



EKOLOGIE A VÝZNAM HUB

(místy se zvláštním zřetelem k makromycetům)

- Houby a jejich prostředí • Životní strategie a vzájemné působení hub
- Ekologické skupiny hub, saprofytismus (terestrické houby, detrit a opad, dřevo aj. substráty) • **Symbiotické vztahy hub** (ektomykorhiza, endomykorhiza, endofytismus, lichenismus, bakterie, vztahy se živočichy) • Parazitismus (parazitické živočichů a hub, fytopatogenní houby, typy parazitických vztahů)
 - Houby různých biotopů (jehličnaté, lužní, listnaté lesy, nelesní stanoviště, společenstva hub) • Šíření a rozšíření hub • Ohrožení a ochrana hub

SYMBIOTICKÉ VZTAHY HUB

Vztah různých organismů je obecně označován jako symbióza – je-li oboustranně prospěšná, označuje se jako mutualistická; pokud jeden organismus profituje na úkor druhého, hovoříme již o parazitismu (tento koncept pochází již od de Baryho z 19. století).

Pro zjednodušení je dále pod pojmem "symbióza" míněna symbióza mutualistická. Základními mutualistickými typy symbiózy jsou u hub mykorhiza a lichenismus; komplikovanou problematiku představují symbiotické vztahy se živočichy.

MYKORHIZNÍ VZTAHY

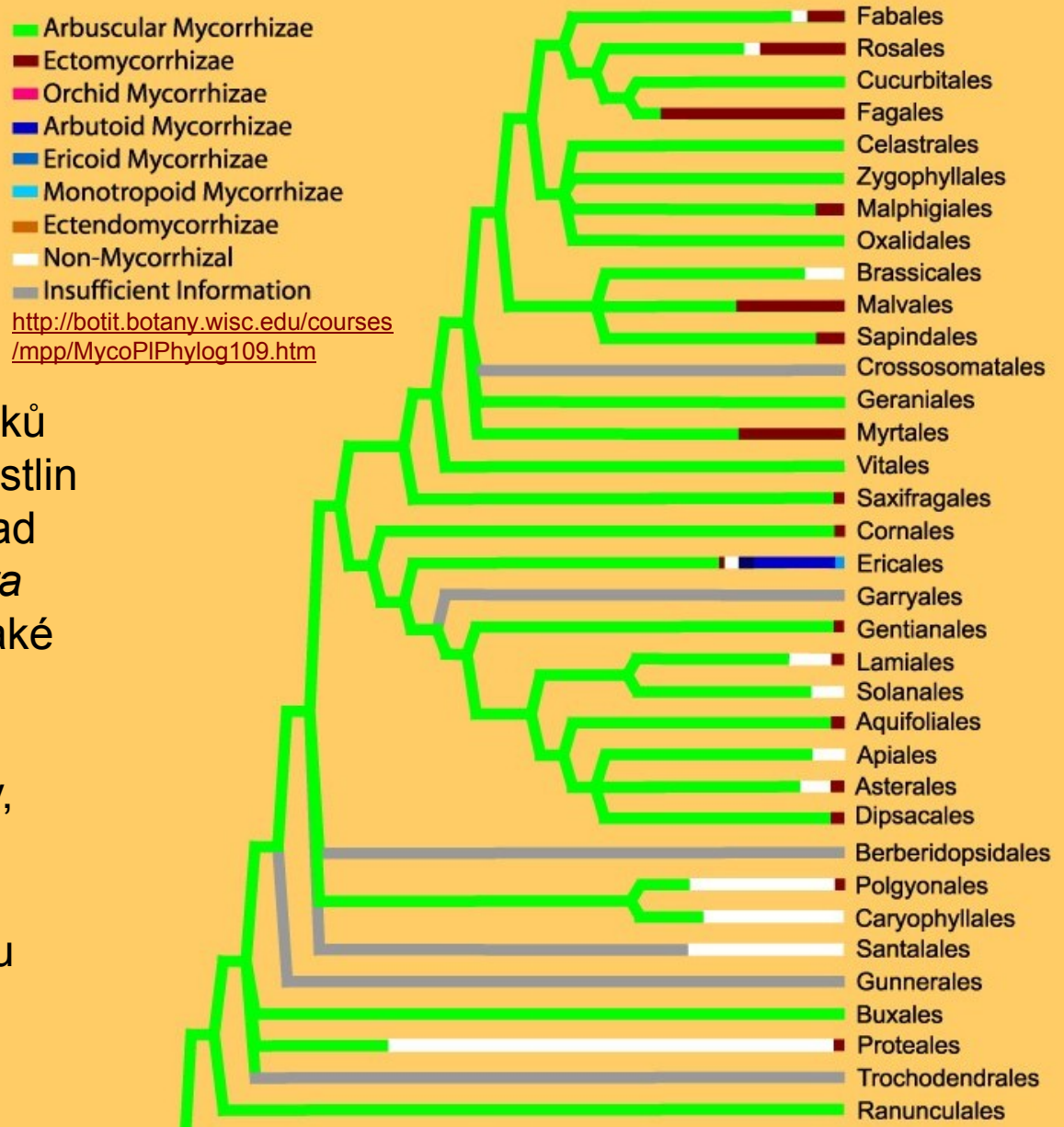
Mykorhiza představuje vztah houby a rostliny, tedy **mykobionta** a **fytoionta** (neplést s podobně znějícími pojmy fotobiont a fykobiont u lichenismu!).

Na úvod je vhodné ujasnit si základní pojmy:

- **mykorhiza** – funkční symbióza houby s rostlinou (sensu lato); morfologicky je takto označováno i místo, kde dochází k výměně látek;
- **mykorhizní** – výraz označující houby, schopné tvořit mutualistické symbiózy s rostlinami;
- **mykotrofní** – výraz pro rostliny, schopné tvořit funkční mutualistické spojení s myceliem; mykotrofii lze kvantifikovat (více–méně);
- aby se nepletlo: mykofágní jsou pro změnu organismy žeroucí houby.

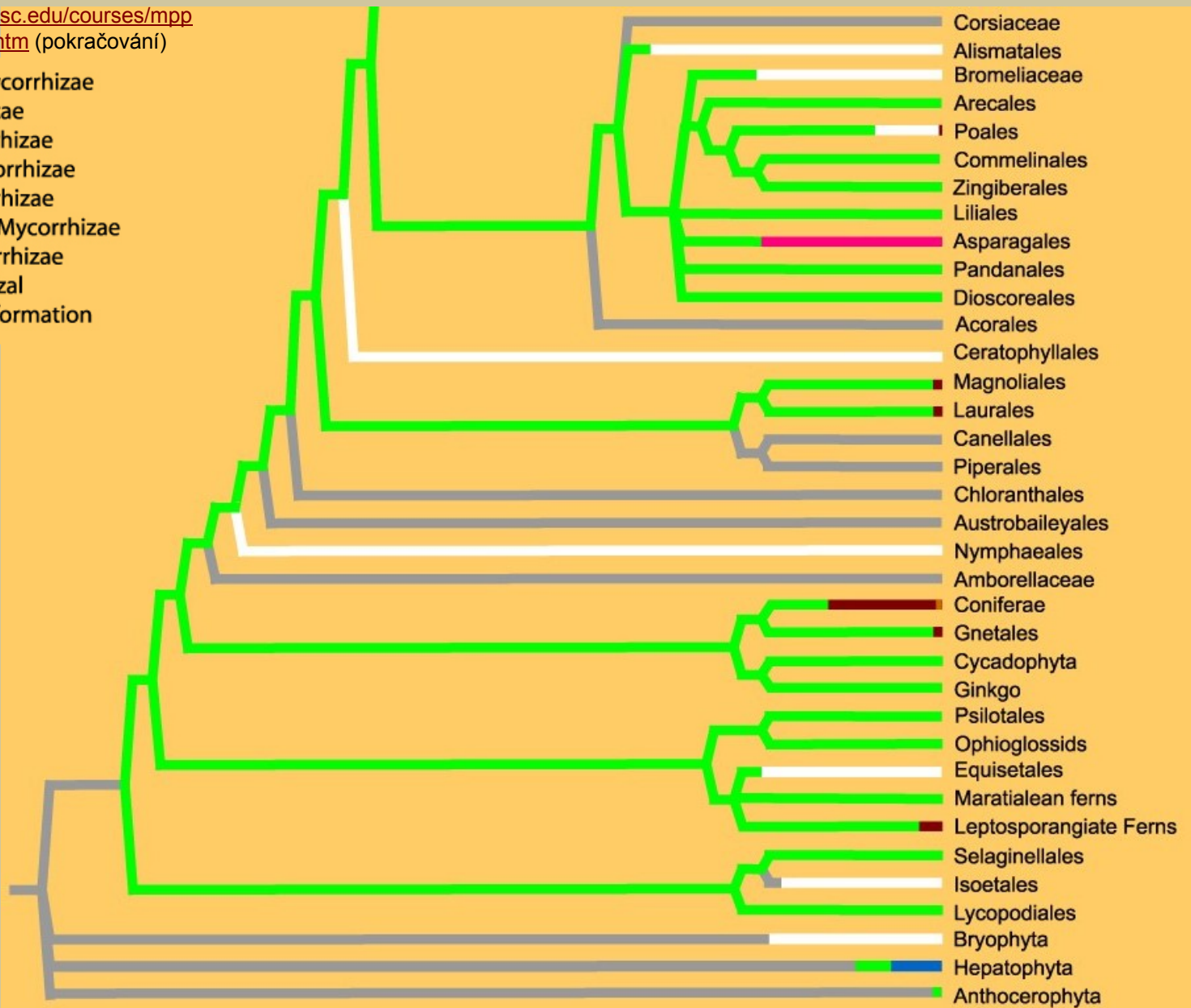
Poznámka: dobrý výukový materiál o mykorhizách je k mání [zde](#) (v PDF), na konci s odkazy na další "mykorhizní stránky" (doporučuji!).

Podle současných poznatků tvoří mykorhizu většina rostlin (nejen cévnatých, například nezelenou játrovku *Aneura (Cryptothallus) mirabilis* také vyživuje mykorhiza), nemá ji jen asi 5 % druhů (vodní a mokřadní rostliny, též některé ruderální /např. *Brassicaceae*/ – na přiloženém schématu můžete vidět zastoupení různých typů mykorhiz u vyšších rostlin).



<http://botit.botany.wisc.edu/courses/mpp/MycoPIPhylog109.htm> (pokračování)

- Arbuscular Mycorrhizae
- Ectomycorrhizae
- Orchid Mycorrhizae
- Arbutoid Mycorrhizae
- Ericoid Mycorrhizae
- Monotropoid Mycorrhizae
- Ectendomycorrhizae
- Non-Mycorrhizal
- Insufficient Information



Pro úplnost zmiňme, že houby samozřejmě nejsou jedinými symbionty kořenů rostlin – známé jsou "hlízkové bakterie" (*Rhizobium*) nebo aktinomyceity (*Frankia*) tvořící na kořenech nádorovité hálky, tzv. aktinorhizy; možná je i "spolupráce" těchto organismů, např. když na kořenových hlízkách bakterie nadlepšuje rostlině výživu dusíkem a mykorrhizní *Glomus* fosforem.

