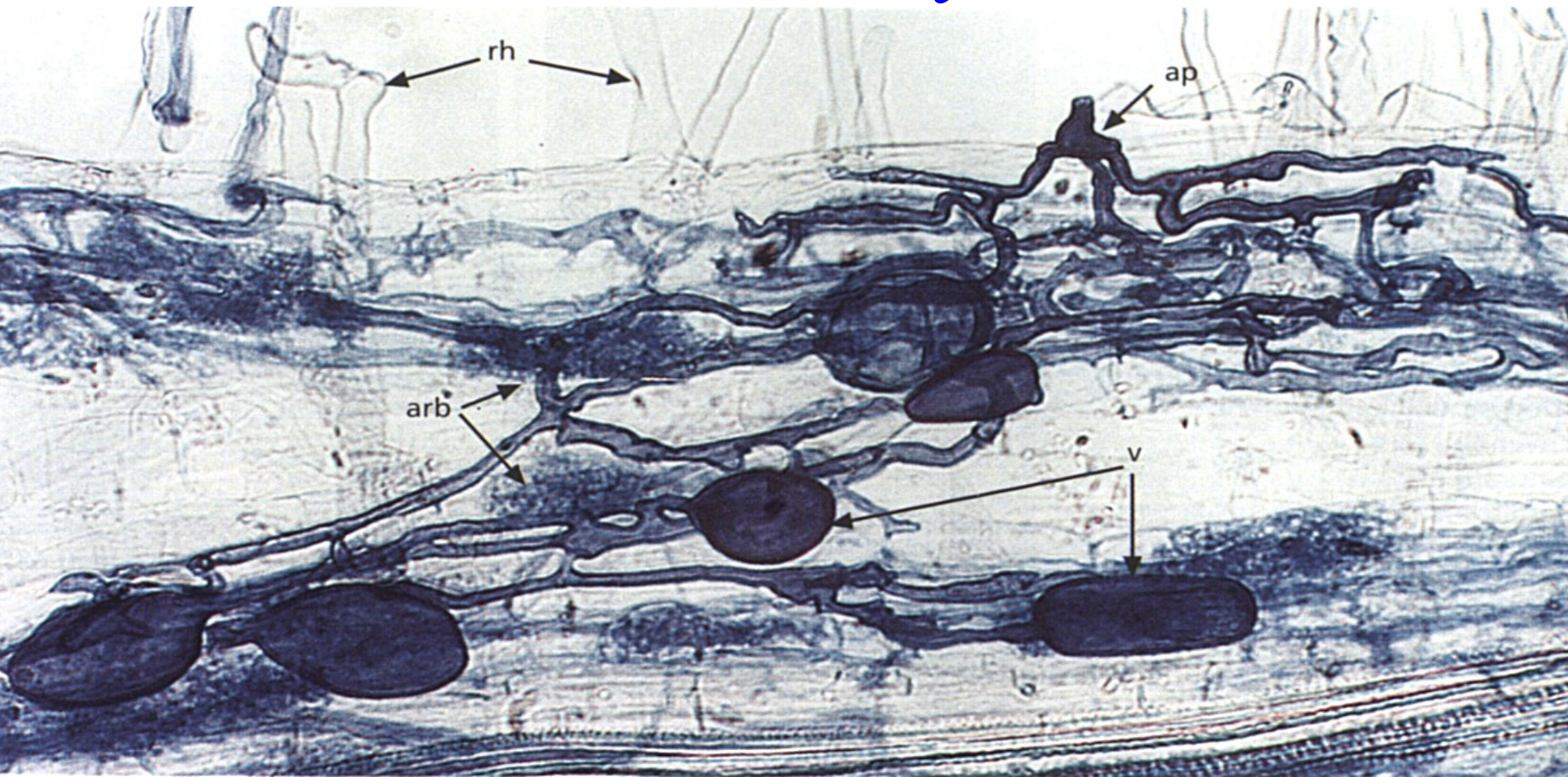
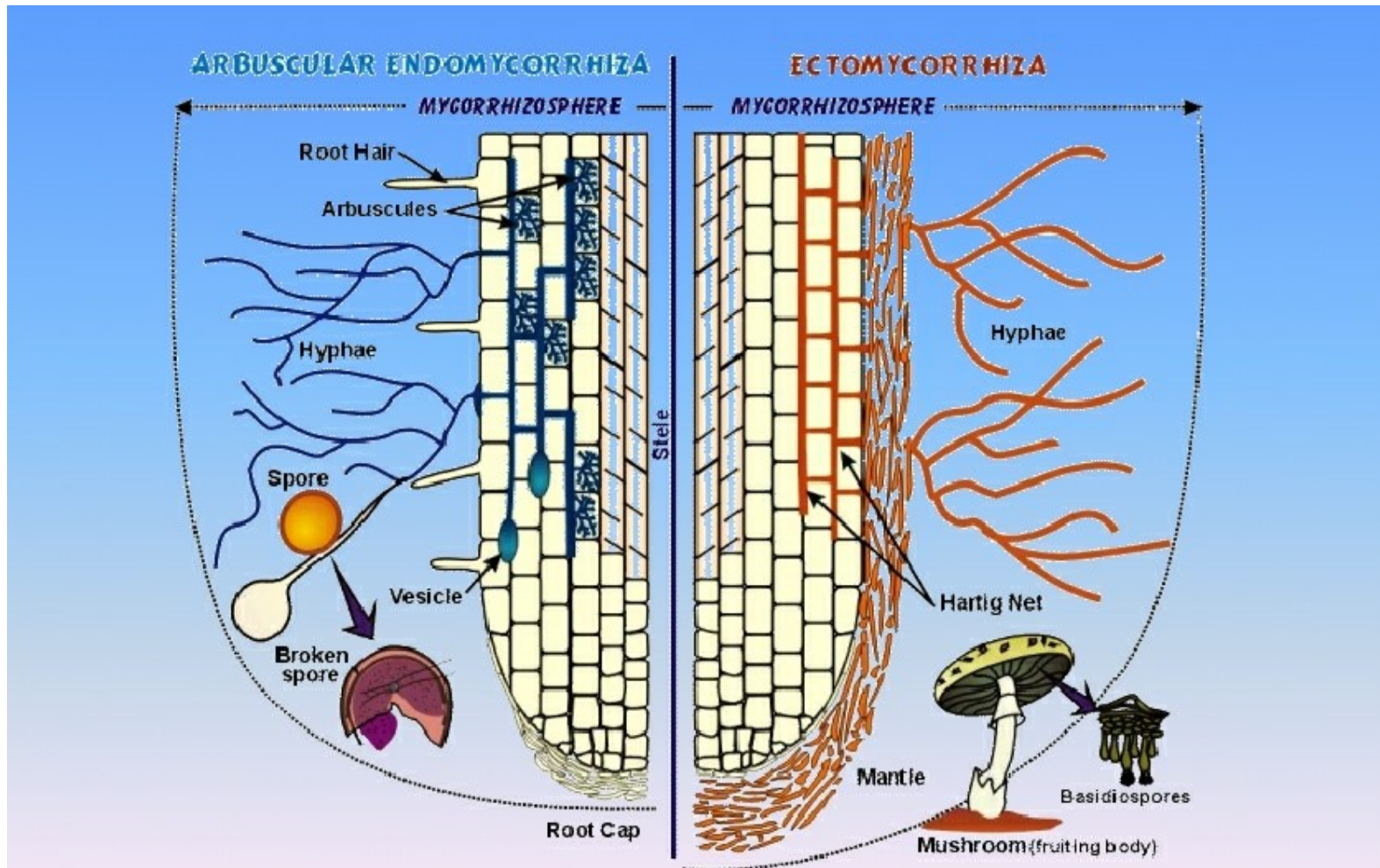


# Arbuskulární mykorrhiza





# Co to jsou mykorrhizy?



# Co určuje identitu mykorrhizní symbiózy?

- identita mykorrhizní houby?

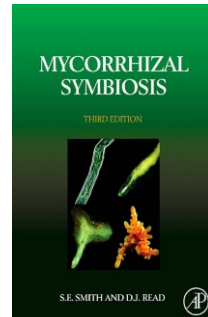
- identita hostitelské rostliny?

Table 11.1 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
Fungi septate	-	+	+	+	+	+	+
aseptate	+	-	-	-	-	-	-
Intracellular colonization	+	-	+	+	+	+	+
Fungal mantle	-	+	+	+	+	+	-
Hartig net	-	+	+	+	+	-	-
Achlorophyllous	- (+)	-	-	-	+	-	+†
Fungal taxa	Glomeromycota	Basidio/Asco (Glomeromycota)	Basidio/Asco	Basidio	Basidio	Asco	Basidio
Plant taxa	Bryo Pterido Gymno Angio	Gymno Angio	Gymno Angio	Ericales	Monotropoideae	Ericales Bryo	Orchidales

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

† 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.



# Co určuje identitu mykorrhizní symbiózy?

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



# Arbuskulární mykorrhiza

je nejrozšířenějším typem symbiózy na Zemi (= vytváří ji největší počet druhů živých organismů) a spolu s ektomykorrhizou je typem ekonomicky nejdůležitějším

