southern Ontario,
Canada

Picea mariana
(black spruce)
Northern Ontario wetland
Canada

Dryas drummondii
(yellow mountain avens)
Columbia icefields
Alberta, Canada

Hostitelské rostliny

- ca 2 000 druhů rostlin
- dřeviny mírného pásma až (sub-)boreálních oblastí + některé druhy dřevin tropických lesů
- Gymnospermae, Pinopsida
  - č. Pinaceae (*Pinus*, *Picea*, *Larix*, *Abies*, *Tsuga*)
  - č. Araucariaceae (*Araucaria*, *Wollemia*)

- Angiospermae
  - č. Fagaceae (*Fagus*, *Quercus*, *Castanea*)
  - č. Betulaceae (*Alnus*, *Betula*, *Corylus*, *Carpinus*)
  - č. Malvaceae (*Tilia*)
  - č. Myrtaceae (*Myrta*, *Eucalyptus*)

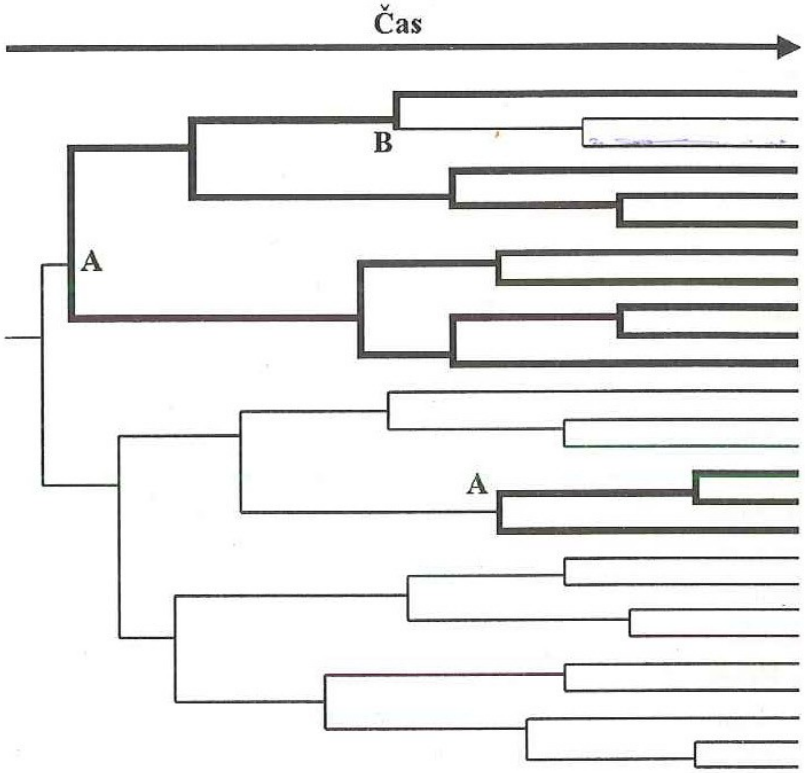
- Harley JL and Harley EL. (1987) A check-list of mycorrhiza in the British flora. *New Phytol*. (suppl.) 105, 1-102 (Blackwell)

Mykorhizní houby

- cca 5 000 druhů
- odd. Basidiomycota a Ascomycota (Zygomycota)
- sporokarpy, meiospory (asko- a bazidiospory)
- Gryndler, str. 160
- desítky druhů ECM hub na ploše 0,1 ha
  - ECM vs. saprotrofní: morfotypy EKM, molukulára, stabilní izotopy
  - genety
- biomasa 800 kg mycelia/ha; 1/3 celkové mikrobiální biomasy v půdě