Poprvé došlo k vytvoření mykorrhizního vztahu v ordoviku nebo siluru (viz též kapitolu o původu hub), kdy rostliny opustily vodu a rhizomy s rhizoidy sloužily pouze k uchycení v půdě a potenciálně čerpání vody; značným limitujícím faktorem byla pro rostliny dostupnost fosforu. Prvotní mykobionti byli pravděpodobně parazité, kteří sami trpěli nedostatkem fosforu => začali transportovat fosfor z okolní půdy a část fosforu byla následně přenášena i do rostliny.

- **Přínos rostliny:** energetické zdroje a organické živiny (v první řadě sacharidy, resp. obecně sloučeniny uhlíku, též některé vitamíny) – houba tak má stabilní přísun živin v půdě, která je (s výjimkou organických zbytků v povrchové vrstvě) v zásadě oligotrofním prostředí (značná kompetiční výhoda oproti saprotrofním druhům).

Rostlina může dát houbě až 30 % své produkce asimilátů, ale pořád je to výhodné oproti "nákladům" na tvorbu srovnatelné plochy kořenů.

Též výměšky (exudáty nebo exsudáty) kořenů mohou příznivě ovlivňovat růst houby; jeví se že rostliny jsou schopné rozpoznat "své" mykorrhizní houby a produkovat látky podporující tvorbu a růst jejich hyf.

• **Přínos houby:** přísun vody a minerálních látek (zejména nahrazuje-li kořenové vlásky) => více živin pro rostlinu => větší rychlost fotosyntézy => vyšší produkce uhlíkatých látek, která naopak pomáhá houbě.

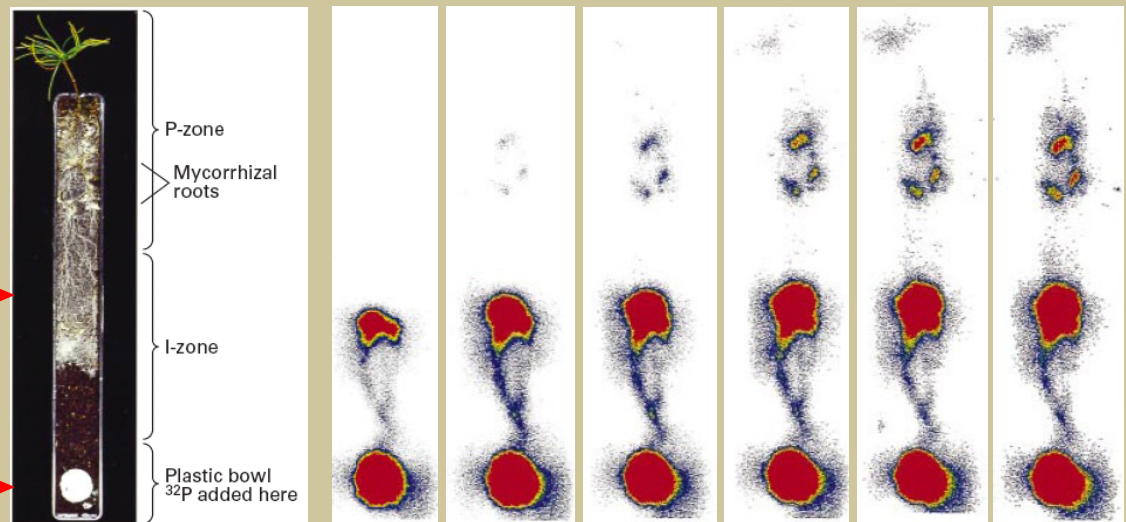
Nejvýznamnějším přínosem houby je zásobování fosforem (fosfatázou rozloží fosfáty => z nerozpustných sloučenin uvolní a rostlině předává fosfor) a dusíkem (obdobně proteinázy, rozklad proteinů a aminokyselin => NH_4^+) => rychlejší růst nebo vývoj semenáčků rostlin kolonizovaných houbou. Vylepšení výživy fosforem napomáhají zejména endomykorhizní houby, u jiných typů jde především o dusík; výrazněji se tento přínos uplatní v půdách chudých na P anebo N než v půdách bohatých. (Již ve dvacátých letech 20. století Melin pokusně dokázal, že napojení mykorhizní houby vylepšuje borovici výživu dusíkem, který houba poskytuje výměnou za asimiláty a je následně zabudováván do bílkovin stromu.)

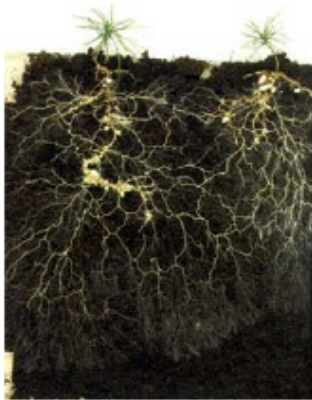
Význam translokace živin na příkladu fosforu „cestujícího“ mezi saprotrofní *Hypholoma fasciculare*, mykorhizní *Suillus variegatus* a semenáčkem *Pinus sylvestris*.

Suillus variegatus →

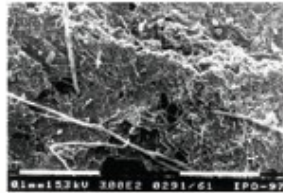
Zdroj: Lindahl et al. 1999;
převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_4.ppt

Hypholoma fasciculare →



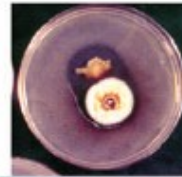


Extraradical mycelium provides increased surface area for nutrient uptake, bridges nutrient depletion zones.



Ectomycorrhizal fungal hyphae colonising microsites in a rock surface

Jongmans et al. 1997. Nature 389:662-663

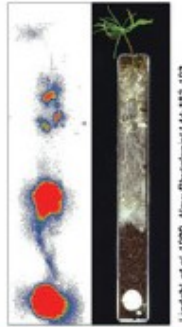


Solubilisation of tri-calcium phosphate by ectomycorrhizal fungus and associated bacteria

organic acids, siderophores and other chelating agents

Mobilisation of N & P from organic polymers from microbial biomass, micro- & meso-fauna and plant litter intervention in microbial mobilisation-immobilisation cycles

degradative enzymes, antibiotics & other chemically antagonistic compounds



Electronic autoradiography showing transfer of P from saprotrophic mycelium to a pine plant via an ectomycorrhizal fungus

Ludshil et al. 1998. New Phytologist 144: 183-193

Penetration of microsites

mineral nutrients

weathering & solubilisation of minerals

organic nutrients

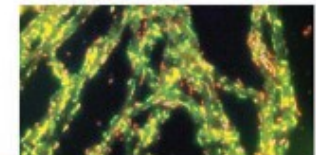
Synergistic, competitive or antagonistic interactions associative N fixation exudation of organic compounds at hyphal tips

Possible effects of mycorrhizal symbiosis

interactions with other organisms

H⁺
Al³⁺
mediation of stress

Increased drought tolerance capture and restricted leaching of base cations in acidified soils chelation of toxic heavy metals and aluminium



Vital (green) & non-vital (red) bacteria associated with the mycelium of an ectomycorrhizal fungus

carbon cycling

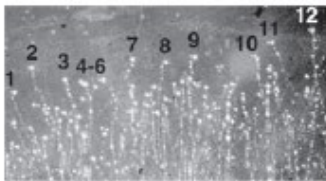
effects on plant communities

Ca²⁺
organic acids, siderophores and other chelating agents

Flow of current assimilate drives soil respiration selective exploitation of soil heterogeneity effects on stability of soil aggregates (glomalin production)

carbon turnover and supply to soil aggregates and microbial populations

Mg²⁺
K²⁺



Exudation of liquid drops at hyphal tips of *Suillus bovinus*. The droplets are rich in oxalic acid

Zdroj: Finlay 2008; převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_8.ppt



The AM mycorrhizal glycoprotein glomalin, covering AM spores and hyphae, is revealed by a green dye tagged to an antibody against glomalin.

Effects on floristic diversity & productivity carbon transfer to myco-heterotrophic plants



© Jim Stueck @ USDA-NRCS PLANTS Database

Síť hyf může dosahovat daleko od kořene (u endomykorhizních hub až 10 cm, u ektomykorhizních i více) a z celého tohoto prostoru může houba čerpat látky – to má význam zejména v suchých půdách, kde nemohou látky difundovat půdní vodou a přenos houbou tak "přemostí" chybějící spojení mezi zdrojem živin a kořenem.

Kromě zlepšení přísunu vody (tím i vyšší odolnosti vůči suchu) a transportu živin mohou mykorhizní houby též zvyšovat odolnost k těžkým kovům (viz zmínky u ektomykorhizy a erikoidní mykorhizy, ale obdobně se uplatňují i arbuskulární typy), rezistenci proti některým patogenům nebo ochranu proti kořenovým parazitům (hyfový plášť ektomykorhizních druhů).

Závislost na mykorhizní výživě může být různá u různých rostlin – růst některých druhů je striktně závislý na dodávkách živin od mykorhizního partnera, zatímco jiné druhy mohou být ve spojení s houbou pouze příležitostně (fakultativně) mykorhizní; obdobně i mezi houbami jsou obligátně (druhy rodů *Amanita*, *Boletus*) nebo fakultativně mykorhizní (*Laccaria*, *Xerocomus*).

Naopak v případě nemykorhizních rostlin může náhodná kolonizace houbou vést ke zpomalení růstu nebo i k odumření semenáčků (houba jim "krade" asimiláty).

Auxiny – růstové hormony produkované houbou – stimulují proudění monosacharidů z listů do kořenů (kde jsou zas houbou absorbovány).

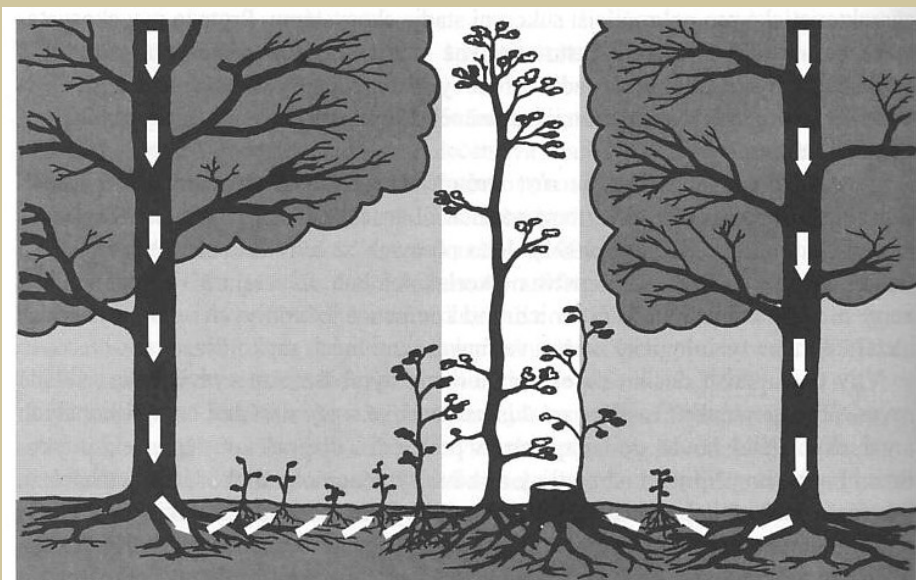
Pletivo houby na povrchu kořen mechanicky chrání a může i působit antibioticky.