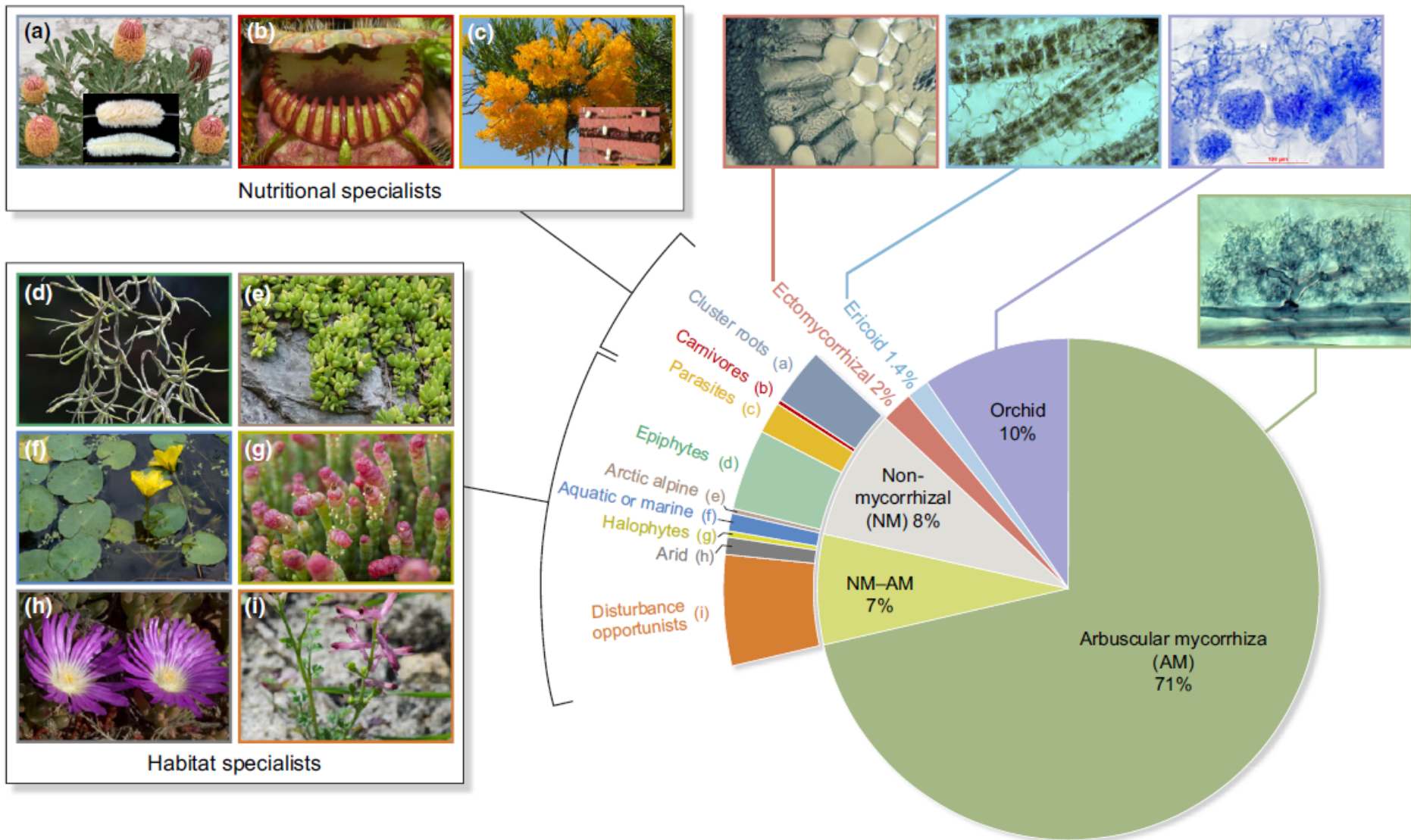


Fig. 1 Pie chart showing the taxonomic diversity of plants with different types of mycorrhizas, nonmycorrhizal (NM) roots, or inconsistent mycorrhizas (arbuscular mycorrhiza (AM–NM)). Exploded pie segments show plants assigned to the categories NM and NM–AM, which are combined and then reallocated to groups based on mineral nutrition or habitat specializations. These specialized plants are assigned to categories at the family level, based on the most important strategy for each family (families often include several of these strategies). Note that these specialized habitats also include many mycorrhizal plants, but NM and NM–AM plants are much more common than elsewhere. Inset photos show mycorrhizal structures (right side) or examples of specialized plants (left side). Data are from Brundrett (2017b).



# Arbuskulární mykorhiza

- taxony hostitelských rostlin
  - rozšíření AM – kopíruje rozšíření hostitelů
- taxony arbuskulárně mykorhizních hub (AMF)
  - základní biologická charakteristika
- AM vnitro- a mimokořenové struktury
  - arbuskuly, vezikuly, hyfy, apresorium, spory, pomocné buňky
- Paris a Arum morfotyp AM
- životní cyklus AMF

# the International Bank for the Glomeromycota



*The study of plants without their mycorrhizas  
is the study of artefacts.*

*The majority of plants, strictly speaking,  
do not have roots; they have mycorrhizas.*

*BEG Committee, 25th May, 1993*

*Někteří lidé říkají, že všechno je na houby.*

*Mýlí se!*

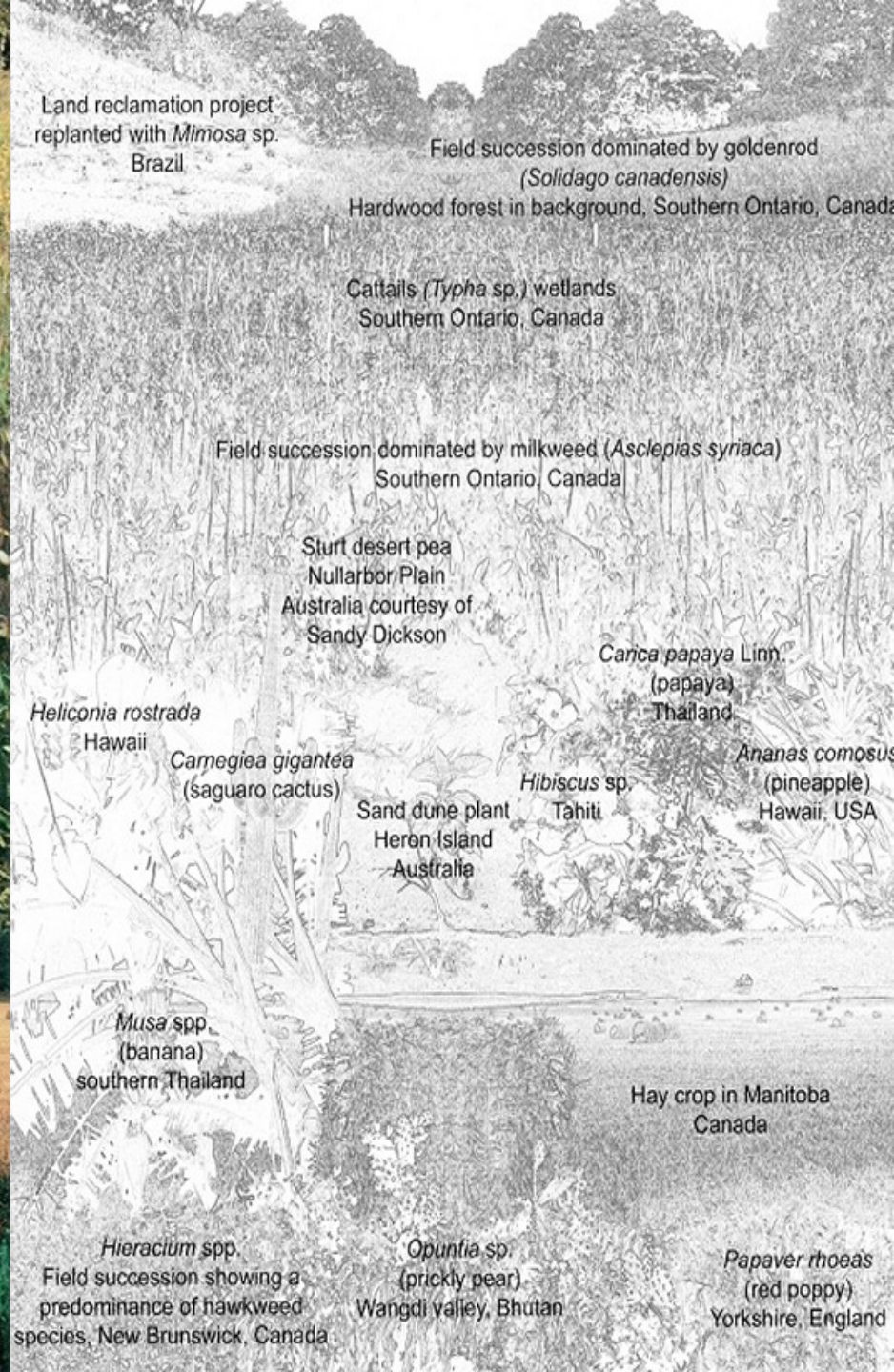
*Některé houby jsou na všechno.*

(Rozmoš 2009)





Land reclamation project  
replanted with *Mimosa* sp.  
Brazil



Field succession dominated by goldenrod  
(*Solidago canadensis*)  
Hardwood forest in background, Southern Ontario, Canada

Cattails (*Typha* sp.) wetlands  
Southern Ontario, Canada

Field succession dominated by milkweed (*Asclepias syriaca*)  
Southern Ontario, Canada

Sturt desert pea  
Nullarbor Plain  
Australia courtesy of  
Sandy Dickson

*Heliconia rostrata*  
Hawaii

*Carica papaya* Linn.  
(papaya)  
Thailand

*Carnegiea gigantea*  
(saguaro cactus)

*Ananas comosus*  
(pineapple)  
Hawaii, USA

Sand dune plant  
Heron Island  
Australia

*Hibiscus* sp.  
Tahiti

*Musa* spp.  
(banana)  
southern Thailand

Hay crop in Manitoba  
Canada

*Hieracium* spp.  
Field succession showing a  
predominance of hawkweed  
species, New Brunswick, Canada