Mykorhizní houby

- opakovaný vznik EKM v průběhu 130-180 miliónů let

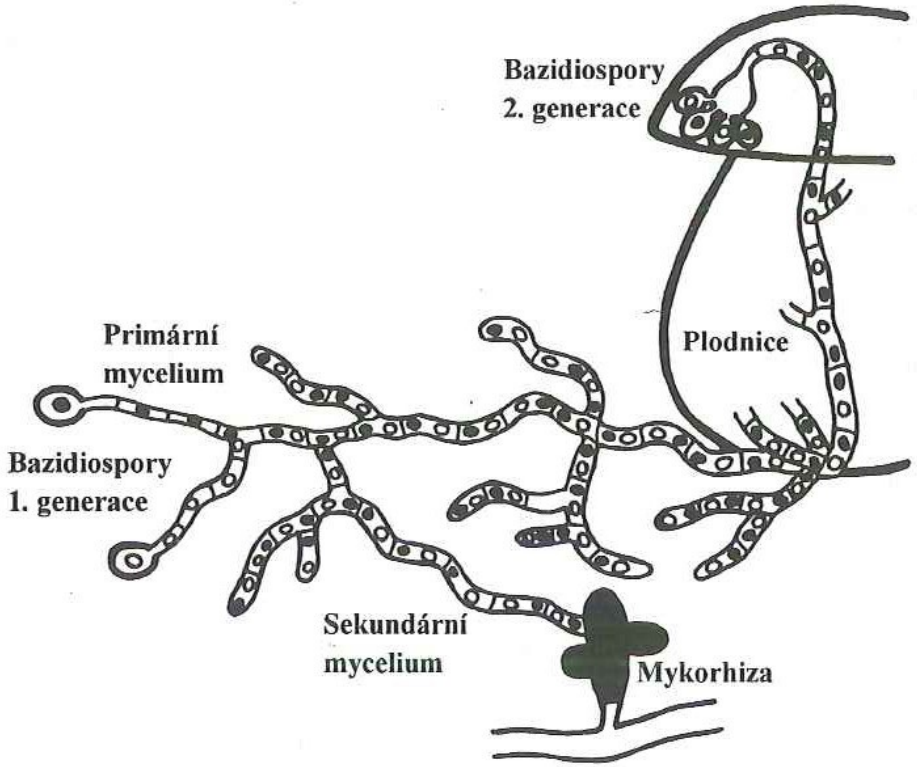


Obr. 36 Příklad možného dendrogramu sestaveného podle molekulárně genetické analýzy příbuznosti bazidiomycetů (tzv. strom života). V průběhu fylogenetického vývoje se v genomu hromadí mutace (chyby), jejichž výskyt nám umožňuje zjišťovat příbuznost jednotlivých druhů. Podle množství společných a různých chyb dokážeme také přibližně určit, kdy se od sebe tyto druhy oddělily. Větve dendrogramu tvořené mykorhizními druhy a jejich skupinami jsou vyznačeny tlustou čarou; ostatní druhy a skupiny hub se živí saprotrofně. Způsob výživy v průběhu fylogenetického vývoje je rekonstruován ze současného stavu (větve zcela vpravo). V bodech A došlo k přechodu od saprotrofního způsobu výživy ke způsobu biotrofnímu – houby začaly žít v mykorhizní symbióze. V bodě B se naopak vrátily od symbiotického způsobu života k výživě saprotrofní. Vysvětlení v textu.

Mykorhizní houby

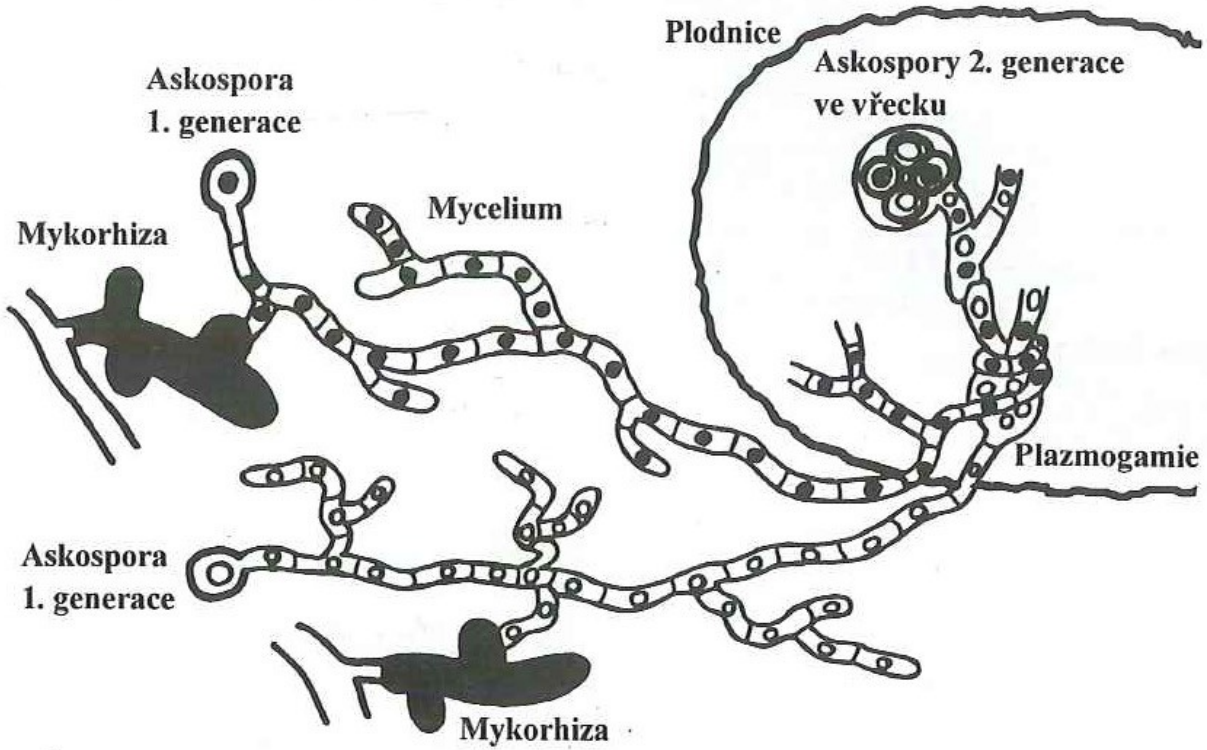
- variabilní schopnosti saprotrofního růstu v rámci celé EKM symbiózy
  - často obtížná až nemožná axenická kultivace *in vitro*
  - možno odhadnout dle abundance ^{15}N a ^{13}C
- možná variabilita způsobu výživy v rámci jednoho druhu