Mycelium obvykle propojuje více jedinců rostlin => vzniká komplexní systém kořen-mycelium-kořen, umožňující transport vody a organických i anorganických látek a jejich rovnoměrnou distribuci v celém systému (např. přenos uhlíku od rostlinného "dárce" k "příjemci" pomáhá vyrůst semenáčkům, které měly tu smůlu, že se uchytily v zastíněném místě; o nezelených rostlinách /viz *Monotropal* nemluvě).

V bezprostřední blízkosti kořenů (0,5–5 mm, vrstvička označovaná jako **rhizosféra**) můžeme mluvit o tzv. **rhizosférním efektu** – je zde proti okolní

půdě zřetelně více hub (až 10x víc, především mykorrhizních, můžeme pak hovořit o mykorrhizosféře), bakterií (velmi různé – až 100x víc, ale může jich být i méně, pokud houby vyčerpají dostupný uhlík z kořenů a jejich exudátů) a aktinomycetů, které spolu s kořeny ovlivňují půdní vlhkost, provzdušnění nebo pH.

Jde zároveň o oblast bohatou na živiny – jak z výměšků živých kořenů, tak z odumřelých částí kořenového systému. Rhizosférní houby sice spotřebovávají organický uhlík, ale jejich aktivitou jsou organické látky rozloženy ...



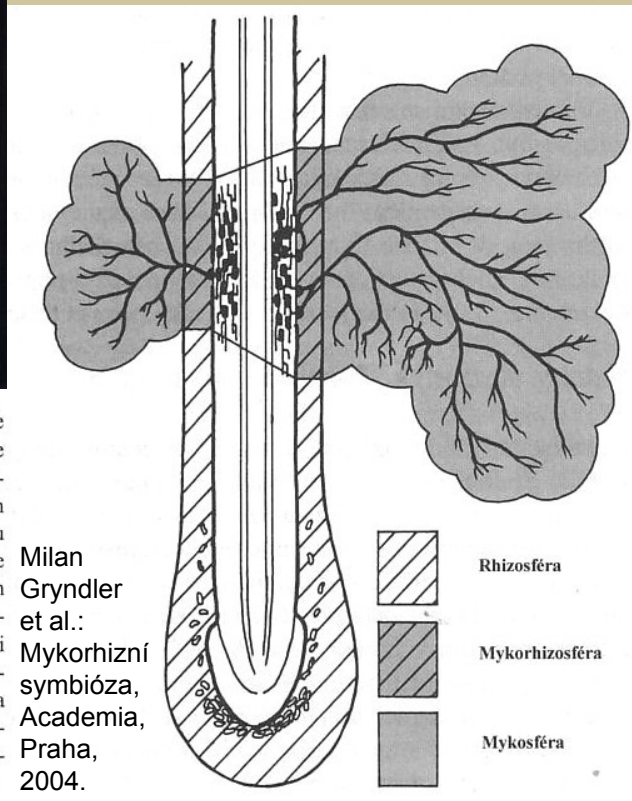
Obr. 55 Efekt chůvy (nurse effect). Pod stromovými porosty zastiňujícími povrch půdy žije i přes nedostatek světla značné množství semenáčků, jejichž kořeny jsou prostřednictvím mycelia mykorrhizních hub propojeny s kořeny vzrostlých stromů. Tím mají semenáčky možnost pro svou výživu částečně využívat 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. Milan Gryndler et al.: Mykorrhizní symbióza, Academia, Praha, 2004.



Vizualizace rhizosféry kořenů různých druhů

Obr. 57 Prostor v půdě, který je pod přímým vlivem kořene, se nazývá rhizosféra. Obsahuje velmi mnoho bakterií. Je-li kořen kolonizován mykorhizní houbou (tj. jde-li o mykorhizu), pak se prostor pod jeho přímým vlivem nazývá mykorhizosféra. Mykorhizosféra má podobné vlastnosti jako rhizosféra, liší se od ní poněkud složením společenstva mikroorganismů. Prostor, do něhož zasahuje mycelium mykorhizní houby, se nazývá mykosféra.

Milan Gryndler et al.:
Mykorhizní symbióza, Academia, Praha, 2004.



... a dochází tak

k uvolnění živin pro rostliny i dále od kořene (v dosahu hyf). Výměšky kořenů působí jako stimulanty růstu hub (které do té doby mohou být v půdě v "klidovém stadiu" a žít saprotrófně) => ty pak svými extracelulárními enzymy rozruší buněčné stěny kořínků. Takto mohou též být stimulovány k růstu populace mikroorganismů, které pak mohou působit

antagonisticky proti případným patogenům rostlin a poskytovat jim tak obdobnou obranu jako sama mykorhizní houba.

Naopak v případě označovaném jako mykostáze jsou houby v půdě přítomny, ale v podobě spor, které neklíčí – důvodem může být konkurence při nedostatku živin v hodně chudých půdách anebo právě produkce inhibičních látek kořeny či jinými organismy.

Mykorhizní houby představují převážně **"C" strategy** (žijí dlouho, pomalu se množí), kterým nevyhovuje příliš mnoho živin v substrátu (zejména vyšší obsah dusíku – přehnojení může vést k potlačení těchto hub a v důsledku pak i k oslabení ochrany rostlin proti jiným organismům). Ideální pro jejich výskyt je stanoviště s menším obsahem humusu v půdě, zejména s tenkou (nebo i chybějící) vrstvou surového nadložního humusu.

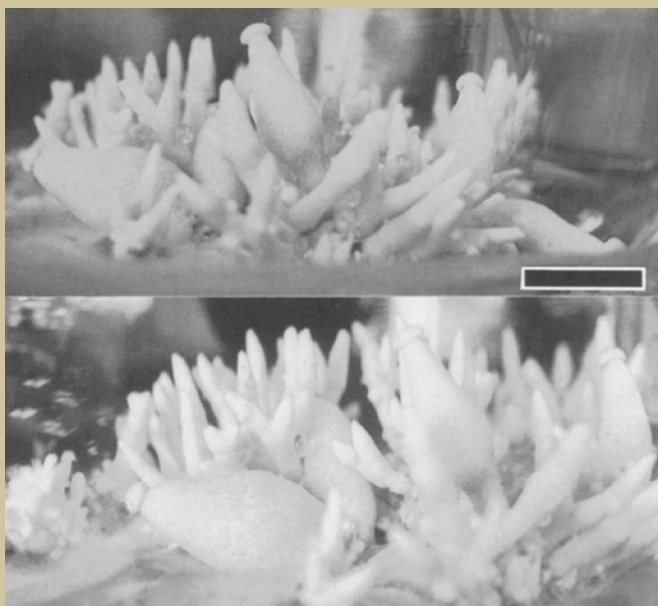
Podobně jako v případě saprotrofních hub, lze zaznamenat **kompetici** i mezi různými druhy mykorhizních symbiontů (jak pokud jde o přímou kolonizaci kořínků, tak o vyplnění prostoru mezi nimi) => jestliže konkurenceschopnější druhy obsadí prostor a "nepustí" tam jiné houby, může k obměně druhového spektra dojít až se změnou podmínek v rhizosféře (vlivem vnějšího zásahu nebo ontogenetického vývoje rostlinného partnera).

I ve společenstvech mykorhizních druhů tak probíhá určitá **sukcese** – druhy kolonizující kořínky mladých stromků, jiné tvořící mykorhizu se vzrostlými stromy a ještě jiné se starými stromy; vzhledem k délce života stromů je doba obměny těchto sukcesních stadií podstatně delší než v případě sukcese saprofytů (zejména terrestrických, ale i lignikolních).

Ačkoli často fruktifikují na místech zasažených drobnou lokální disturbancí (okraje cest, stěny příkopů, terénní nerovnosti s obnaženou půdou), obecně jsou mykorhizní houby dosti **náchylné k disturbanci**. Zde tkví zásadní problémy při plošném odlesnění (nebo obecně odstranění vegetačního krytu) => vymizí společenstva mykorhizních hub, které pak zase chybějí rostlinám při snaze o opětné vysazení - realizace jednoduchého receptu "vysadit rostliny spolu s mykorhizními partnery" je v praxi náročná a nákladná.

Mezi "R" strategy lze řadit některé endomykorhizní houby uplatňující se v kulturách plodin – náhlá sklizeň je silnou disturbancí, na kterou houby "jsou připraveny" tvorbou množství reprodukčních částic (až tisíce na mililitr půdy) => po dobu měsíců (v extrému až několika let) si udržují klíčivost (některé druhy rodů *Acaulospora* a *Glomus* mají endogenní dormanci) a "čekají" na vhodnou vlhkost a kontakt s rostlinným partnerem – může se třeba stát, že ve vlhku spora vyklíčí, ale bez rostliny houba uhynie, nicméně určité procento z nich se obvykle "uchytí".

S výše uvedeným souvisí i skutečnost, že nemykorhizní rostliny jsou zejména mezi ruderalními (r-strategy), obsazujícími často disturbovaná stanoviště, kde nejsou vhodné podmínky pro dlouhodobé udržení mykorhizních hub.



Boletus reticulatus na agaru tvoří jen základy plodnic. http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_8.ppt

Obtížná je kultivovatelnost mykorrhizních hub – řada z nich bez mykorrhizy vůbec neroste nebo roste pomaleji, případně netvoří plodnice; nabízí se úvaha o mírném parazitismu, každopádně je zde určitá závislost ve výživě houby na rostlině.