*Opuntia* sp.  
(prickly pear)  
Wangdi valley, Bhutan

*Papaver rhoeas*  
(red poppy)  
Yorkshire, England



# Hostitelské rostliny

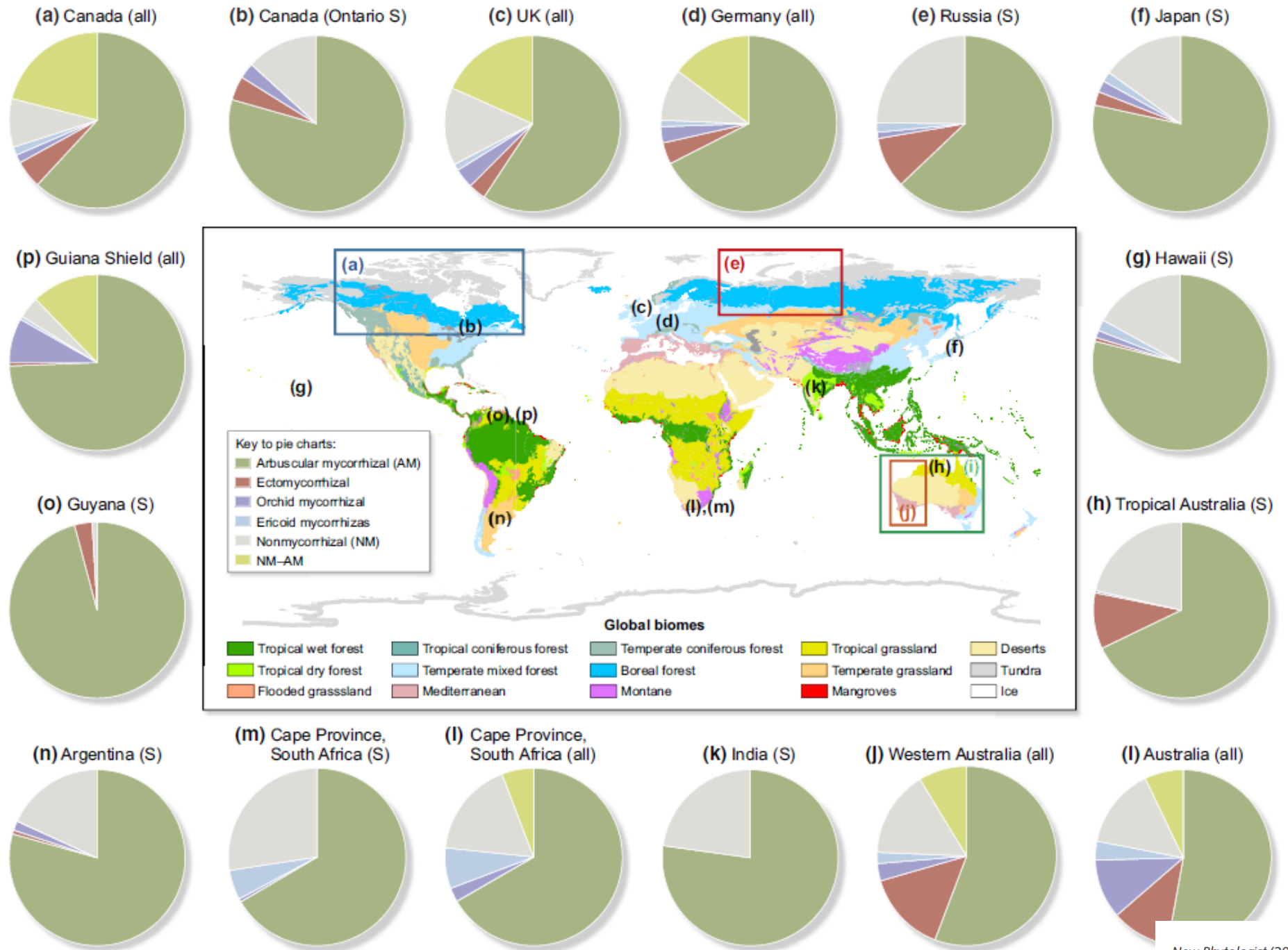
- > 70 % druhů vyšších rostlin tvoří AM
- cca 200 000 druhů rostlin
- charakteristické pro krytosemenné rostliny, ale i některé skupiny nahosemenných (*Thuja*, *Sequoia*, *Metasequoia*, *Ginkgo*, *Cycas*), kapadiny a plavuně („kaprad'orosty“), játrovky
- mechy ne!
- nemykorrhizní čeledi: Brassicaceae, Chenopodiaceae, Caryophyllaceae, Cyperaceae, Juncaceae
- izolované druhy z jinak mykorrhizních čeledí: *Urtica dioica*, *Lupinus* spp.

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



# Hostitelské rostliny

- všechny kontinenty včetně Antarktidy (*Deschampsia antarctica*)
- všechna klimatická pásma
- všechny vegetační výškové stupně
- všechny ekosystémy, včetně agroekosystémů





# Mykorrhizní houby

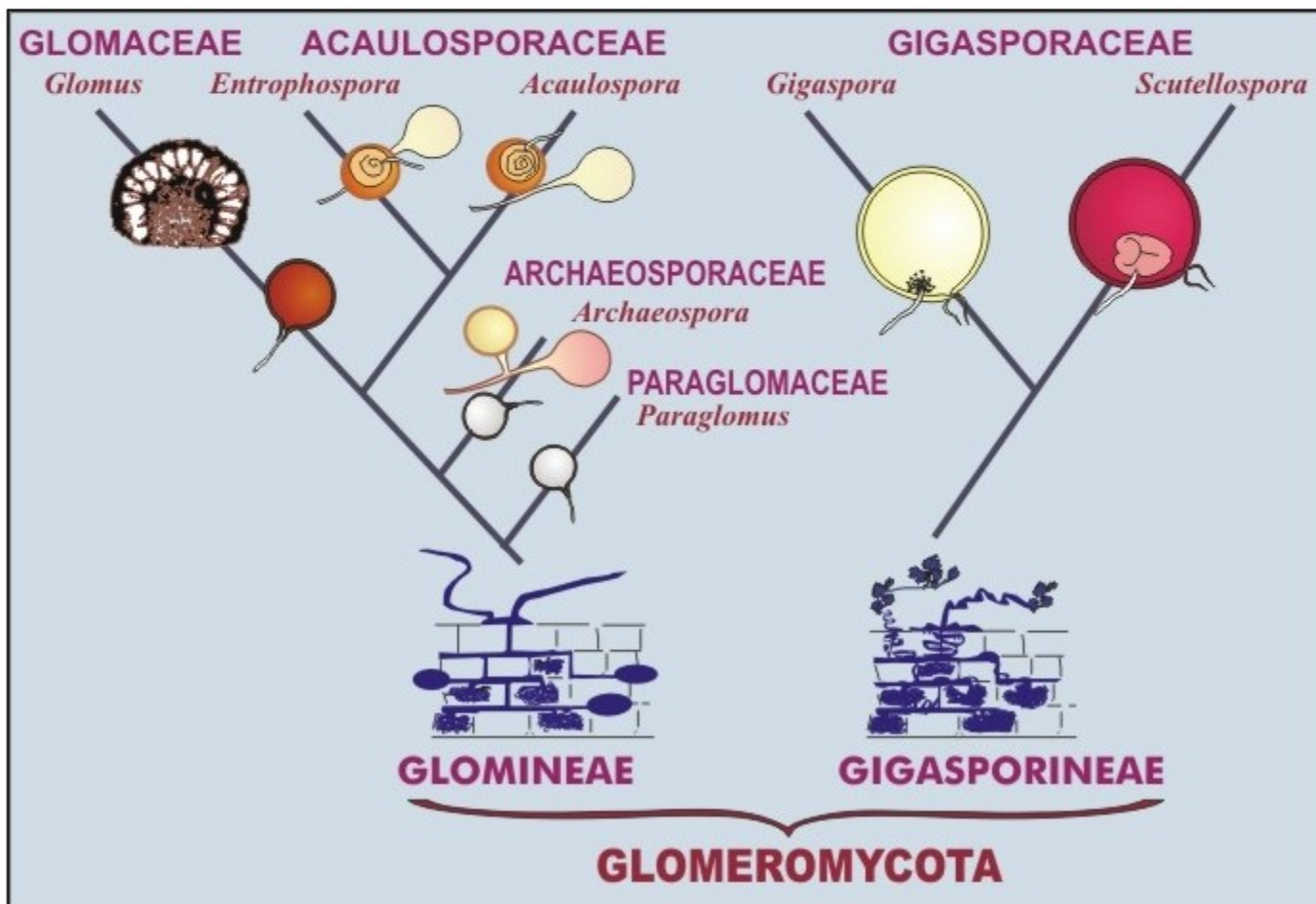
- **fyziologicky (a ekologicky) obligátně biotrofní organismy**
- dříve řazeny do oddělení Zygomycota, řádu Glomales
- dnes vyčleněny do samostatného oddělení Glomeromycota

Schüßler, A., Schwarzott, D., and Walker, C. 2001. A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycological Research* 105:1413-1421

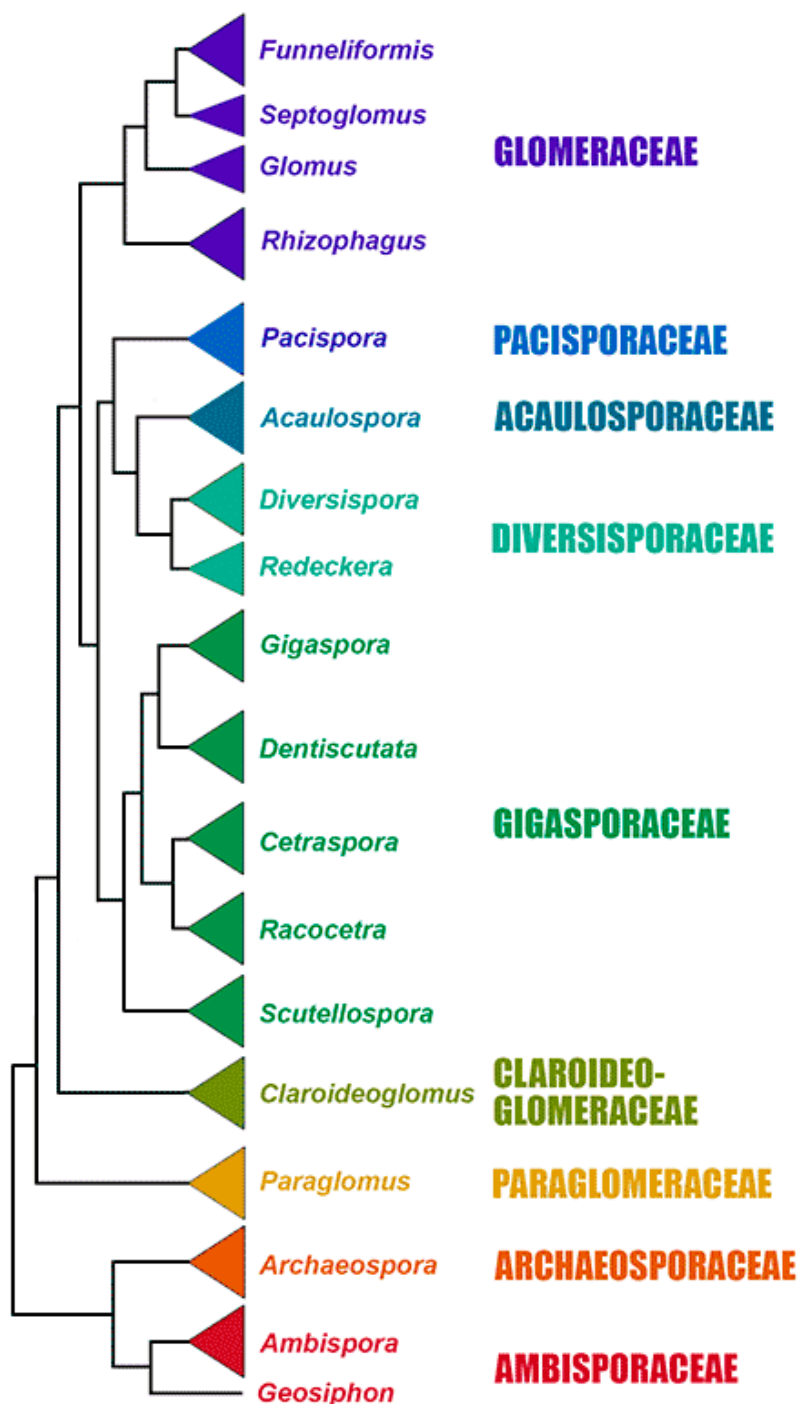
**INVAM**[Collection](#) [Cultures](#) [Fungi](#) [Methods](#) [Other Info](#) [Downloads](#) [Home](#)

## CLASSIFICATION OF GLOMEROMYCOTA

This classification is based on a consensus of morphological and molecular characters. Click on any taxon name to transfer to a page describing that group.



(INVAM)



## Classification of Glomeromycota

The most recent classification of Glomeromycota is based on a consensus of regions spanning ribosomal RNA genes: 18S (SSU), ITS1-5.8S-ITS2 (ITS), and/or 28S (LSU). The phylogenetic reconstruction underlying this classification is discussed and summarized in Redecker et al. (2013). The parts of the tree about which we agree (based on our LSU sequences) are depicted in the left illustration.