Mykorhizní houby



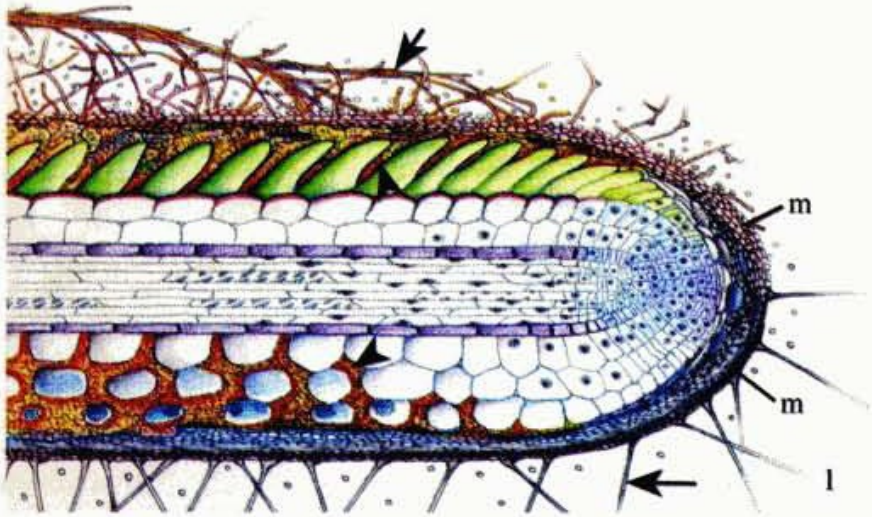
Obr. 46 Charakteristický průběh životního cyklu u stopkovýtrusých hub. Klíčící bazidiospory dají vznik jednojaderným primárním myceliím, která brzy splývají (probíhá plazmogamie) a vytvářejí dvoujaderné sekundární mycelium, které žije v mykorhizní symbióze. Po vzniku plodnice se ve specializované struktuře, tzv. výtrusorodém roušku (hymeniu), vytvářejí bazidie, v nichž dochází ke splynutí jader (karyogamii) a pohlavnímu procesu (rekombinaci genetických vlastností obou jader). Výsledkem pohlavního procesu jsou bazidiospory.

Mykorhizní houby



Obr. 47 Charakteristický průběh životního cyklu u vřeckovýtrusých hub. Klíčící askospory dají vznik jednojaderným primárním myceliím, která žijí v mykorhizní symbióze. Při vytváření plodnice dojde k plazmogamii (splynutí cytoplazmy) dvou odlišně pohlavně laděných mycelií a vzniknou dvoujaderné askogenní hyfy. Na askogenních hyfách se tvoří vřecka, v nichž proběhne karyogamie (splynutí jader) a pohlavní proces (rekombinace genetických vlastností). Výsledkem pohlavního procesu jsou opět askospory. Tímto způsobem pravděpodobně probíhá životní cyklus například u druhu *Terfezia arenaria*.