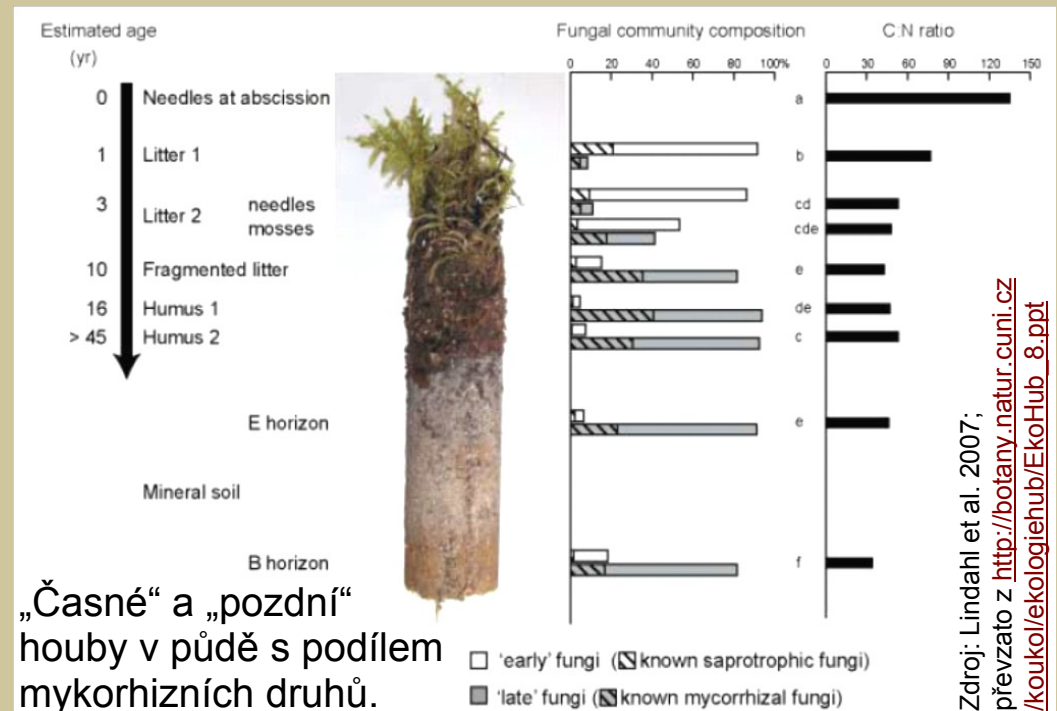
Fakultativně mykorrhizní druhy jsou schopny i saprotrofního života (*Tricholoma saponaceum*, *Paxillus involutus*, *Xerocomus subtomentosus*, zřejmě i *Boletus badius*; *václavky* /*Armillaria*/ mohou žít mykorrhizně, saprotrofně i paraziticky), zatímco obligátně mykorrhizní houby nepřežijí zánik symbiotického vztahu – zřejmě to obecně platí pro endomykorrhizní houby (kultivovatelné pouze v "kultuře" s hostitelskou rostlinou,

tedy v květináči nebo na agaru s tkáňovou kulturou modifikovaných kořenů), ale i pro většinu ektomykorrhizních hub (druhy rodů *Russula*, *Suillus* nebo *Leccinum*). Příčinou je omezená enzymatická výbava těchto hub, neprodukují celulózy nebo polyfenoloxidázy (enzymy potřebné k rozkladu ligninu).

Zatímco význam a funkce těžko kultivovatelných druhů jsou dodnes podhodnocovány, snadná izolace jiných druhů vedla před sto lety k mylným závěrům o mykorrhizním spojení (z kořenů *Pinus sylvestris* izoloval Möller /1908/ *Mucor ramannianus* a Peklo /1913/ druhy rodů *Penicillium* a *Cladosporium*).

Dnešní studium mykorhizních vztahů zahrnuje různé formy studia (od klasických k moderním):

- sběr plodnic je dobrý pro floristiku a odhady diverzity hub, ale ukazuje jen zlomek skutečné diverzity, některé druhy fruktifikují v cyklech, nemusí být jasné ke kterému druhu stromu plodnice patří (stále není známo, jak daleko od stromu může plodnice růst);
- morfologie kořenových špiček (atlas od Agerera, sestavovaný od 80. let) je udávána kombinací druhu houby a rostliny – pro některé kombinace je morfologie dobře rozeznatelná, často ovšem musíme vzít zavedením typu "piceirhiza bicolorata";
- izolace DNA ze špiček ukázala, že jeden strom tvoří mykorhizu současně s více druhy hub, že existuje sukcese podle stáří stromu, ale občas je izolován i saprotrof nebo parazit;
- izolace DNA z minerálních horizontů půdy – mykorhizní houby jsou i hlouběji v zemi, lze tak odhalit i zástupce skupin bez plodnic na povrchu.



EKTOMYKORHIZA

Mykorhitický kontakt probíhá mezi kořenem a myceliem – základní typy mykorrhiz jsou rozlišovány podle toho, zda mykobiont proniká do buněk rostliny nebo ne.

1. Mantle present.	
2. Without a Hartig net and without intracellular hyphae:	Perimycorrhiza
2* With a Hartig net.	
3. Without intracellular hyphae:	Ectomycorrhiza
3* With intracellular hyphae:	Ectendomycorrhiza
4. Intracellular hyphae not forming knots, bursting open:	monotropoid ectendomycorrhiza
4* Intracellular hyphae forming knots, not bursting open:	arbutoid ectendomycorrhiza
1* Mantle absent.	
5. Without a Hartig net; intracellular hyphae present:	Endomycorrhiza
6. Intracellular hyphae are completely digested. Orchids:	Orchid-endomycorrhiza
6* Hyphae are not digested. Ericales:	ericoid endomycorrhiza
6** With large vesicles and hyphal knots:	“VAM” = vesicular-arbuscular mycorrhiza
5* With a Hartig net:	«Aberrant Forms»
7. Intracellular hyphae absent:	«mantle-less ectomycorrhiza»
7* Intracellular hyphae present:	«mantle-less ectendomycorrhiza»

Heinz Clémenceon: Cytology and Plectology of the Hymenomycetes.
Bibliotheca Mycologica 199. J. Cramer, Berlin-Stuttgart, 2004.

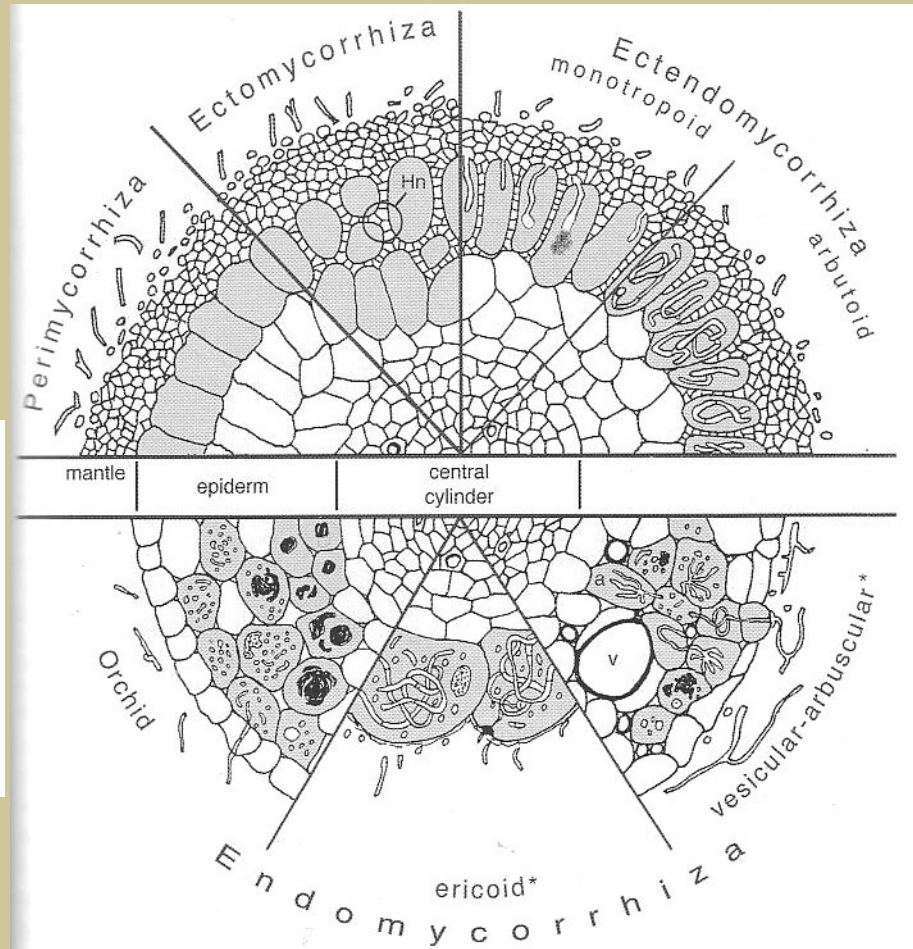
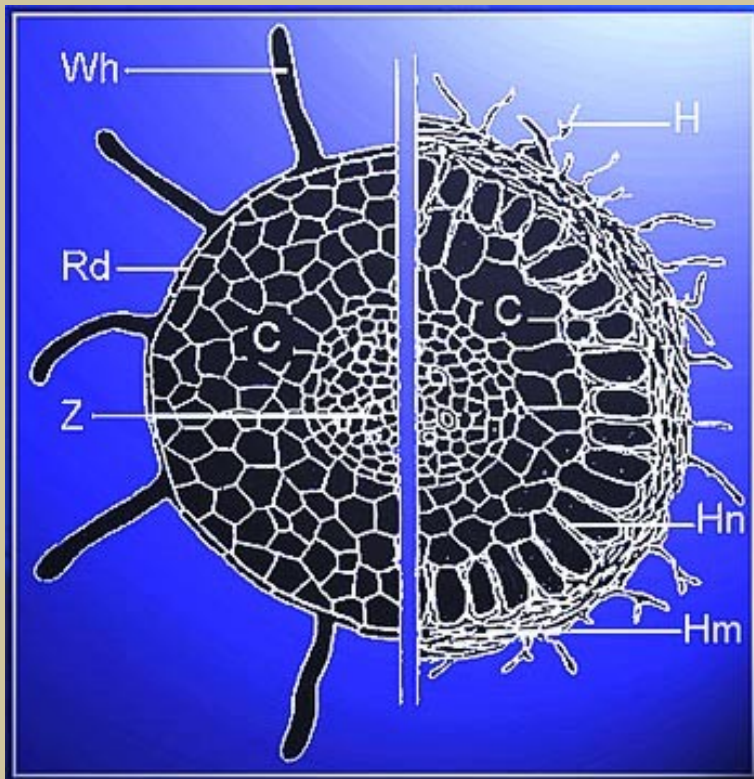


Figure 11.22: Diagrammatic comparison of mycorrhizal types; «aberrant forms» not shown. The physiologically active “exchange cells” are highlighted in grey. a: hyphal arbuscule; Hn: Hartig net; v: fungal vesicle. * not discussed in this book. – Based on Strullu 1985, strongly modified.

Nedochází-li ke vnikání houby do buněk rostliny, jde o **ektotrofní mykorrhizu**.

Ektomykorhiza je viditelná i makroskopicky – pseudoparenchymatické houbové pletivo tvoří "**punčošku**" na povrchu kořínků, která nahrazuje kořenové vlásky (může být i obojí, při povrchu půdy kořínky obalené houbou a hlouběji bez houby, ale s kořenovými vlásky – často je ale 100 % kořenového systému s mykorhizou a houba pak zcela odpovídá za transport vody a živin); největší aktivita hub bývá u vegetačního vrcholu kořene.