### REFERENCE

Redecker, D., A. Schüßler, H. Stockinger, S. Stürmer, J. Morton, and C. Walker. 2013. An evidence-based consensus for the classification of arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomeromycota*). *Mycorrhiza* doi:10.1007/s00572-013-0486-y.

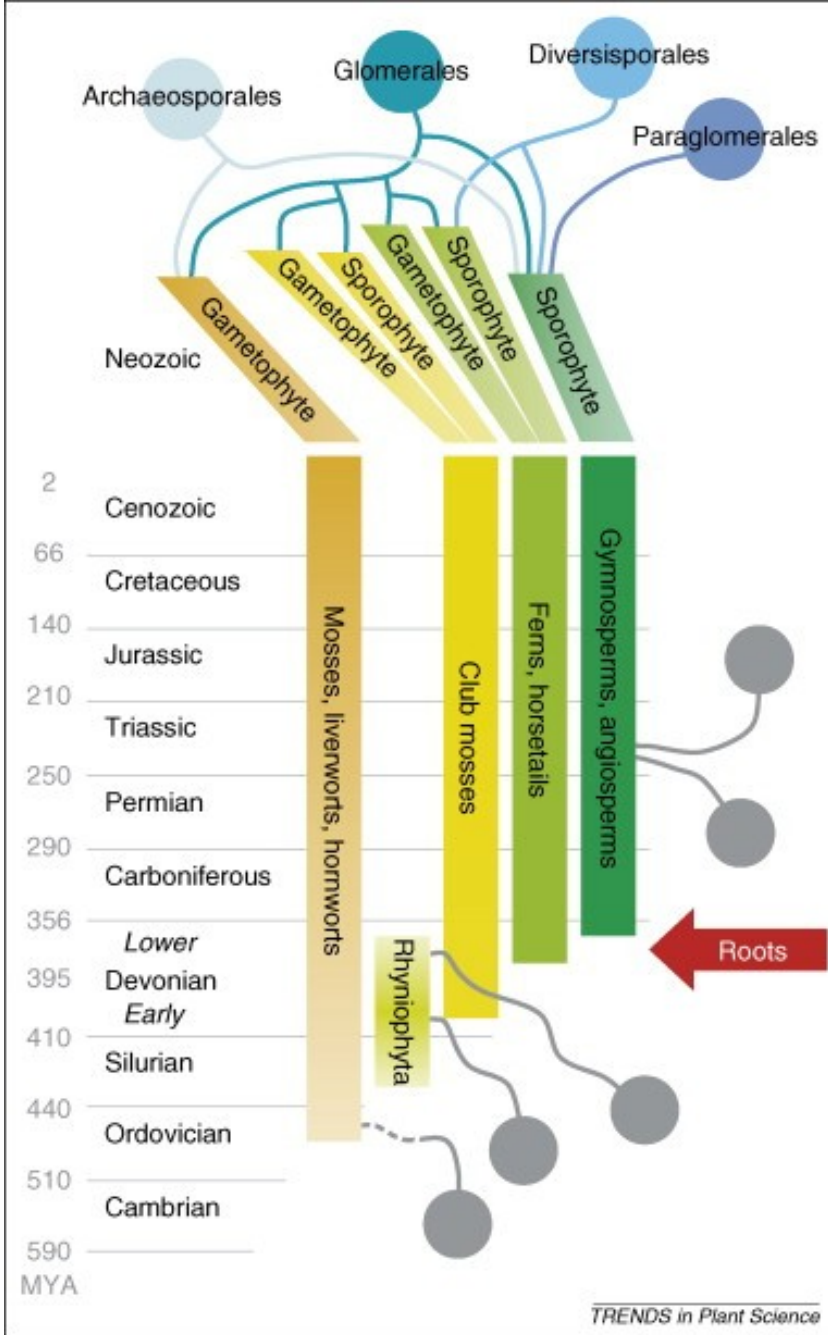


# Mykorrhizní houby

- pouze malý počet druhů AMF - cca 200
- tradiční taxonomie založená především na způsobu vytváření spor (Gryndler pp. 37-38), jejich velikosti, barvě, ornamentaci, utváření a chemismu buněčné stěny
- sekvenování rDNA: 18S (SSU), ITS1-5.8S-ITS2 (ITS), and/or 28S (LSU).
- [přehled taxonů](#)

# Mykorrhizní houby

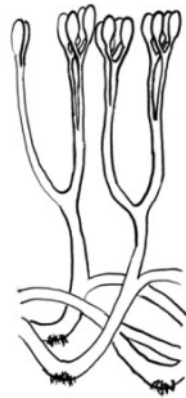
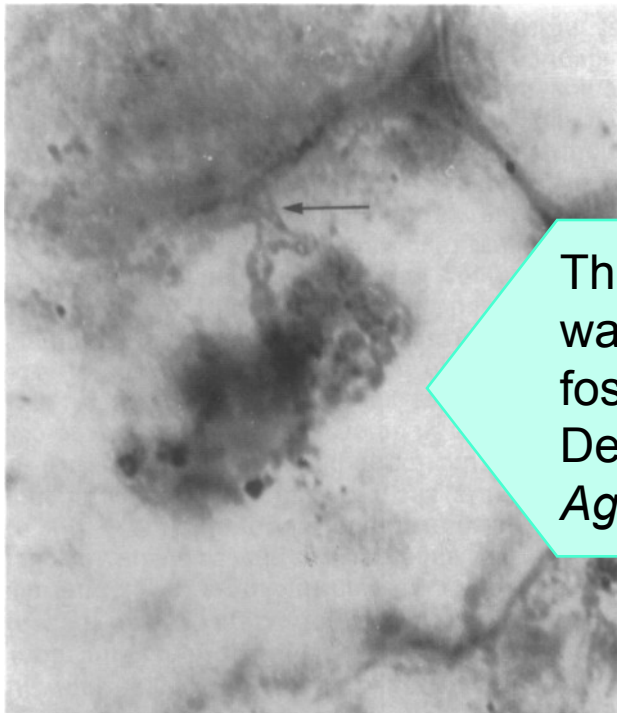
- fylogeneticky velmi archaická skupina hub, která existovala (a vytvářela mykorrhizu?) již v období ordoviku (nejstarší nálezy cca 450 -430 miliónů let)
- účast na kolonizaci souše rostlinami (před cca 430 milióny let)



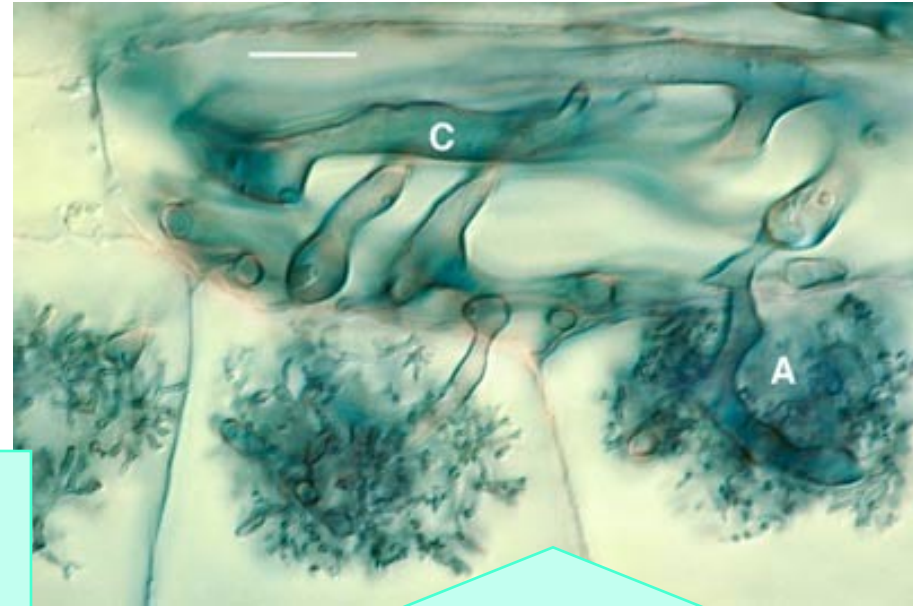


# The AM fungi-plant symbiosis is > 400 million years old

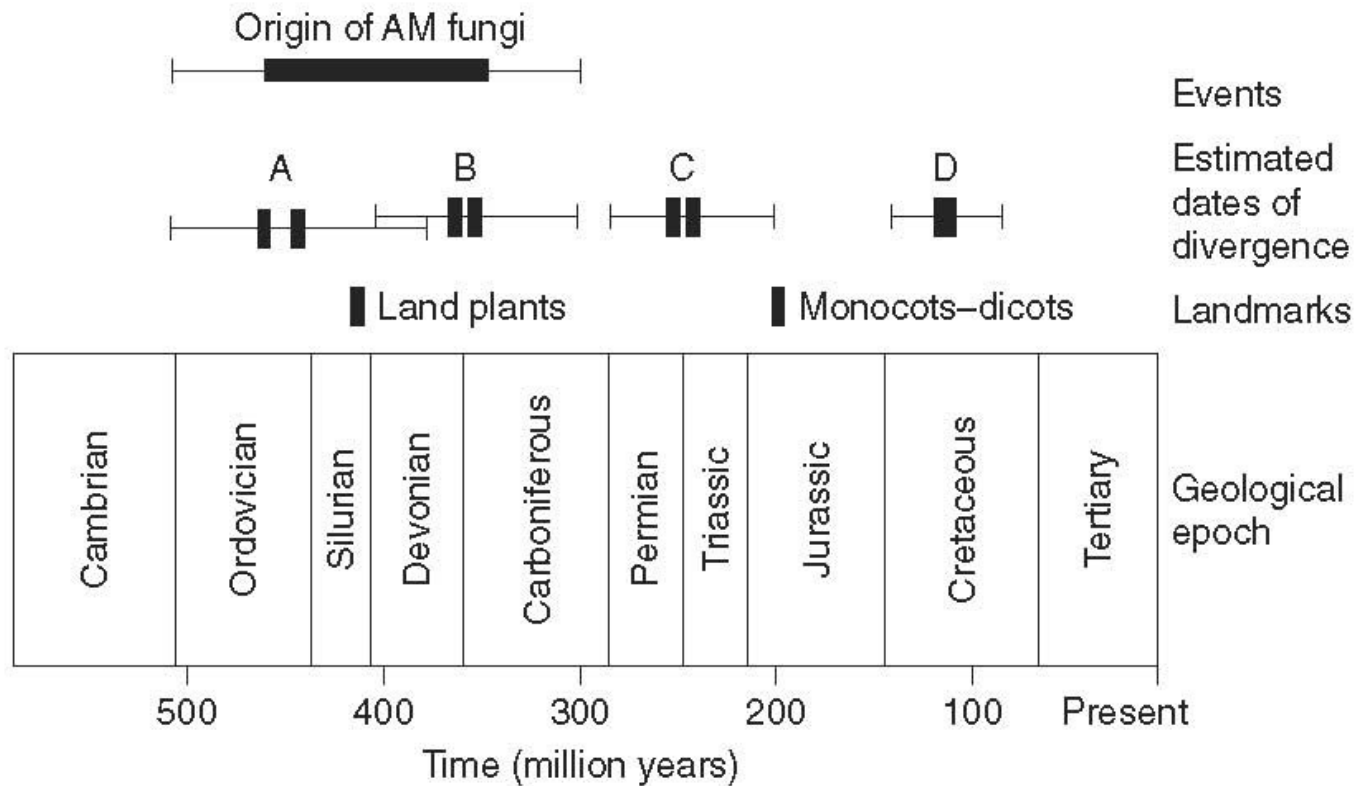
400 million year old fossilized  
AM fungus within plant cell