Mykorhizní struktury



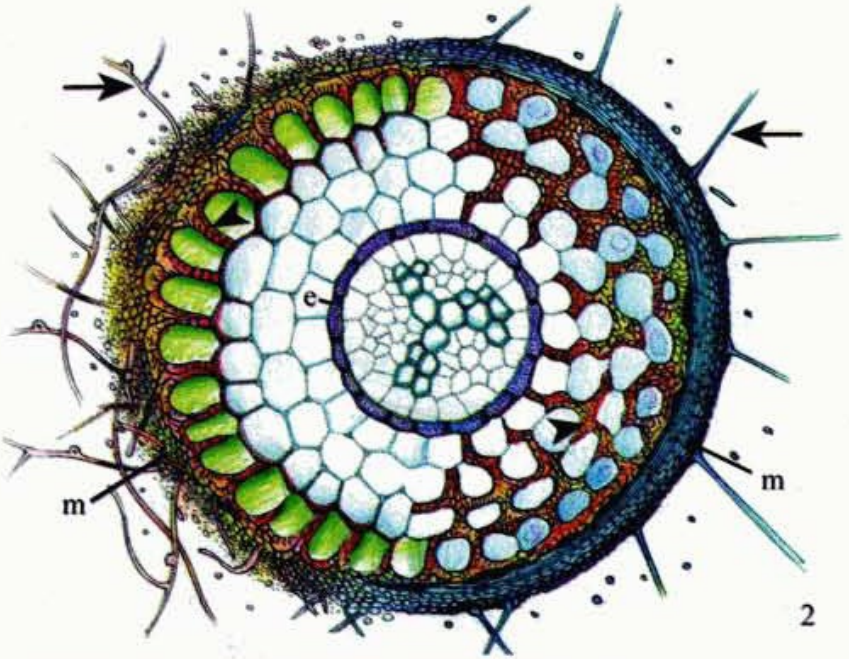


Figure 1. Diagram of ectomycorrhiza in longitudinal section illustrating the major features that occur in angiosperms (top half) and conifers (bottom half). Both have a mantle (m), Hartig net (arrowheads), and extraradical mycelium (arrows). The main difference between these two systems is that the Hartig net in angiosperms is usually confined to the epidermis whereas in conifers it forms around both epidermal and cortical cells.

Figure 2. Diagram of ectomycorrhiza in transverse section illustrating the features of angiosperms (left portion) and conifers (right portion). Extraradical mycelium (arrows), mantle (m), and Hartig net (arrowheads) are indicated. In conifers, Hartig net hyphae are blocked from entering the vascular cylinder by the endodermis (e).

- Houbový plášť
  - komunikace s půdním prostředím
  - některá druhy EKM hub: hydrofobin
- Hartigova síť
  - ep (Angiospermae; přítomnost exodermis blokuje prorůstání hyf), resp. ep+co (Pinopsida)
  - považována za hlavní místo látkové výměny mezi hostitelem a symbiontem
  - ERM, rhizomorfy

Figures 23–31. Examples of morphological features of ectomycorrhizas, either collected from the field or synthesized in the laboratory or greenhouse.

Figure 23. Cluster of simple to monopodial-pinnate *Truncocolumella citrina-Pseudotsuga menziesii* mycorrhizas. From Massicotte et al. New Phytol. **126**: 677-690. (1994)

Figure 24. A dense cluster of monopodial-pinnate to monopodial-pyramidal *Rhizopogon flavofibrillosus-Pseudotsuga menziesii* mycorrhizal root tips.

Figure 25. A multiple dichotomous system of *Thelephora terrestris-Pinus ponderosa* root tips.

Figure 26. A dense cluster of *Fagus grandifolia* roots associated with an unknown fungal species.

Figure 27. An unknown rhizomorphic dichotomous morphotype on *Pinus ponderosa*.