Nahoře kořen
s punčoškou
Boletus edulis,
dole
*Cenococcum
geophilum*.

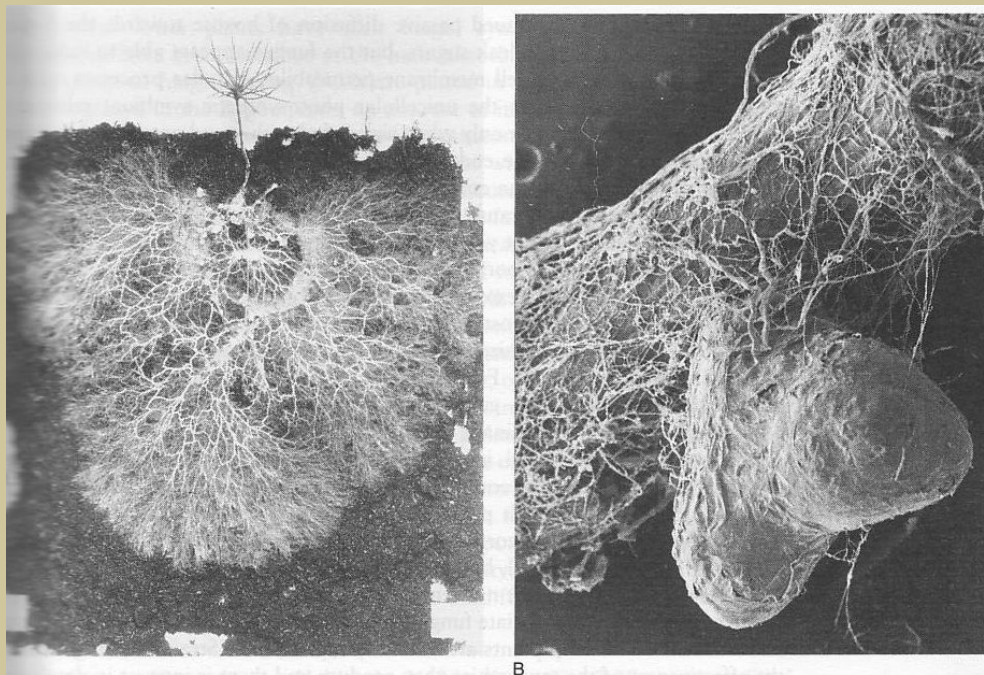
Foto Anna Lepšová,
[http://
botanika.bf.jcu.cz/
mykologie/galerie
/mycorhiza
/Boletusedulis.jpg](http://botanika.bf.jcu.cz/mykologie/galerie/mycorhiza/Boletusedulis.jpg)



Srovnání průřezu kořenem s ektomykorhizou (H – hyfy mycelia, Hm – punčoška, Hn – Hartigova síťka) a kořene bez mykorhizy, s kořenovými vlásky (Wh).

Houba může vytvářet i mohutný myceliální systém (extraradikální mycelium) výrazně přesahující kořenový systém symbionta (průměrně tvoří kolem 40 % váhy sušiny kořenů), zatímco rostlina tvoří zkrácené, tupě zakončené a někdy dichotomicky větvené kořeny.

Ektomykorhiza *Suillus bovinus* na semenáčku borovice. Vpravo SEM snímek hyf pokrývajících povrch kořene a prorůstajících slizovitým obalem základů postranních kořínků.



M. J. Carlile et S. C. Watkinson: The Fungi. Academic Press, London, 1994.

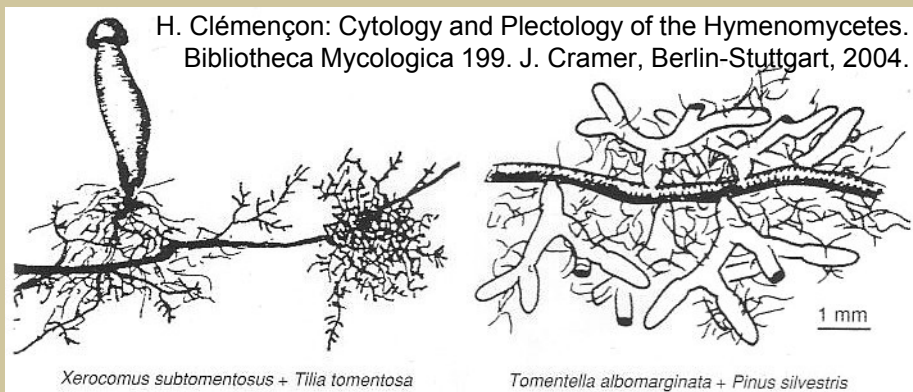


Figure 11.24: Examples of ectomycorrhizae. **Left:** The horizontal root axis of *Tilia tomentosa* produces numerous secondary roots with mycorrhizae. A basidiome attached to the system allowed the identification of the fungus. From Ceruti & Bussetti 1962. **Right:** The root axis of *Pinus silvestris* bears several dichotomously branched, brightly coloured mycorrhizae with numerous emanating hyphae. From Agerer 1996.



Některé ektomykorhizní houby zvyšují toleranci dřevin ke kyselým srážkám (v kyselém prostředí se uvolňují do půdy kovové prvky, od jistého množství toxické – houby do určité míry brání jejich pronikání do kořenů).

Obecně mykorhiza umožňuje vyšší adaptabilitu dřevin na extrémní podmínky => tato skutečnost je využívána při umělé mykorhizaci semenáčků při výsadbách v horských oblastech, při rekultivaci výsypek i jinde.

Mykorhizace kořenů může probíhat dvěma způsoby:

- je dílem stávajícího mycelia, které se rozrůstá vně "punčošky" a kolonizuje další část rostoucího kořene nebo i jiný kořen, ke kterému proroste půdou.

Kořenová špička obvykle "roste napřed" a rostoucí hyfy ji "dohání"; případně může ektomykorhiza narůstat v cyklických "skocích": po období dormance

(kdy je apikální meristém kořene izolován od hyf vrstvou metacutis) dochází k růstu – je-li dostatečně pomalý, narůstá "punčoška" souběžně s kořenem, kdežto při zrychleném růstu špička kořene protrhne punčošku a nastává situace "špička roste napřed" (kromě hyf z prodlužující se "punčošky" pak může být kolonizována i jinými hyfami z rhizosféry).

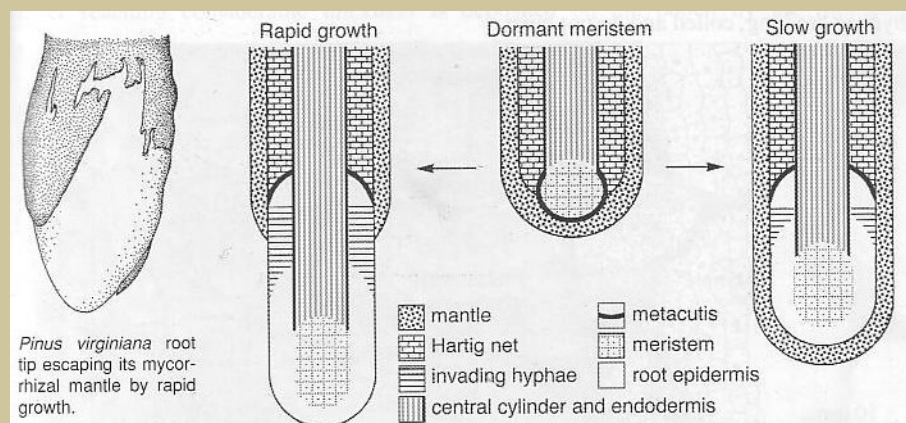
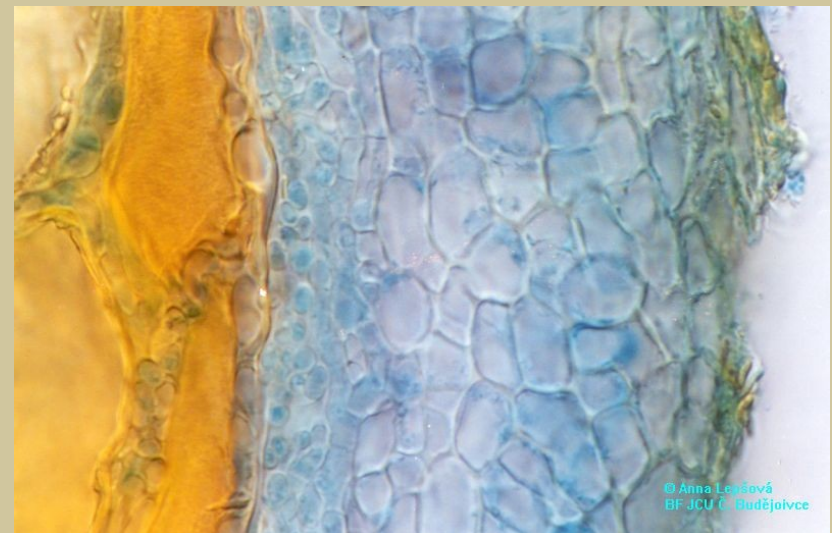


Figure 11.27: Accelerated root meristem activity leads from dormancy to rapid growth with the root apex escaping the mycorrhizal mantle; low meristem activity induces slow growth in approximate equilibrium with the growth of the mycorrhizal mantle. During dormancy, the meristem is protected from invading hyphae by the metacutis; during growth, the metacutis exposes the meristem. – Drawing from Kelley 1950; diagrams based on Kottke & Oberwinkler 1986. Clémenton 2004

- je dílem nových hyf vyklíčivších ze spor (podmínkou je obvykle vzájemné rozpoznání symbiotických partnerů, např. spory mnohých stopkovýtrusných hub klíčí jen v blízkosti kořenů právě té "své" dřeviny); klíčení spor v rhizosféře bývá stimulováno při růstu kořenů (jejich exudáty) anebo též jiných mycelií (nevyklíčí na umělé půdě, i když tam mají dostatek živin) => je tak možná výměna genetického materiálu, vyklíčivší hyfa často rychle splyne se stávajícím myceliem.