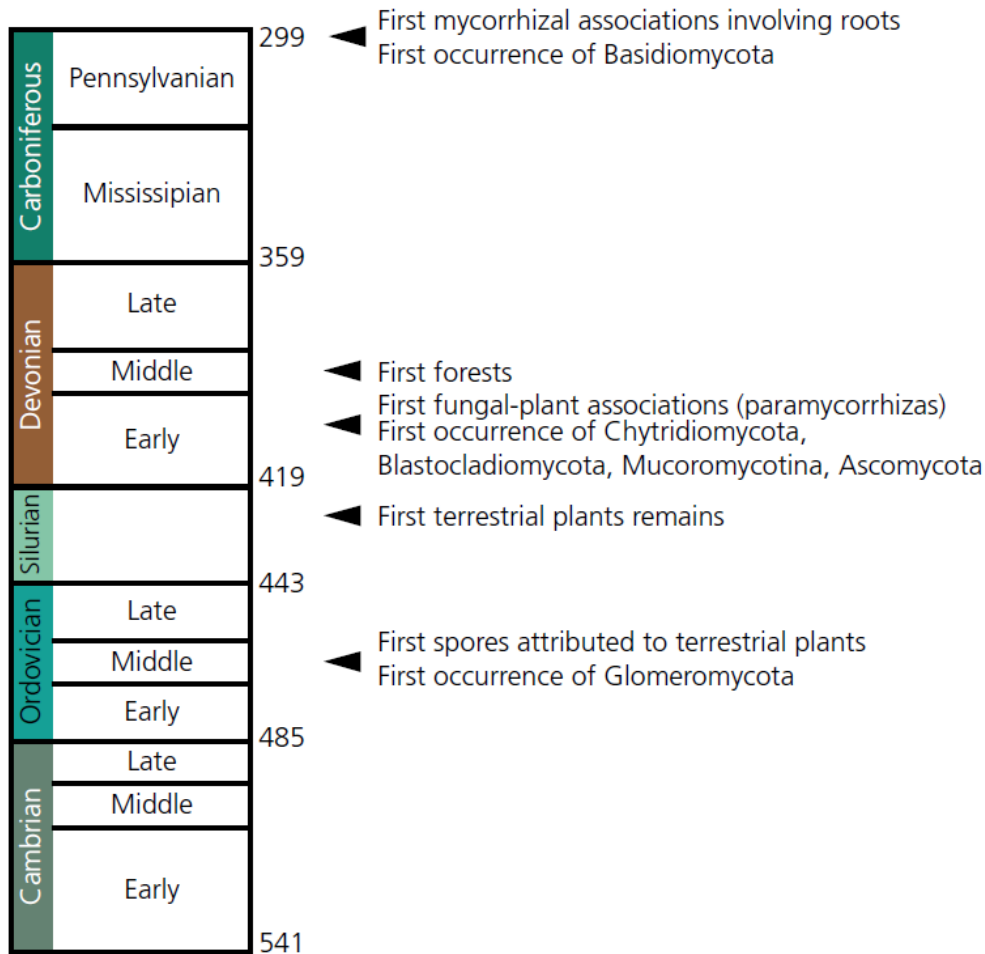
This arbuscule  
was found inside a  
fossilized  
Devonian plant,  
*Aglaophyton major*



Modern arbuscules  
within plant cells



**Figure 1.6** Estimated dates of origin and divergence of arbuscular mycorrhizal fungi. From Simon *et al.* (1993). Reprinted with permission from *Nature*, **363**, 67–69. Copyright McMillan Magazines Ltd.



**Figure 1.1** Earliest occurrences of fungi, plants and fungal-plant interactions in Palaeozoic times. Ages in millions of years are taken from the International Chronographic Chart of the International Commission on Stratigraphy, 2014. (See insert for color representation of the figure.)



## Molecular Mycorrhizal Symbiosis

Editor(s): Francis Martin

First published: 28 October 2016

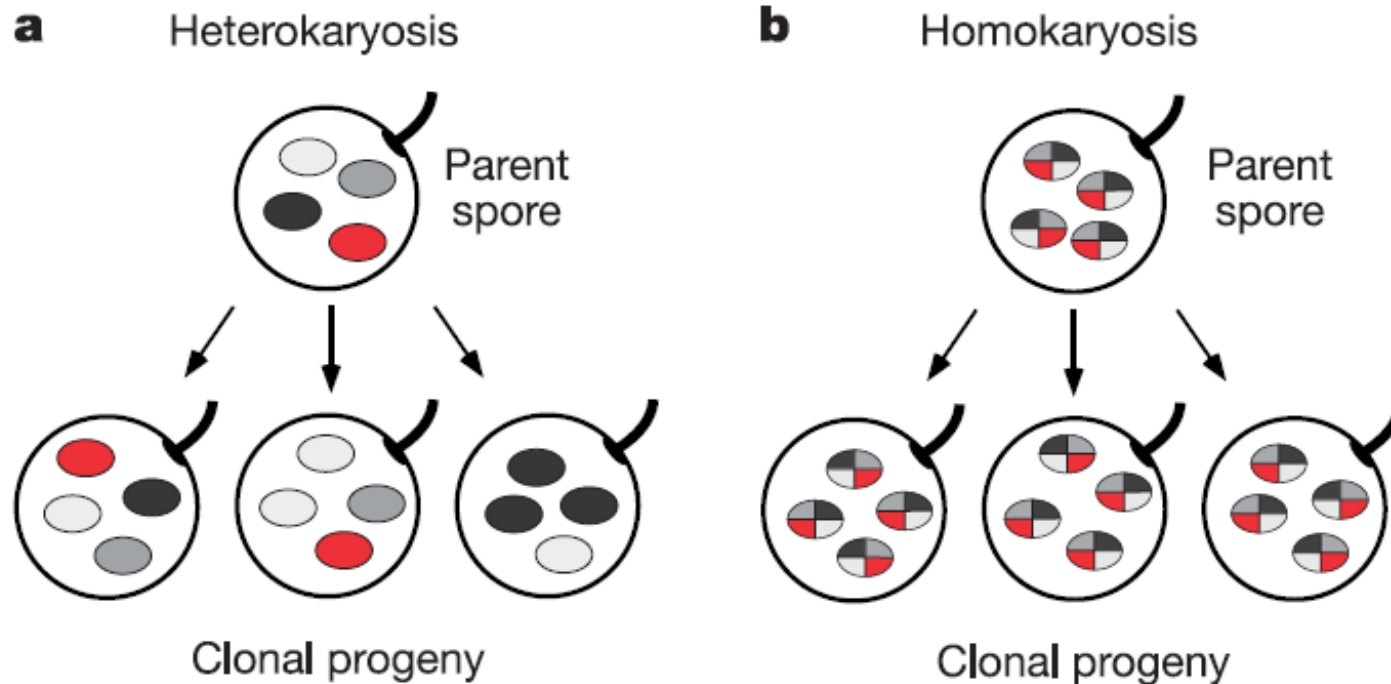
Print ISBN: 9781118951415 | Online ISBN: 9781118951446 | DOI: 10.1002/9781118951446

© 2017 John Wiley & Sons, Inc.

# Mykorrhizní houby

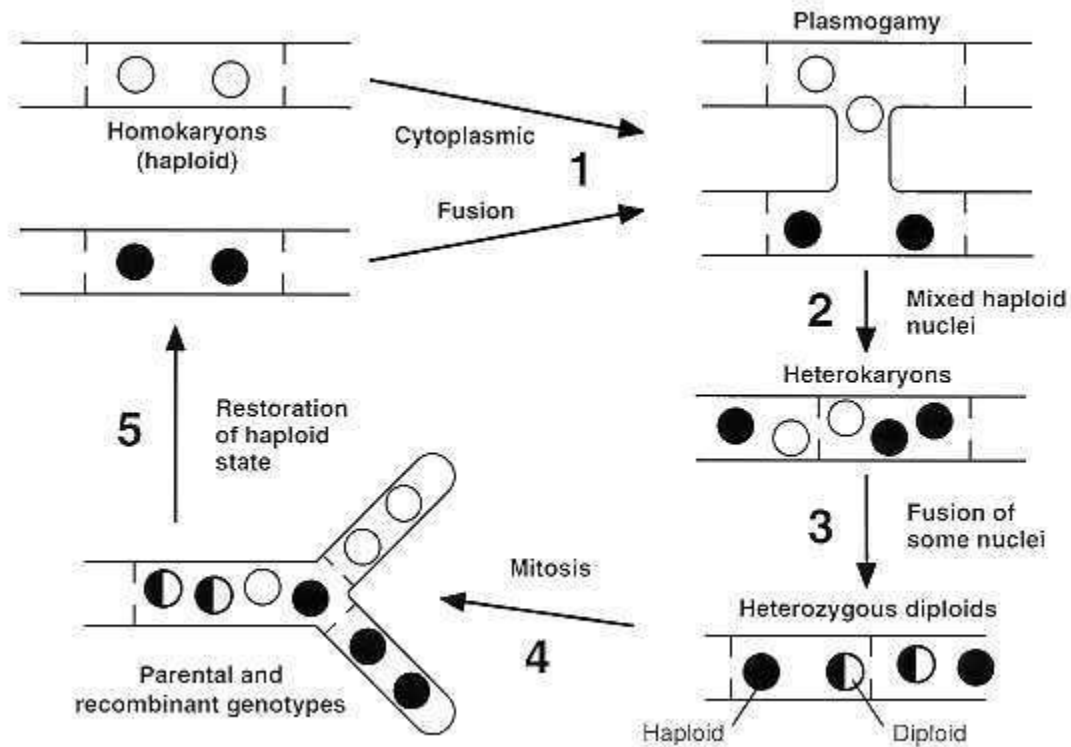
- výhradně nepohlavně se rozmnožující organismy???
- spory obsahují několik set až tisíc haploidních jader; rovněž nepřehrádkované mycelium je mnohojaderné
- genetická rozrůzněnost jader (heterokaryontní organismy) – možný mechanismus uplatňující se v evoluci namísto rekombinace alel; Mullerova rohatka (Mullers ratchet).