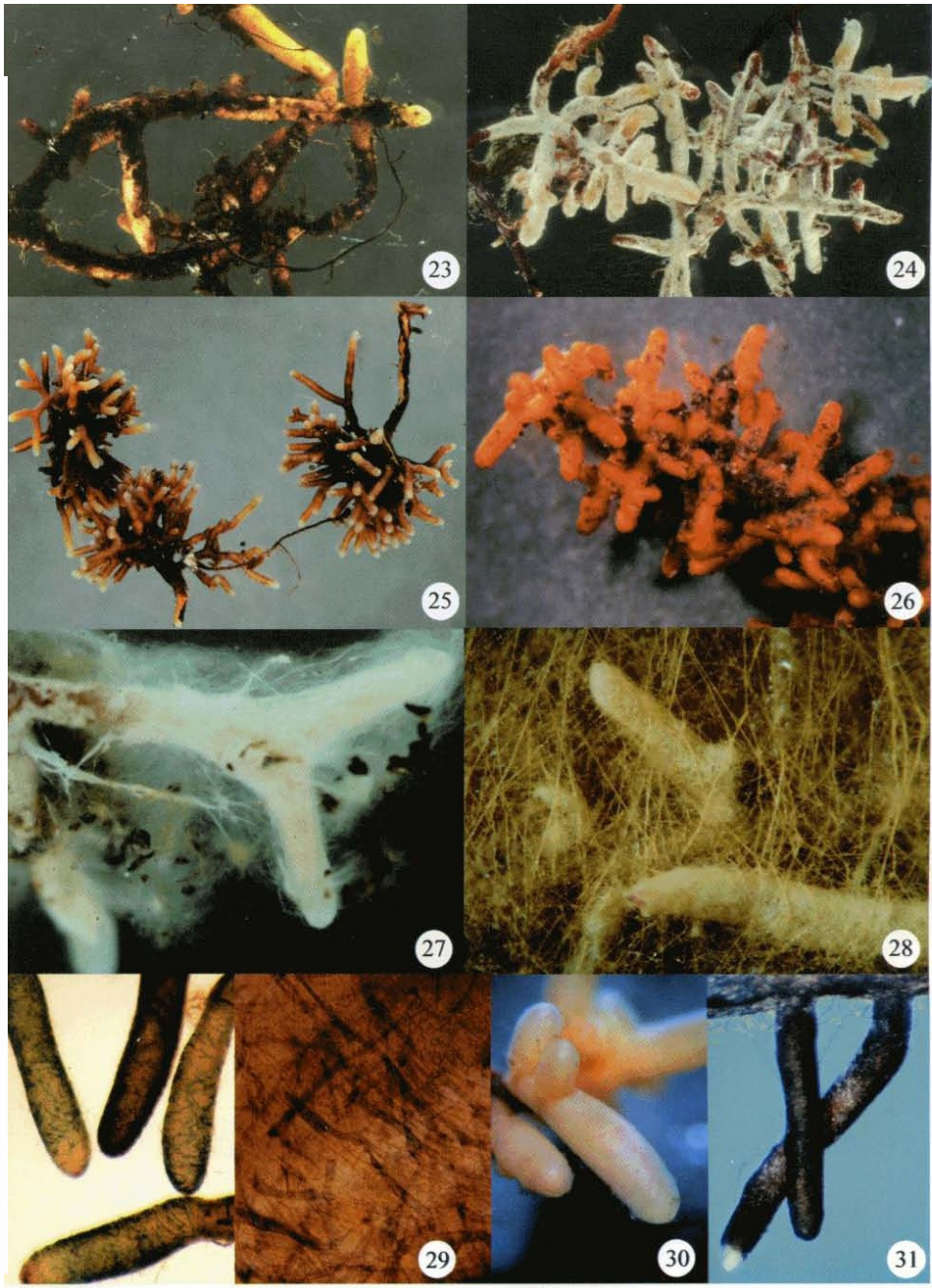
Figure 28. Young, simple to monopodial-pinnate roots of *Paxillus involutus-Alnus glutinosa*.

Figure 29. *Alpova diplophloeus-Alnus rubra* mycorrhizas: morphotype showing simple mycorrhizal root tips (left) and mantle preparation (right) with blue-staining laticifers.

Figure 30. A monopodial-pinnate cluster of mycorrhizas with smooth mantle surface. *Fagus grandifolia* morphotype and an unknown fungal species.

Figure 31. *Tomentella*-like morphotype on *Picea glauca × engelmannii* (hybrid spruce) showing two simple mycorrhizal root tips. (Photo courtesy of L. Tackaberry).