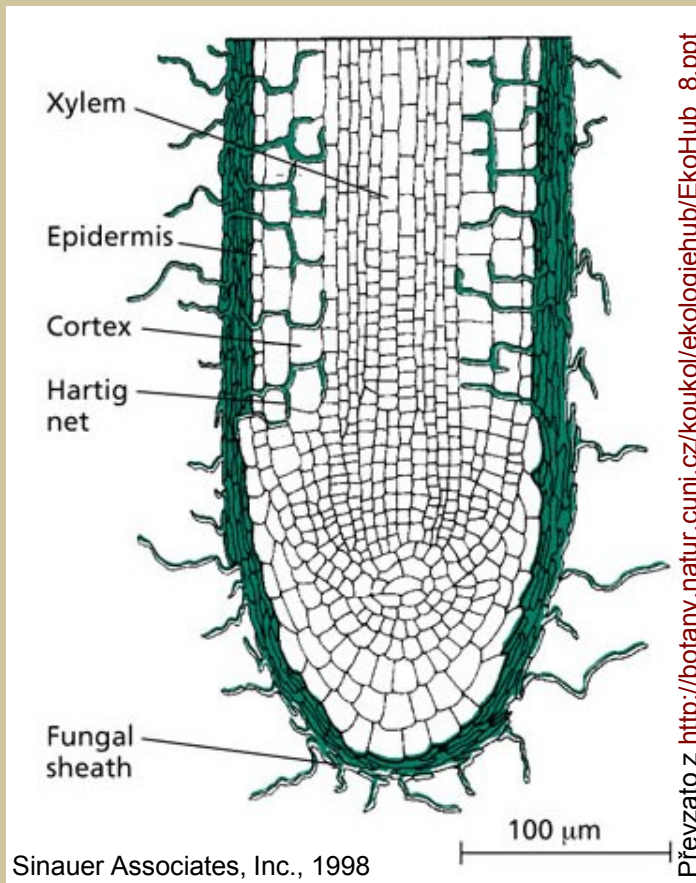
Rychlost kolonizace závisí na houbě, rostlině i podmínkách prostředí (zvýšený růst kořenů je obvykle sezónní záležitost spjatá s vhodnou teplotou a vlhkostí). Kořen s vyvíjející se ektomykorhizou zpomalí růst a jakoby "tloustne" (dojem vyvolaný tvorbou "punčošky").

V "punčošce" jsou rozruzněné hyfy vnější a vnitřní vrstvy – zatímco vnější hyfy jsou tlustostěnné a více rozvolněné, vnitřní hyfy jsou tenkostěnné a těsně nahloučené u povrchu kořene (vzniká pletivo připomínající pseudoparenchym). Nепropustný hyfový plášť izoluje kořen od půdy a přenos živin tak probíhá výhradně skrz extraradikální mycelium.



Mykorhiza *Russula ochroleuca*: průřez „punčoškou“ se zřetelně menšími buňkami ve vnitřní vrstvě, přiléhající k povrchu kořene (v levé části snímku).

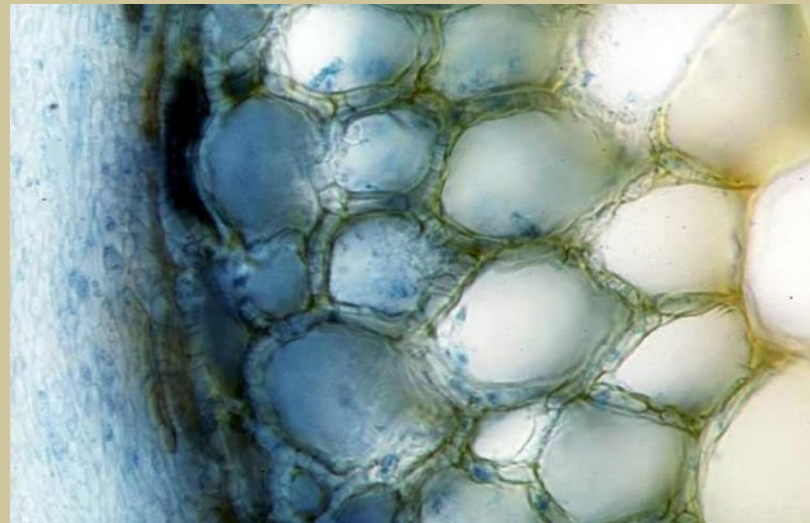
Foto Anna Lepšová, <http://botanika.bf.jcu.cz>



Převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiejhub/EkoHub_8.ppt

Houbová vlákna porůstající povrch kořene obklopují buňky primární kůry a vnikají do mezibuněčných prostor => zde bohatší větvení, kratší buňky, bez přezek => hyfy vytvářejí kolem jednotlivých buněk rostliny tzv. **Hartigovu síťku**

<http://www.bio.mie-u.ac.jp/junkan/busshitsu/lab2/hartig.jpg>



(u některých druhů dojde i k invaginaci => zvětšení styčného povrchu) => hyfy dodávají rostlině vodu a živiny, v jejich buňkách lze pozorovat silnou metabolickou aktivitu (hodně mitochondrií a endoplazmatického retikula) => postupem času vakuolizují a nabývají zásobní funkci (jak stárne i kořen, stěny buněk vnější vrstvy rhizodermis jsou suberizovány).

Ektomykorhizní spojení vydrží pár měsíců až tři roky, pak dochází k postupné degradaci "punčošky" od distálního konce (a od vnějších buněk dovnitř, o rozklad se starají další půdní houby) ...

Na snímku vpravo závěrečné stadium mykorhizního spojení s rozpadajícím se pletivem „punčošky“.

H. Clémençon: Cytology and Plectology of the Hymenomycetes. Bibliotheca Mycologica 199. J. Cramer, Berlin-Stuttgart, 2004.

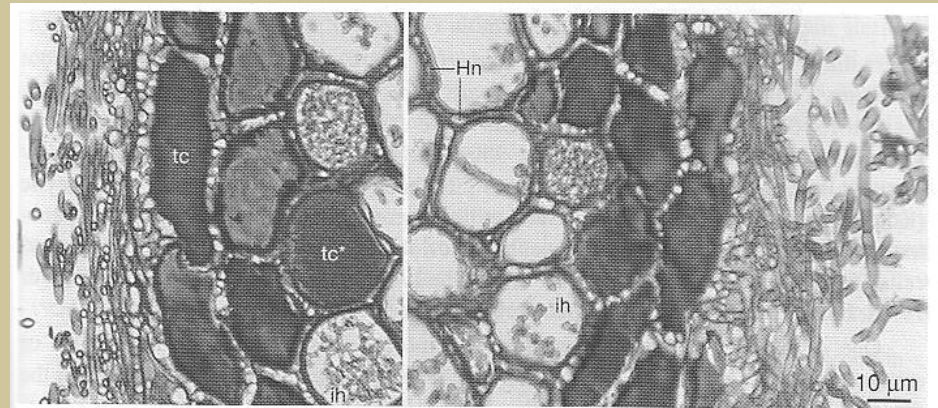


Figure 11.25: Cross sections through an old ectomycorrhiza of *Boletus pinophilus* + *Pinus silvestris*. The thin mantle is woven from cylindrical hyphae and devoid of any plectological structure. Subjacent are 2-3 layers of "tannin cells" with compact or finely granular content (tc and tc*). The large cells of the root epidermis are dead and contain internal hyphae (ih) possibly belonging to a different fungus. The Hartig net (Hn) is clearly visible around both, the "tannin cells" and the cells of the epidermis. – Preparation J. Zbären, University of Berne, Switzerland. Original photographs.

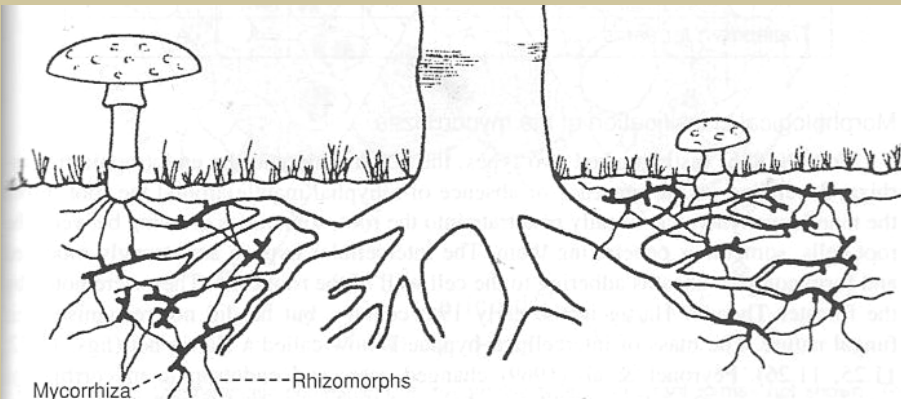


Figure 11.21: Diagram showing sheathing mycorrhizal associations of an agaric with tree roots. Mantles drawn thick black. From Jackson & Mason 1984.

... a následně k obnově – kořeny se větví a nové výběžky mohou být opět mykorhizovány, hyfy prorůstají půdou k novým kořenům (jde o nesmírně dynamický systém, stále vznikají nová spojení a jiná zanikají).

Pro ektomykorhizní houby je charakteristické aktivní čerpání organických látek za využití jejich enzymatické výbavy ("vedlejším výsledkem" je mineralizace půdy) => dochází k přenosu organických sloučenin dusíku a fosforu hyfami do kořenů (takto mohou být přenášeny látky i mezi kořeny, to je podobné jako u endomykorhizy). Schopnost čerpání různých látek bývá ovlivněna i faktory prostředí (např. v kyselých půdách je dusík více dostupný jako NH_4^+ , zatímco při neutrálním pH více ve formě dusičnanů, a houby se tomu přizpůsobují).

Druhá funkce ektomykorhizy je zásobní – pletivo "punčošky" a vnější hyfy fungují jako zásobárna živin, které mohou být v případě potřeby "mobilizovány" a poskytnuty rostlině nebo využity pro další růst houby nebo kořene. (Obecně je ve funkcích ektomykorhizy jistá plasticita – vztah funguje tak, jak je právě potřeba.)

Exudáty houbových buněk zřejmě obsahují hydrofobiny, které jednak "slepují" přilehlé hyfy k sobě a jednak odpuzují vodu – "punčoška" (přesněji její vnitřní vrstva) tak představuje souvislý obal, který je bariérou pro pohyb roztoků a funguje tak i jako "filtr" přenosu látek (ten probíhá jen tudy, kudy houba "dovolí", a rovnou si z roztoků bere co potřebuje).

Od symbionta houba odebírá kolem 30 % asimilátů (jednoduché cukry převádí na trehalózu, mannitol a glykogen) => tento odběr u rostliny stimuluje zvýšení fotosyntézy, což ovšem může fungovat pouze nad určitou úrovní osvětlení; pokud není světla dostatek a možnost fotosyntézy klesne pod kompenzační bod (kdy je rostlina ještě schopna kompenzovat ztráty energie spojené s "vyživováním" houby), vede "ožebračování" rostliny houbou ke zpomalení jejího růstu => tím pádem zase dává houbě méně živin => následkem je omezení kolonizace kořenů.