**Figure 1** Sorting of variants of a polymorphic marker in single-spore cultures of *Glomus*. **a**, Sorting under the heterokaryotic model; **b**, sorting under the homokaryotic model. Variants of the polymorphic genetic marker contained in nuclei are represented by different colours.

# Parasexual



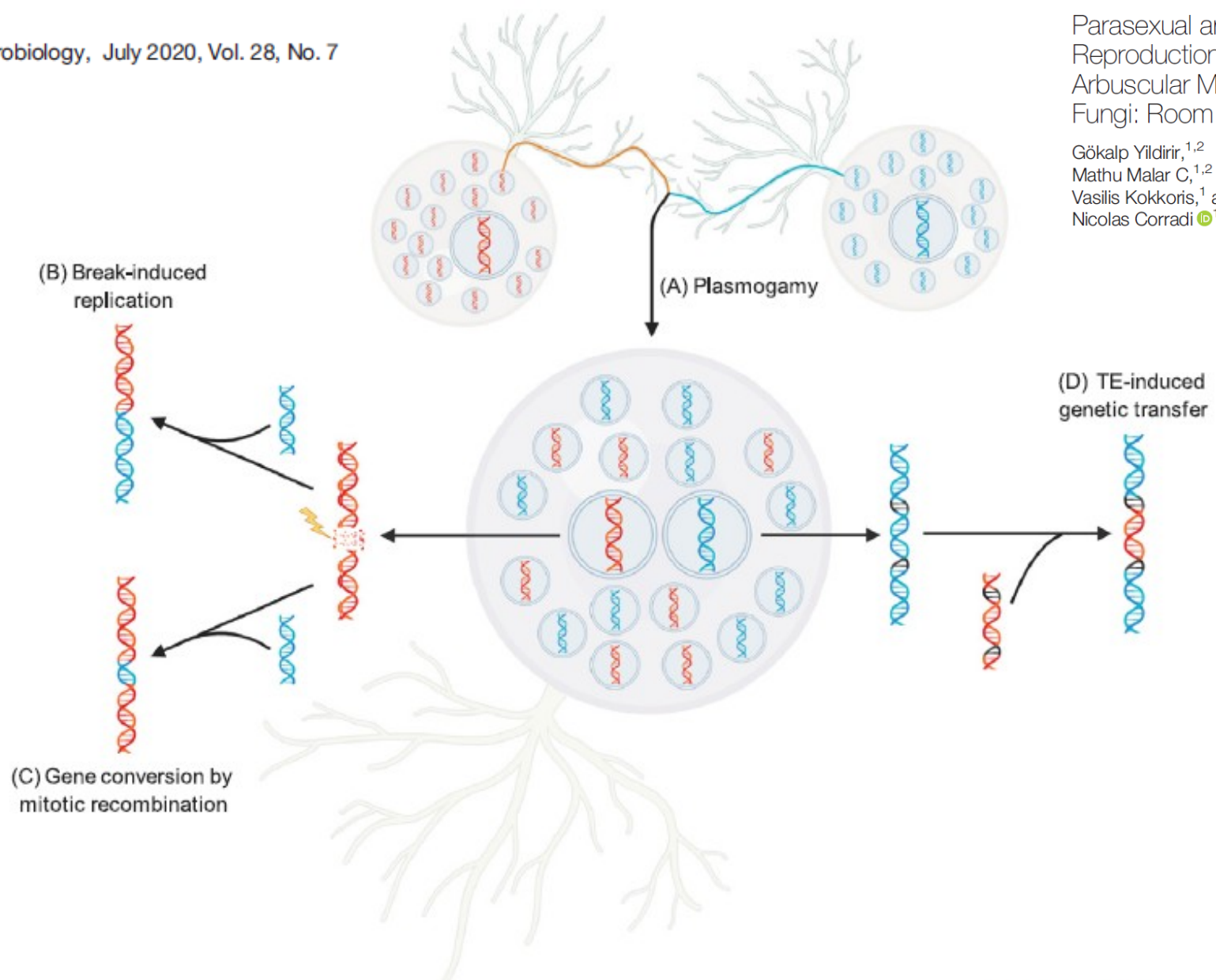


Figure 1. Potential Parasexual Mechanisms Driving Genetic Diversity in Arbuscular Mycorrhizal Fungi. Diagram illustrating potential parasexual mechanisms driving genetic diversity in arbuscular mycorrhizal fungi. (A) Plasmogamy: Fusion of two different parental hyphae. (B) Break-induced replication: A DNA double-strand break in the dikaryon leads to the synthesis of a new DNA strand, creating a recombinant molecule. (C) Gene conversion by mitotic recombination: A DNA double-strand break is repaired using a homologous chromosome as a template, resulting in a recombinant chromosome. (D) TE-induced genetic transfer: Transposable elements (TEs) facilitate the movement of DNA between chromosomes, leading to genetic rearrangements.

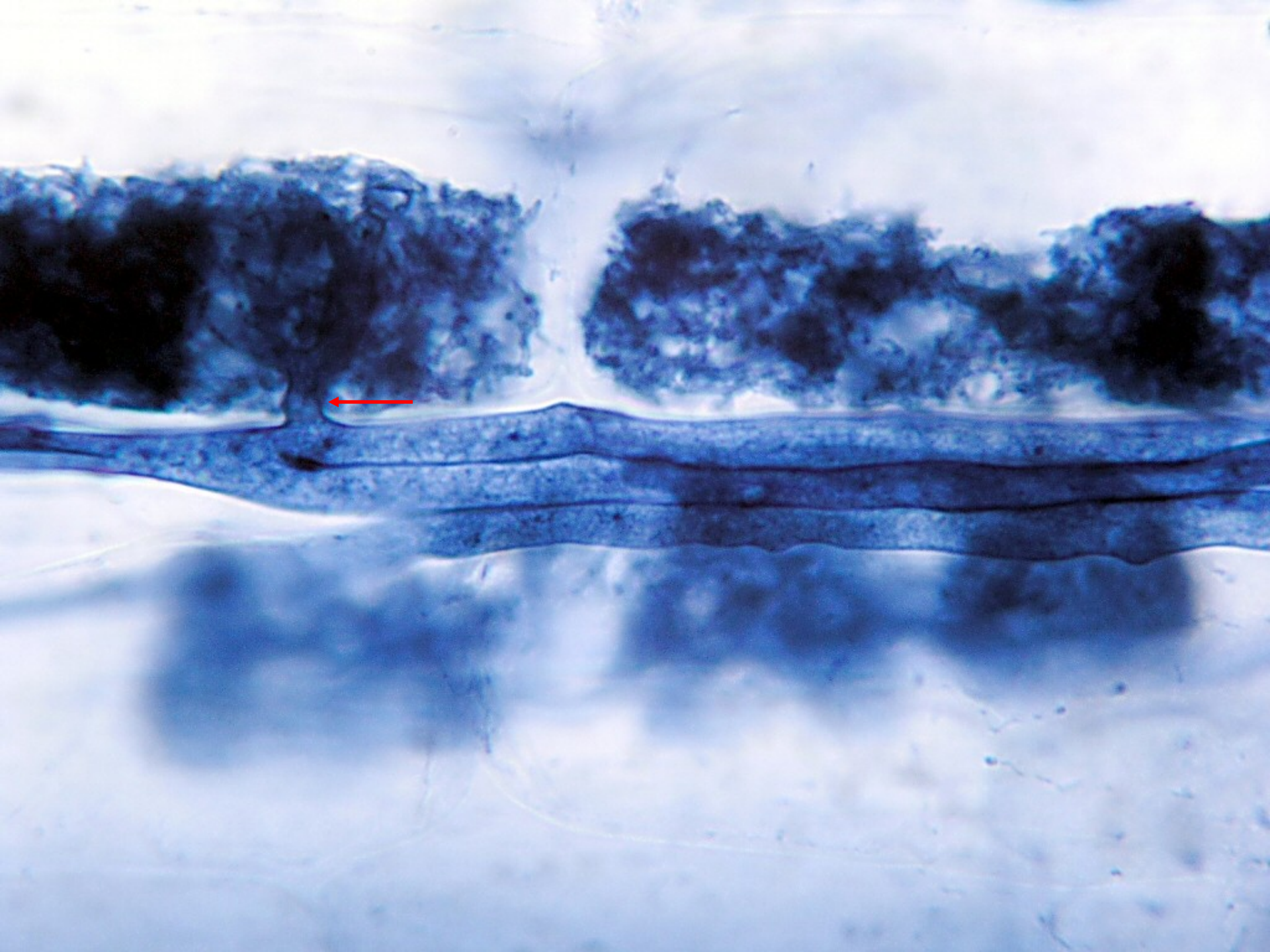


- **Arbuskula** (lat. arbuscula = stromeček; angl. arbuscule)
  - vnitrobuněčná struktura
  - považována za hlavní místo látkové výměny mezi hostitelem a symbiontem
  - několikanásobné dichotomické větvení kmenové (trunk) hyfy  $\Rightarrow$  zvětšení povrchu houby uvnitř kortikální buňky
  - povrch arbuskuly obalen periarbuskulární membránou
  - poměrně krátká životnost arbuskulí