Figures 26 and 30 from Herr and Peterson. Botanica Acta, **109**: 64-71. (1996)



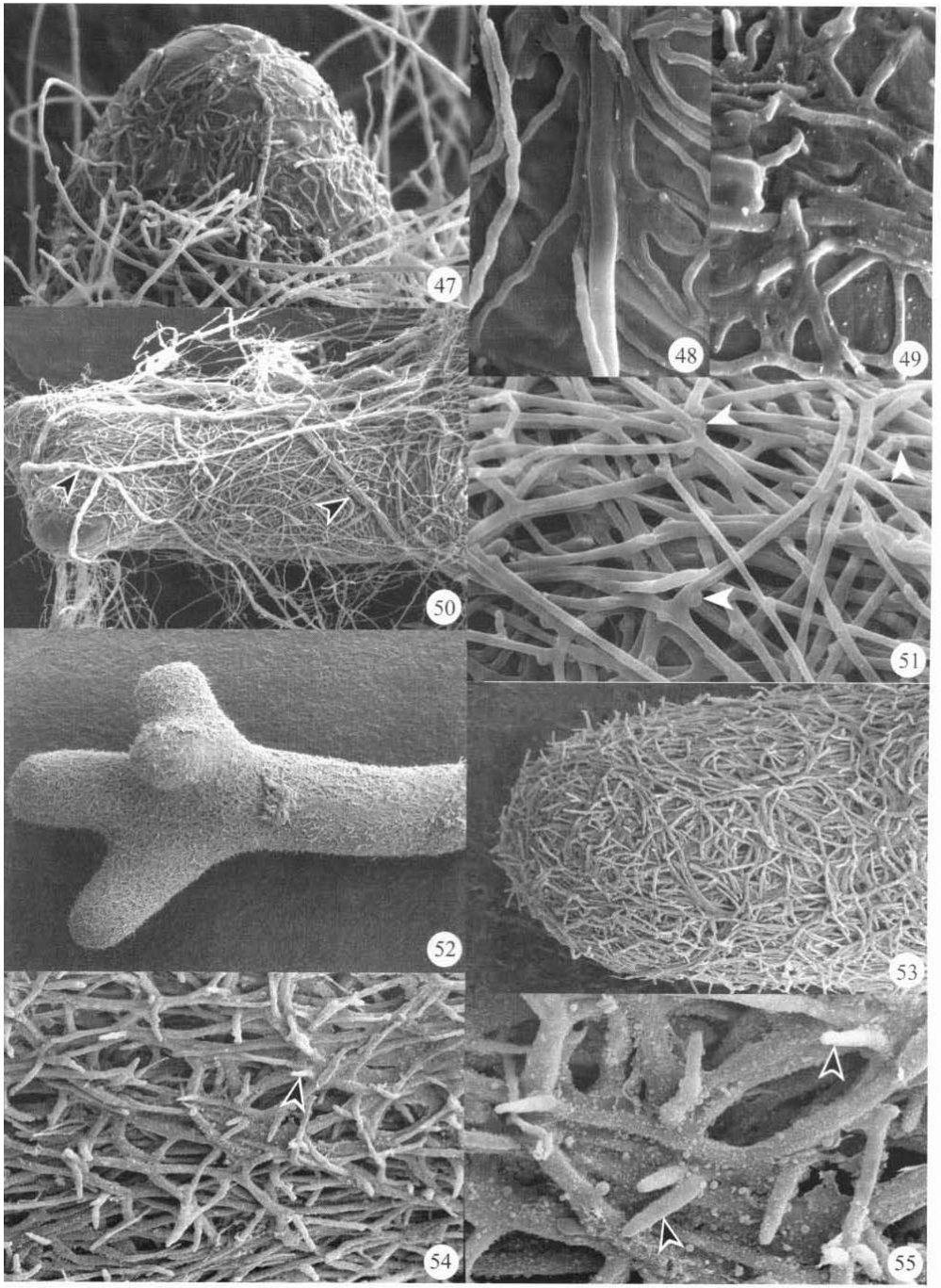
Figures 47–49. Mantle formation on short roots of *Pinus resinosa* colonized by *Cenococcum geophilum*.

Figure 50. Dichotomizing root tip of *Pinus resinosa* colonized by *Pisolithus tinctorius*. Several rhizomorphs (arrowheads) are evident.

Figure 51. Loose mantle of *Eucalyptus pilularis-Pisolithus tinctorius* ectomycorrhiza. Clamp connections (arrowheads) are visible.