Přesuny organických živin (zejména zdrojů uhlíku, sacharidů) ve stélce houby ovlivňuje i roční doba. Při zakládání mykorrhizního svazku jsou hned spotřebovány na růst a tvorbu struktur, zatímco nejvýraznější přesuny do hyf při povrchu půdy lze pozorovat na podzim, což souvisí s jejich využitím pro tvorbu plodnic. V některých případech dochází i k přenosu živin mezi rostlinami prostřednictvím hyf – tato skutečnost umožňuje kromě nezelených rostlin (ektendomykorrhizní druhy, některé orchideje) přežít třeba zastíněným semenáčkům, které by neměly šanci přežít (kompetičně by se neprosadily) bez "výpomoci" od dospělých stromů ("nurse effect", popsáný v úvodním textu k mykorrhizám). Takovou "výpomoc" si mohou poskytnout i rostliny různých druhů (tzv. "mykorrhizní socialismus" :o).

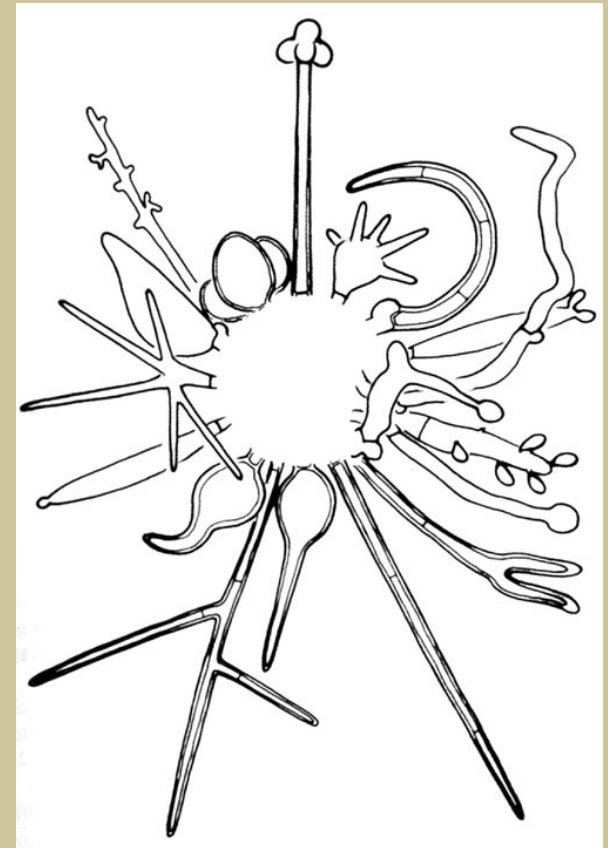
Schopnost čerpat živiny v různé formě (i v minerální, ale v hrabance a povrchové vrstvě půdy zejména v organické podobě) a zároveň přísun energie a asimilátů od rostliny činí tyto houby kompetičně dosti silnými (dobře konkurují saprotrofním houbám i bakteriím); na druhou stranu "výpadek v zásobování" při poklesu fotosyntetické aktivity nebo smrti symbionta může být pro řadu druhů fatální.

U některých ektomykorhizních druhů byla prokázána i schopnost rozkládat složitější organické látky. Nesou geny pro různé peroxidázy (lithium-peroxidázu, mangan-peroxidázu) a lakázu; in vitro byla zjištěna i jejich produkce, rozklad huminových kyselin a opadu. Zůstávají ovšem otázky: Je to dostatečný důkaz, že se ektomykorhizní houby i v přírodě podílejí na rozkladu látek jako je lignin? Jak v tomto případě uspějí v kompetici se saprotrofními houbami? Částečnou odpovědí na druhou otázku může být schopnost obrany proti inhibičnímu účinku alelopatických látek přítomných v opadu nebo vznikajících při jeho dekompozici.

Každopádně uvedené zjištění ukazuje na možnost ektomykorhizních hub (a rostlin) využívat organické látky z půdy; z evolučního hlediska se zde ukazuje možný vývoj ektomykorhizních hub ze saprotrofních, u některých druhů i trend k opětovnému saprotrofnímu způsobu života (Hibbett et al., Nature, 2000).

Vzhledem k tomu, že hyfový plášť je v půdě vystaven chutím půdních bezobratlých a vysoká koncentrace dusíku a fosforu představuje lákavou lahůdku, vyvinuly se na povrchu i specializované buňky sloužící ochraně před fungivorními organismy.

Může jít buď o ochranu mechanickou, kterou zajišťují tlustostěnné jehlicovité buňky, nebo chemickou – na hyfách se tvoří cystidy plněné odpuzujícími látkami. Tento způsob najdeme zejména v čeledi *Russulaceae*, kde tyto buňky obsahují neaktivní stearylvelutinal, který je po vylití z poškozené buňky přeměněn na terpenoid isovellerral, působící na živočichy jako odpuzovač; cystidy s odpuzující látkou najdeme kromě mykorhizních pletiv i v hymeniu a na povrchu primordií plodnic, u ryzců je přítomna i v mléce. U dalších hub mohou být přítomny jiné látky, například krystaly šťavelanu vápenatého (*Piloderma fallax*, *Atheliaceae*).



Různé typy povrchových buněk s ochrannou funkcí.

Zdroj: Taylor & Alexander 2005;
převzato z http://botany.natur.cuni.cz/koukol/ekologiehub/EkoHub_4.ppt

Na severní polokouli je ektomykorhiza hojně zastoupena u dřevin boreálních i temperátních oblastí – zejména z čeledí *Pinaceae*, *Betulaceae*, *Fagaceae*, méně často např. *Cupressaceae*, *Taxaceae*, *Salicaceae*, *Juglandaceae*, *Platanaceae*, *Oleaceae*, *Ulmaceae* (jiné dřeviny mají hlavně endomykorhizu – *Aceraceae*, *Tiliaceae*, *Corylaceae* aj.). V tropech je naopak ektomykorhizních jen několik druhů dřevin a na jižní polokouli pro změnu široké spektrum stromů, keřů i bylin – příčina těchto rozdílů zůstává otázkou.

Celkově je ektomykorhiza mezi rostlinami méně rozšířená, jen asi u 3–5 % druhů. Mezi houbami je naopak dost rozšířená – má ji několik tisíc druhů (cca 5500 je



13 Typické ektomykorhizy vytvořené ektomykorhizní houbou *Lactarius piperatus* (ryzec pepný) u borovice *Pinus sylvestris*.

Milan Gryndler et al.: Mykorhizní symbióza, Academia, Praha, 2004.

údaj založený převážně na klasických morfologických determinačních technikách – odhad podle skryté diverzity dle DNA činí 7–10 tisíc druhů); nejvíce je známo rouškatých (zejména v řádech *Thelephorales*, *Boletales*, *Agaricales* a *Russulales*), ale dosud zřejmě zcela podhodnocený je význam zástupců řádu *Sebacinales* (schopných tvořit prakticky všechny typy mykorhiz, viz dále).



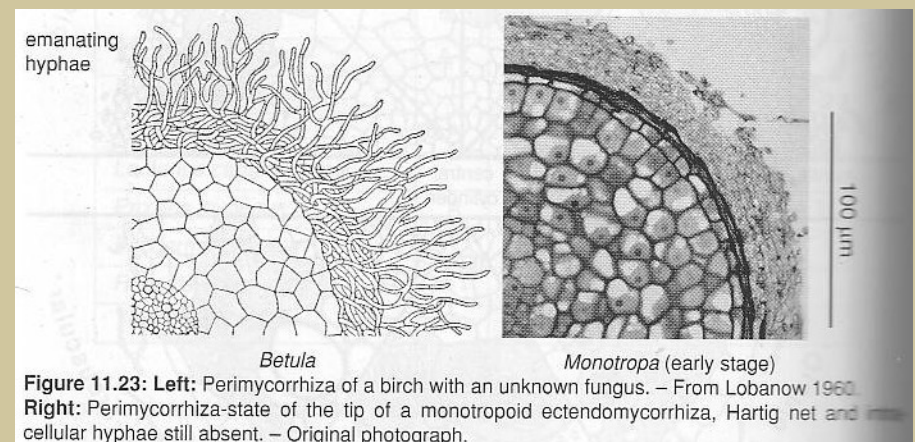
Kromě oddělení *Basidiomycota* (95 %) najdeme ektomykorhizní houby i v odd. *Ascomycota* (4,8 %, např. všechny vřeckaté podzemky, lanýže a jelenky) a *Zygomycota* (Endogone, někde udávané jako endomykorhizní – jde o omyl vycházející z dřívějšího řazení endomykorhizních hub /dnešní oddělení *Glomeromycota*/ do řádu *Endogonales*). I v případě ektomykorhizních hub může dojít k určité sukcesi, například nejprve mykorhizuje kořen vřeckatá houba a následně ji přerostou hyfy houby stopkovýtusné (případně pak mohou koexistovat).

Vzácně jsou případy druhové specifity (nejvíc je hub vázaných na modřín), obvykle může jeden druh dřeviny tvořit mykorhizu s více druhy hub (až desítky druhů, doloženo u zástupců *Pinaceae* + *Boletales*, zejména různé druhy slizáků a klouzků s borovicemi) a naopak ektomykorhizní houby mohou propojit i více rostlin ve společenstvu (různých druhů i různých věkových stadií, viz výše u přenosu živin).

Na tomto místě je třeba doplnit, že ne všechna mykorrhizní spojení, která je možno syntetizovat v laboratorních podmínkách, jsou v přírodě realizována (např. *Suillus grevillei* může vytvořit spojení nejen s modřínem, ale v přírodě neroste s jinou dřevinou); zřejmě jde o kompetiční záležitost.

Pro zajímavost: Některé kapradiny normálně tvoří endomykorrhizu, ale jsou schopny v borech či bučinách "přijmout za své" i ektomykorrhizní houby dominujících dřevin. Podobně některé druhy stromů z rodů *Salix*, *Prunus* a *Acacia* tvoří vedle ektomykorrhizy i arbuskulární mykorrhizu.

Za specifický typ je označována **perimykorhiza** – je vytvořena punčoška kolem kořene, ale hyfy nevnikají do buněk ani netvoří Hartigovu síťku. Někdy může takto vypadat též dočasné stadium při vývoji ekto- nebo ektendomykorrhizního vztahu, když hyfy obalují rostoucí špičku kořene, ale ještě nepronikly do mezibuněčných prostor.



Heinz Cléménçon: Cytology and Plectology of the Hymenomycetes.
Bibliotheca Mycologica 199. J. Cramer, Berlin-Stuttgart, 2004.

Odvozené typy představuje **ektendomykorhiza** – z vnějšího pohledu se jeví jako ektomykorhiza (hyfový plášť a síť extraradikálního mycelia), ale hyfy pronikají i do buněk; Hartigova síťka a "punčoška" může a nemusí být vytvořena (morfologie je závislá na hostitelské rostlině). Houbovými symbionty jsou vřeckaté houby z rodů *Phialocephala*, *Wilcoxina*, *Helvella*, *Sphaerosporella* a stopkovýtrusné houby z rodu *Sebacina*.



Wilcoxina sp.

Tento typ se vytváří dočasně u semenáčků jehličnanů (*Pinus*, *Larix*), relativně vzácně, například po požárech; zmíněné houby jsou zřejmě málo kompetičně silné.