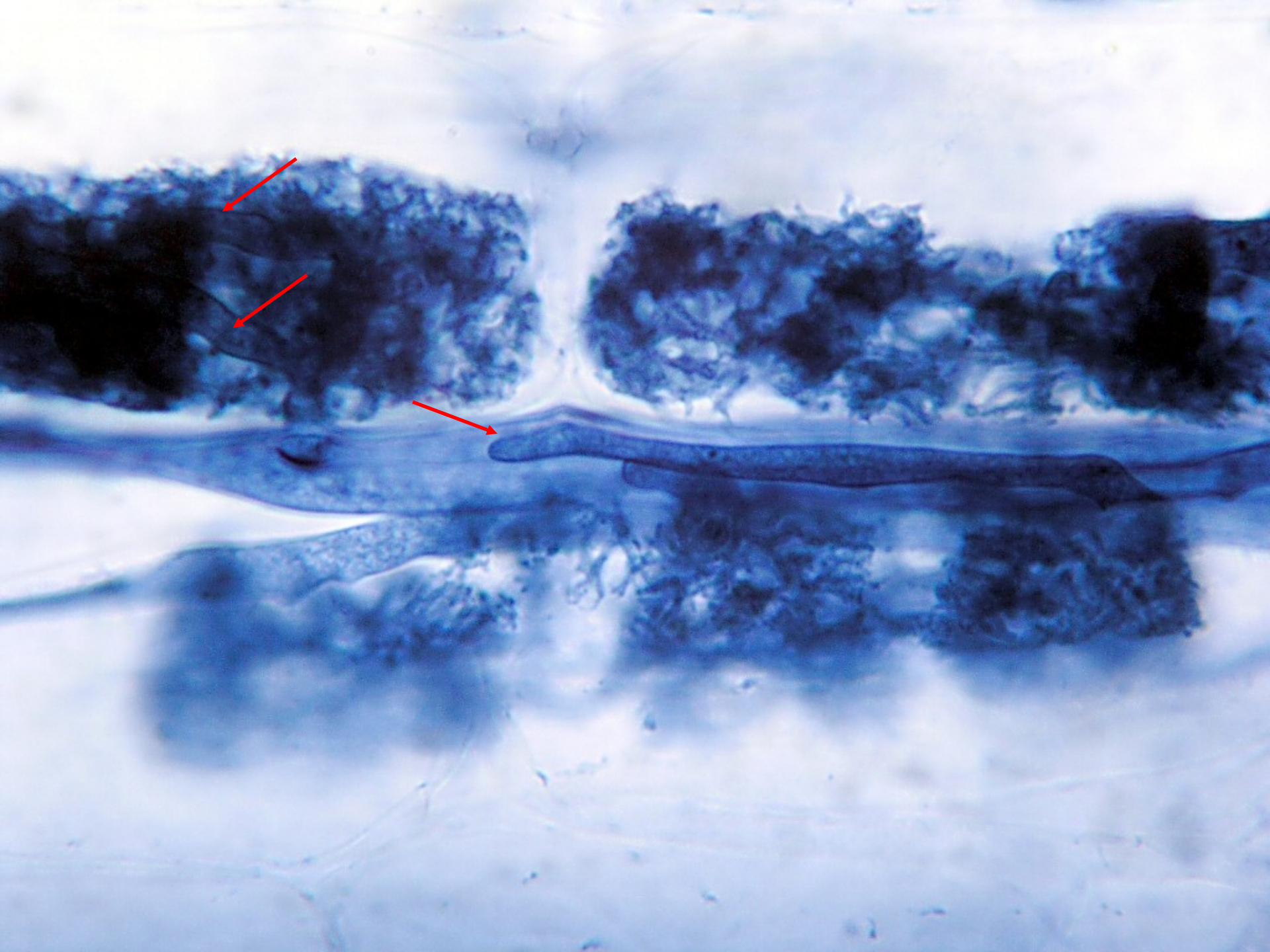




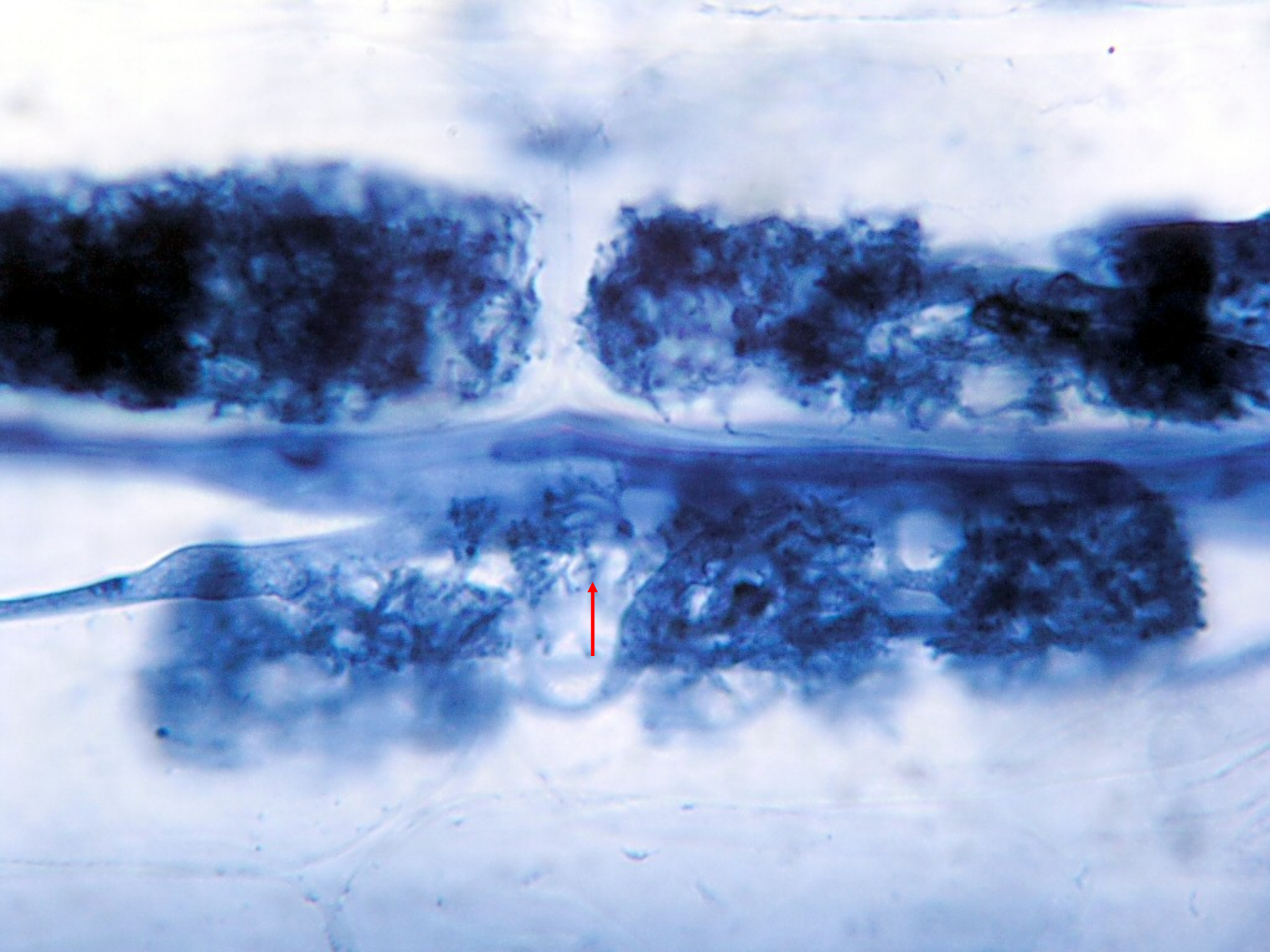




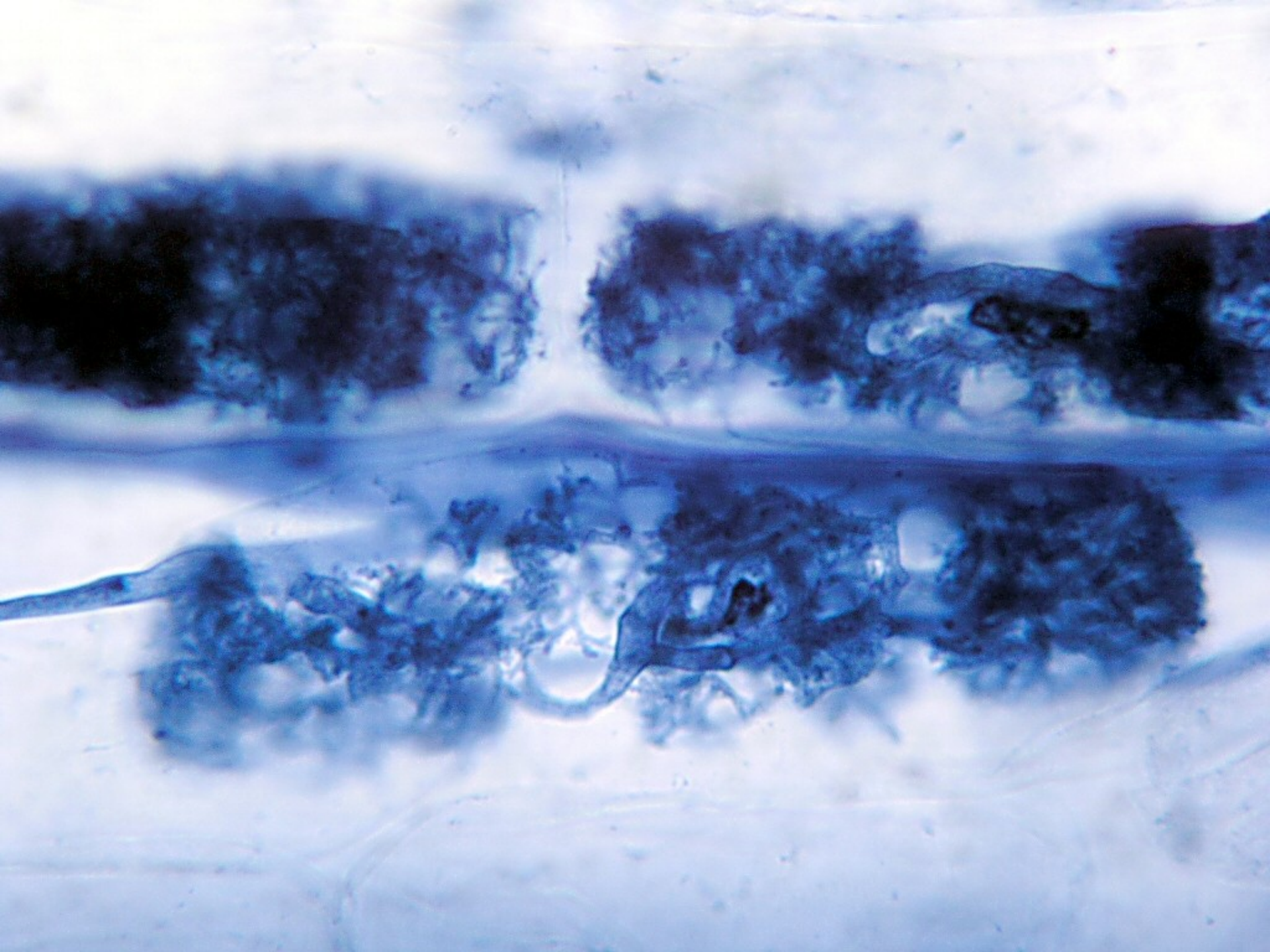