Figures 52–55. Mantle of *Pinus ponderosa-Rhizopogon subcaerulescens* ectomycorrhiza viewed at increasing magnification. Numerous peg-like cystidia (arrowheads) occur in the outer mantle. From Massicotte et al. New Phytol. **142:** 355–370 (1999).

All figures are scanning electron micrographs.



Figures 63–66. Sections of angiosperm ectomycorrhizas.

Figure 63. Longitudinal section of *Alnus crispa-Alpova diplophloeus* ectomycorrhiza showing the root meristem (*), the mantle (m), and paraepidermal Hartig net (arrowheads).

Figure 64. Transverse section of *Eucalyptus pilularis-Pisolithus tinctorius* ectomycorrhiza with a mantle (m) and paraepidermal Hartig net (arrowheads).

Figures 65, 66. *Alnus crispa-Alpova diplophloeus* ectomycorrhizas in longitudinal section (Figure 65) and paradermal section (Figure 66) showing the paraepidermal Hartig net (arrowheads).

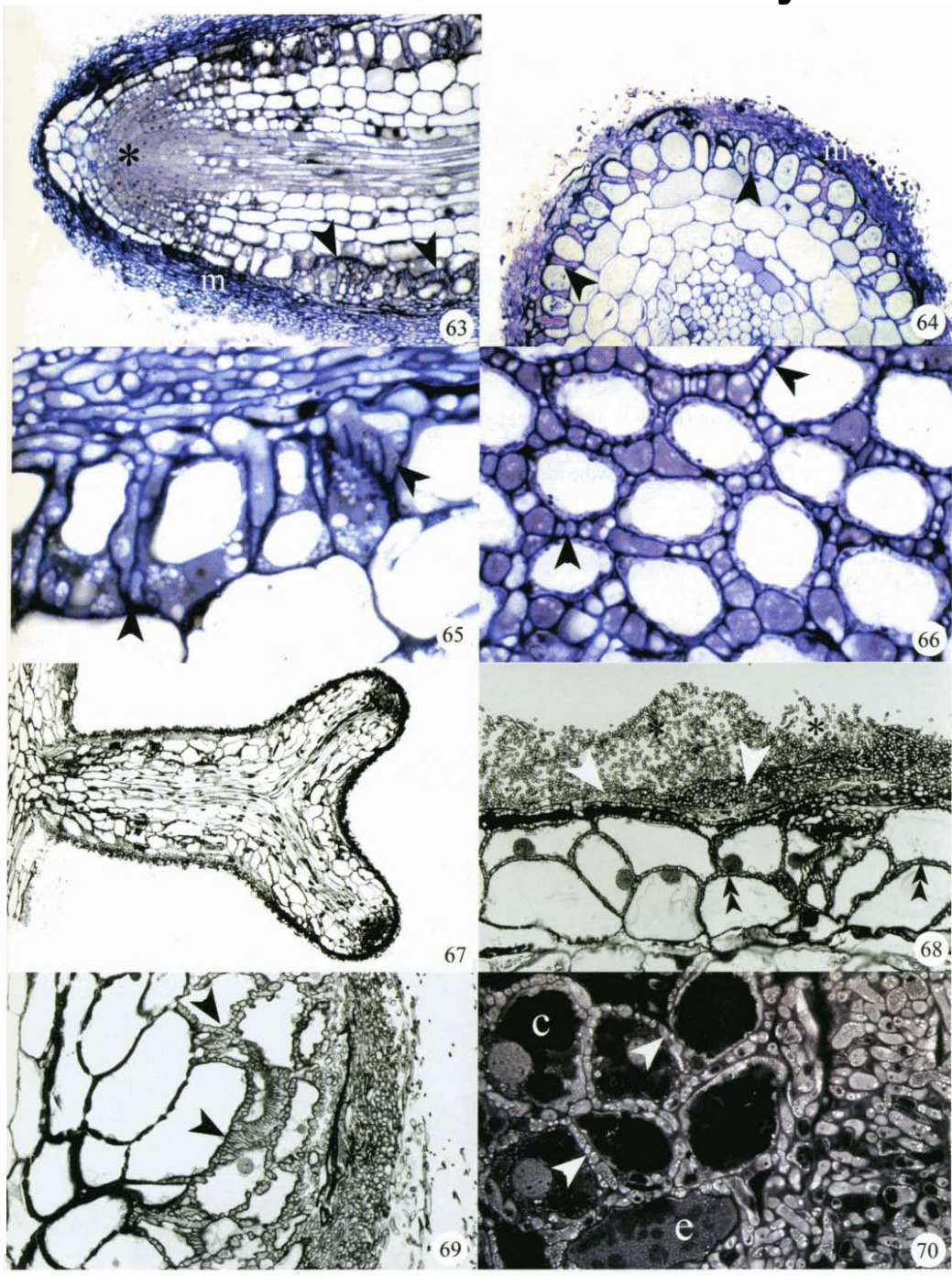
Figures. 67–69. *Pinus resinosa-Piloderma bicolor* ectomycorrhizas.