Nahoře: větvení kořínku borovice kolonizovaného hyfami *Wilcoxina* sp.

Dole: hyfy formující "punčošku" na povrchu borového kořínku.



Snímky Hugues Massicotte,
<http://web.unbc.ca/forestry/Hugues/Images/>

Naopak stálými ektendomycorhizními formami jsou následující typy známé u rostlin z řádu *Ericales*.

• **Arbutoidní mykorhiza** tvoří *Pyrolaceae* a některé *Ericaceae* (*Arbutus*, *Arctostaphylos*, *Vaccinium*)

s různými druhy stopkovýtrusných hub (zřejmě ty, které tvoří ektomykorhizu s okolními stromy). */Zde jsou zmíněny tradiční čeledi Pyrolaceae a Monotropaceae, leč recentní molekulární systémy řadí i jejich zástupce do čeledi Ericaceae./*

Kolonizované kořínky jsou kratší, vidličnatě větvené, je vyvinut hyfový plášť (silná vnější "pochva"), Hartigova síťka a zároveň houba penetruje rhizodermální buňky (vnější část kůry) a vytváří v nich **klubka vláken**; zvýšený počet mitochondrií, ER a ribosomů je známkou hojné výměny metabolitů.

Mykorhiza *Lactarius deliciosus* s *Arbutus menziesii* – vnější pohled a příčný průřez kořenem s vnější „pochvou“ a klubky hyf vyplňujícími povrchové buňky.

<http://www.mycolog.com/chapter17.htm>

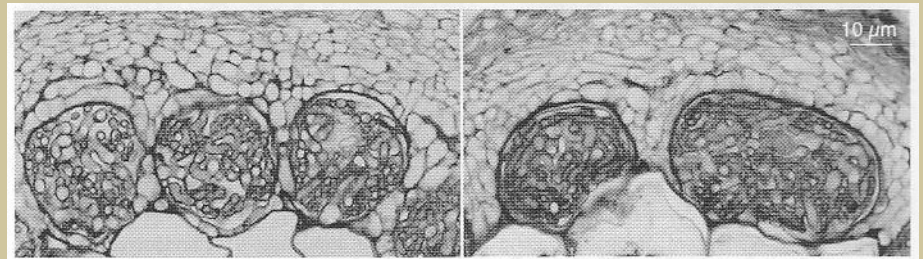
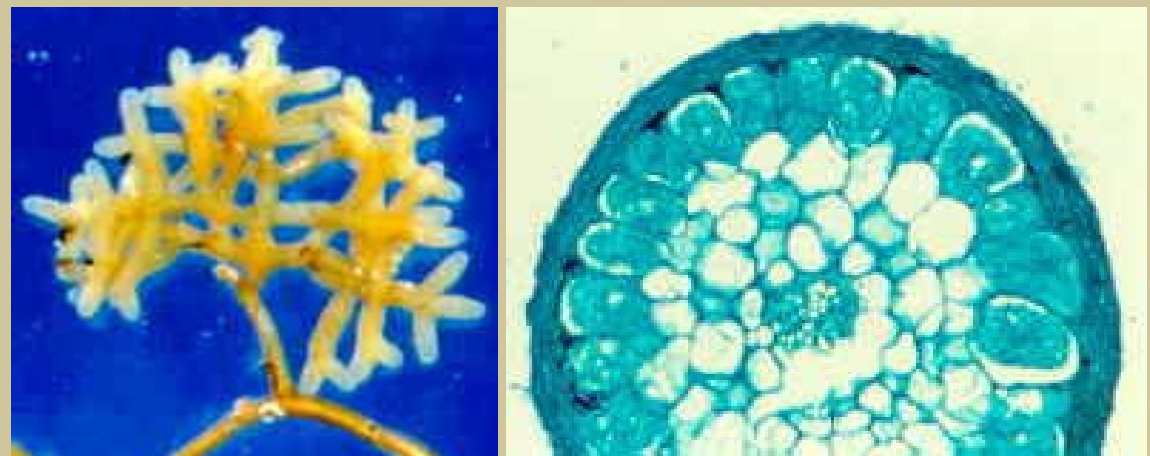


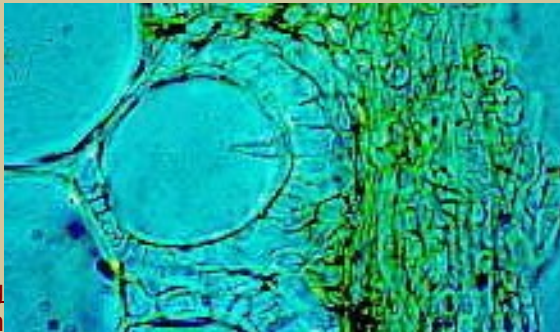
Figure 11.29: Arbutoid ectendomycorrhiza of *Arctostaphylos unva-ursi* with an unknown Basidiomycete. – Original photographs. Cléménçon: Cytology and Plectology ..., 2004.



- **Monotropoidní mykorrhiza** se vyvinula u nezelených rostlin z čeledi *Monotropaceae*, které ztratily chlorofyl a jsou tak v získávání uhlíku úplně závislé na svém houbovém partnerovi (*Monotropa hypopitys* vstupuje do svazku pravděpodobně s *Xerocomus* sp.; klubko kořenů hniláku je kolonizováno houbou). Během aktivní fáze mykorrhizy je vytvořena "punčoška" a Hartigova síťka zabíhá jen do vnější vrstvy rhizodermálních buněk; do buněk vnikají **haustoria** (houbové vlákno tvořící "bodec"), kterými houba předává nezelené rostlině živiny potřebné k jejímu růstu (nejde o penetraci, ale jen o invaginaci membrán => zvětšení výměnného povrchu).

Clémenton: Cytology and Plectology of the Hymenomycetes, 2004.

Detail vlevo:
průnik hyfy
do buňky
*Monotropa
uniflora*.



<http://www.mycology.com/chapter17.htm>

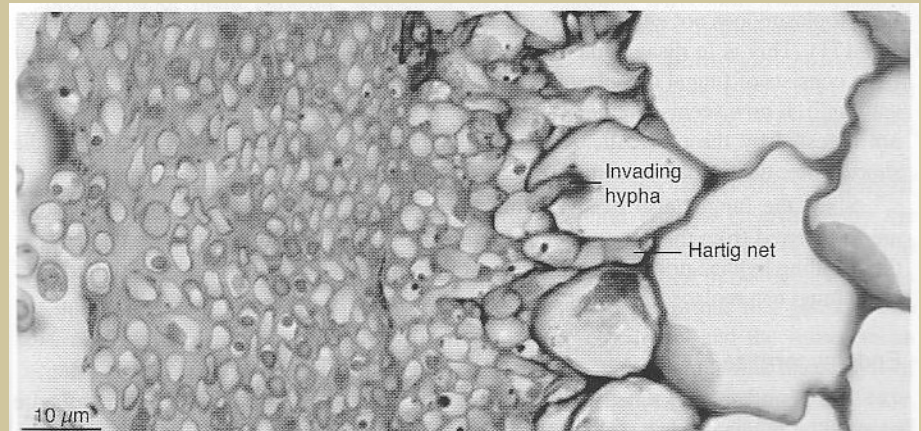


Figure 11.30: Monotropoid ectendomycorrhiza of *Monotropa hypopitys*. The thick outer layer of the mantle is an ixoplect of nearly parallel hyphae. The Hartig net is only a single root cell layer deep; and the root cell near the centre of the illustration shows an invading hypha. – Original photograph of a cross section stained with safranin O.

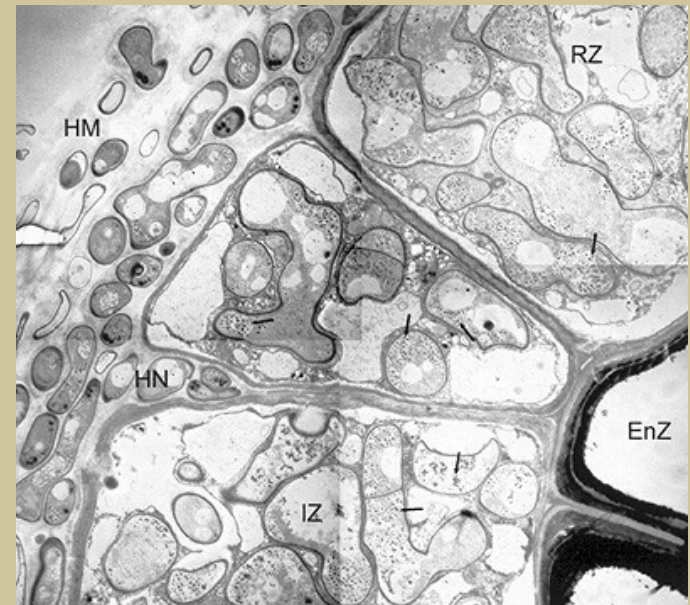
Podobně jako u arbutoidních, i monotropoidně mykorrhizní houby (taktéž *Basidiomycota*) obvykle jsou schopny zároveň tvořit ektomykorrhizu s jinými rostlinami. *Monotropa* tak vlastně parazituje na jiné rostlině prostřednictvím houby – směr toku asimilátů může být smrk => suchohřib => hnilák.

- Počátkem 21. století byla objevena **cavendishoidní mykorhiza**. Poprvé byla pozorována u druhu *Cavendishia nobilis* ([Setaro et al. 2005](#)) a je zřejmě omezena pouze na andskou skupinu zástupců čeledi *Ericaceae*. Houbovými symbionty jsou druhy z řádu *Sebacinales* a třídy *Leotiomycetes* (někdy i společně v jedné buňce!); tvoří se povrchový hyfový plášť a intracelulární nafouklé buňky.

Foto vpravo:
Setaro, S., Oberwinkler, F. & Kottke, I. (2006), Anatomy and ultrastructure of mycorrhizal associations of neotropical Ericaceae. *Mycological Progress* 5: 243–254



Foto: Ingrid Kottke



Vlevo *Cavendishia nobilis*, vpravo detail mykorhizy *Psammisia guianensis* s houbou z řádu *Sebacinales* (HM – hyfový plášť, HN – intercelulárně pronikající hyfy, IZ – intracelulární buňky, RZ – buňky vnější vrstvy kůry kořene, EnZ – endodermální buňky). http://www.mycorrhiza-research.de/Pages/01_04Erica.html

Rozdělení na ekto-, ektendo- a endomykorhizy je praktické, těžko však odpovídá vývojovým krokům. Uvedené arbutoidní, monotropoidní a cavendishoidní typy (zahrnované též někdy souhrnně mezi erikoidní) mají teoreticky blíže k erikoidní mykorhize (sensu stricto) a tyto typy jsou si zřejmě příbuznější navzájem než s vlastní ektomykorhizou či arbuskulární mykorhizou.