Figure 67. Dichotomy of root apex. The mantle covers the entire dichotomous root. From Massicotte et al. *Am. J. Bot.* **76**: 1654-1667. (1989)

Figure 68. Loose outer mantle (*), compact inner mantle (arrowheads) and Hartig net hyphae (double arrowheads).

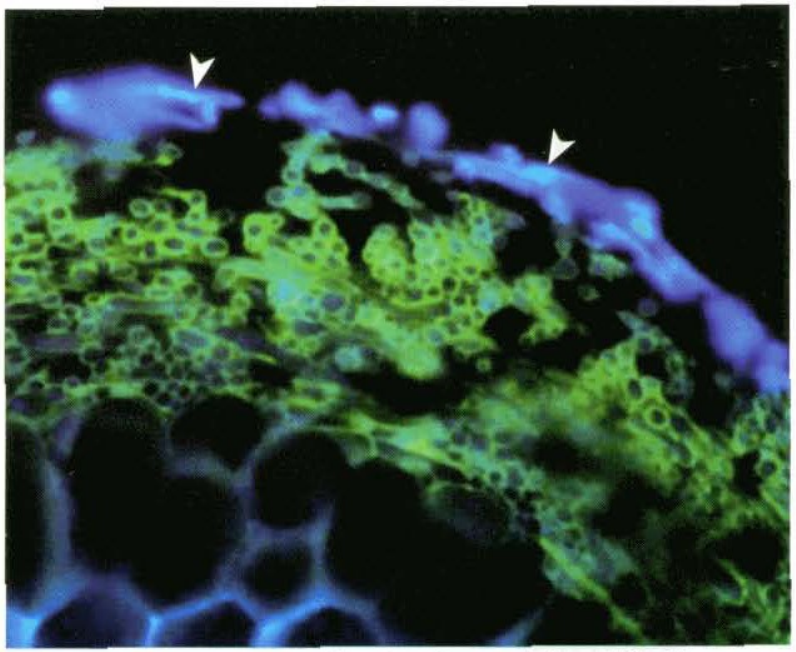
Figure 69. Glancing section of Hartig net showing labyrinthine branching (arrowheads).

Figure 70. Transverse section of *Pseudotsuga menziesii-Rhizopogon* sp. ectomycorrhiza stained with sulforhodamine G and viewed with confocal laser scanning microscopy. Hartig net hyphae (arrowheads) are present around epidermal (e) and cortical (c) cells.



Box 2: Are water and nutrients able to pass through the mantle?

The fungal mantle forms the interface between the root and the soil and could potentially play a role in absorption of water and nutrients. However, there is some debate as to whether water and mineral nutrients can pass through the mantle apoplastically (i.e., through the interhyphal spaces and hyphal cell walls without crossing the fungal plasma membranes). Some mantles appear to be impermeable to fluorescent probes (Vesk et al. 2000) while others are not (Behrmann and Heyser 1992); this is perhaps not surprising considering the diversity of mantle types that comprise the numerous plant/fungus combinations. Lanthanum, a tracer that is transported apoplastically and that may be a good indicator of ion movement, does penetrate the mantle and is only blocked by Casparian bands or suberin lamellae of exodermal and endodermal cells (Vesk et al. 2000; Behrmann and Heyser 1992). An understanding of the permeability of the mantle is important when considering the function of this component of an ectomycorrhiza. One must also remember that most of the ions being transported to the root by ectomycorrhizal fungi are taken up by the extraradical mycelium at some distance from the mantle surface and must be transported to the mantle and subsequently to the Hartig net hyphae before they can be taken up by the root cells.



Eucalyptus pilularis-Pisolithus tinctorius ectomycorrhiza showing restriction of the fluorescent probe, PTS, to the outer mantle (arrowheads). From Vesk et al. New Phytol. **145**: 333–346 (2000).