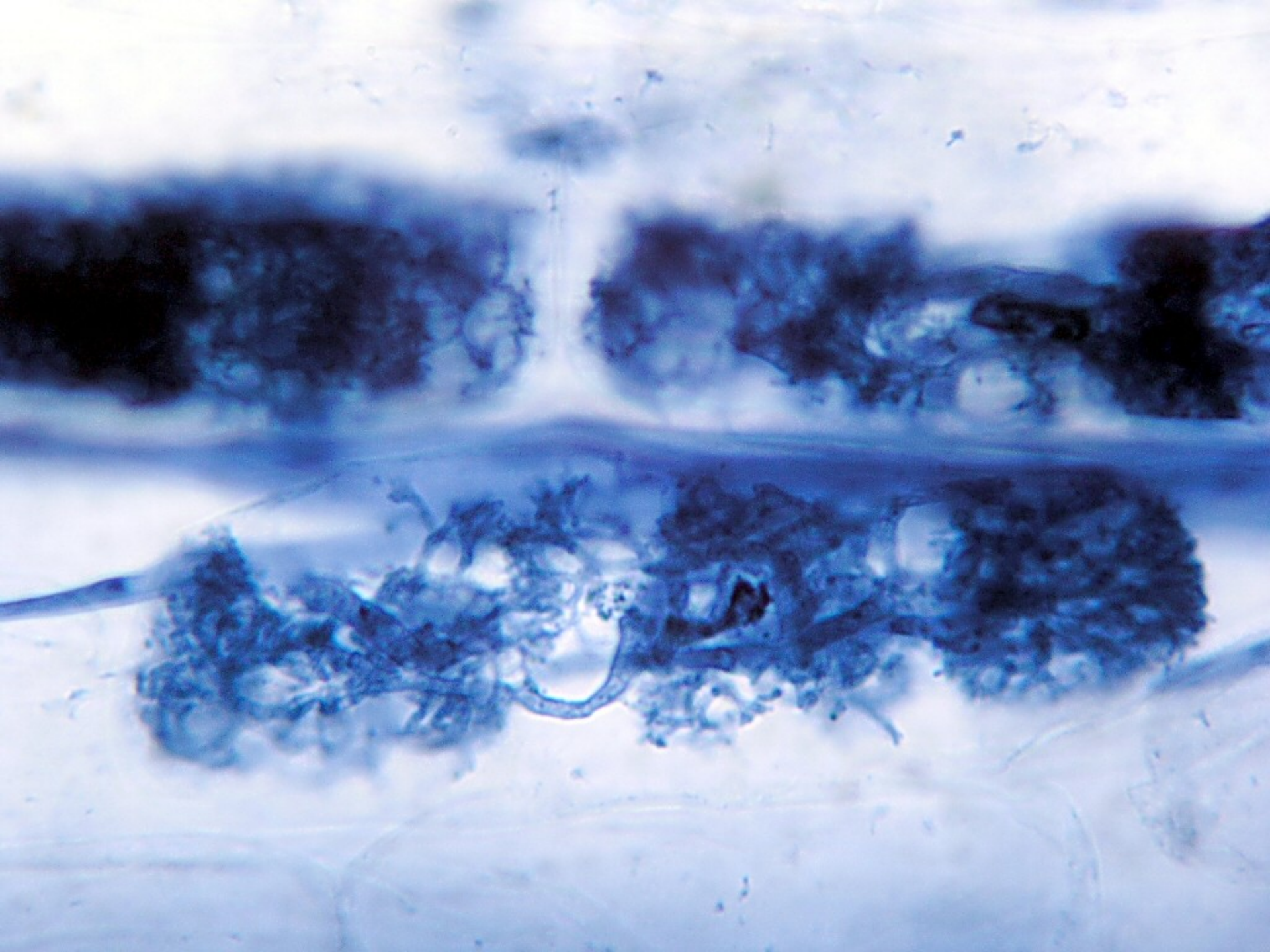




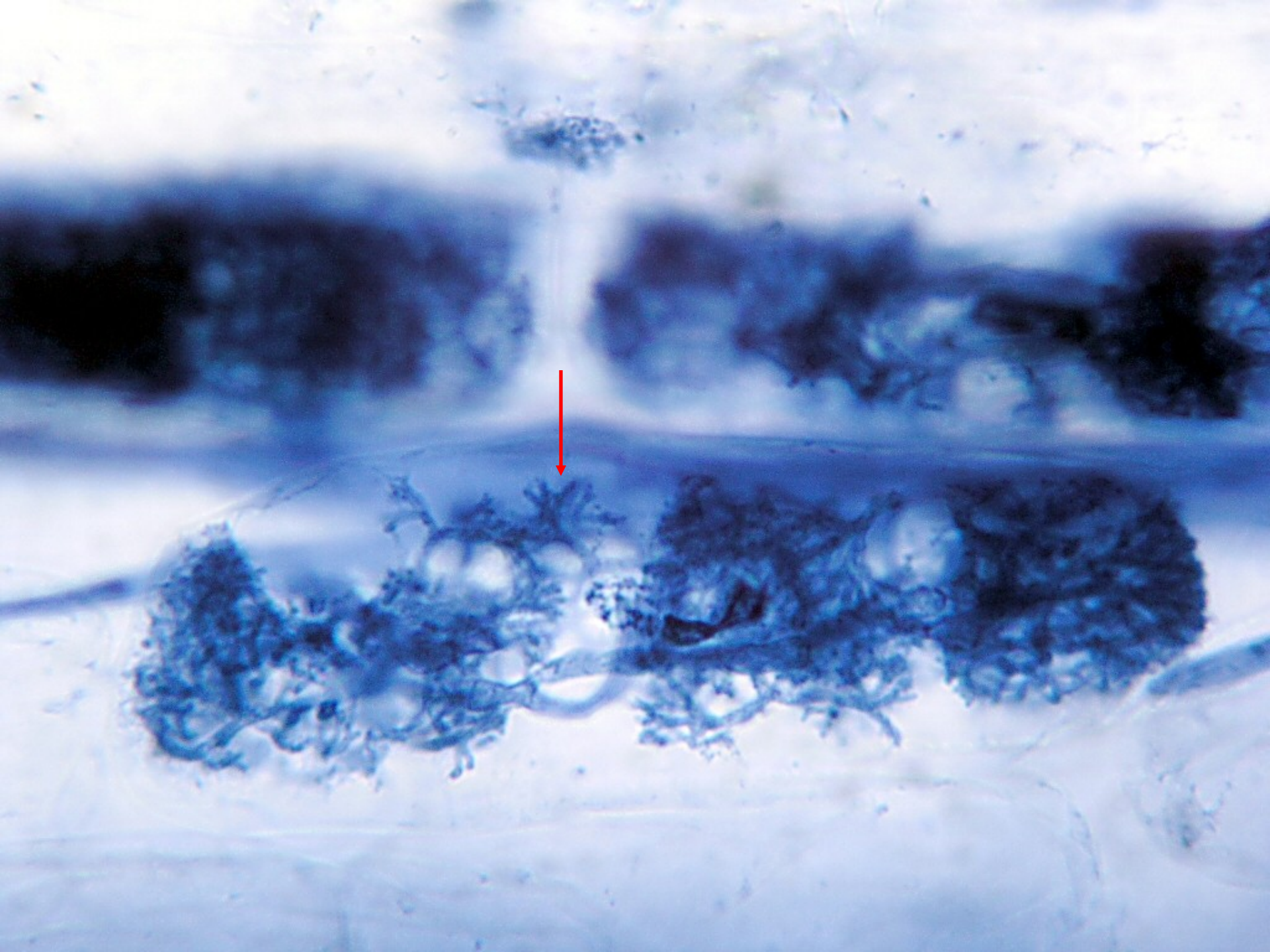




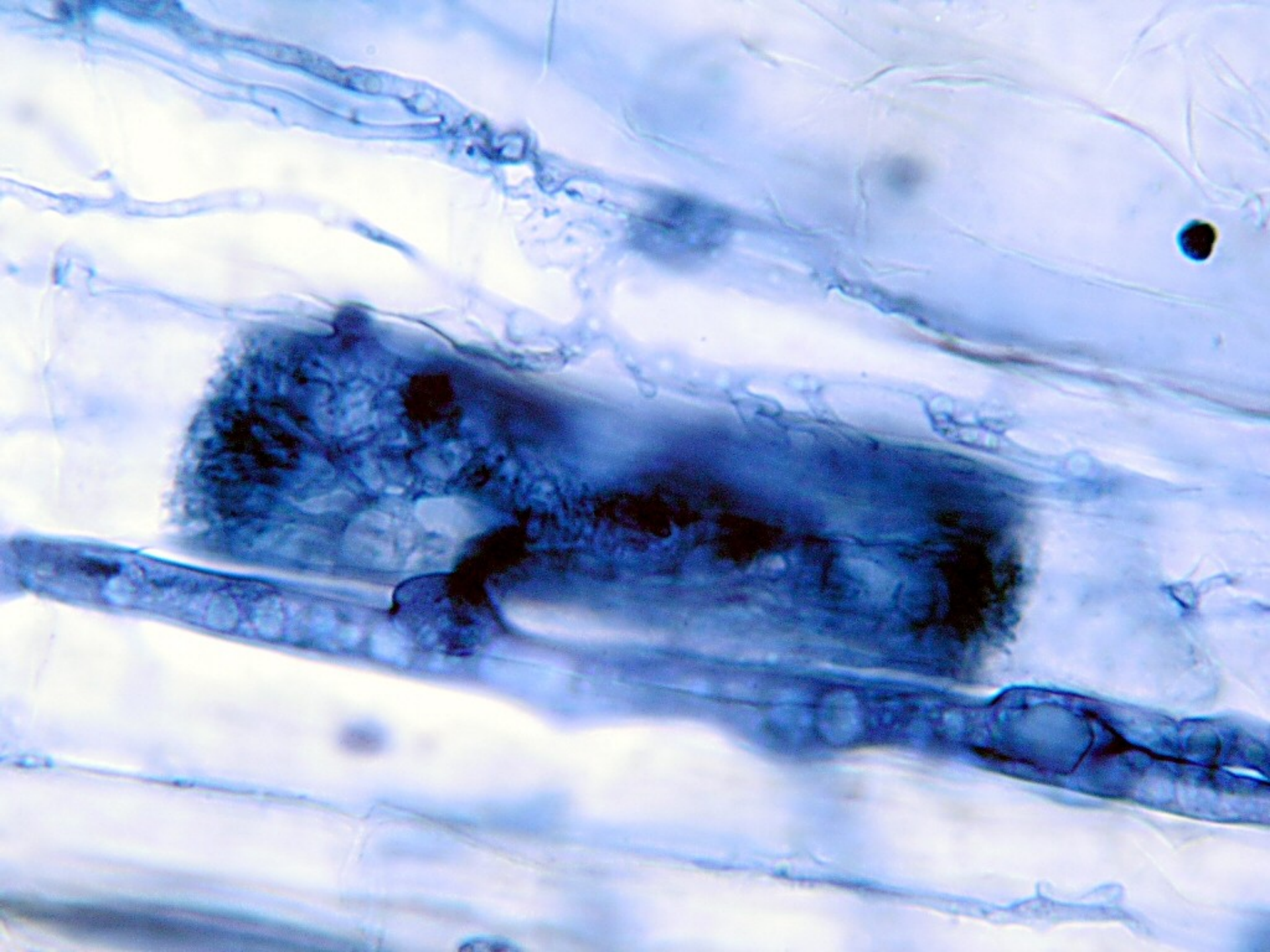




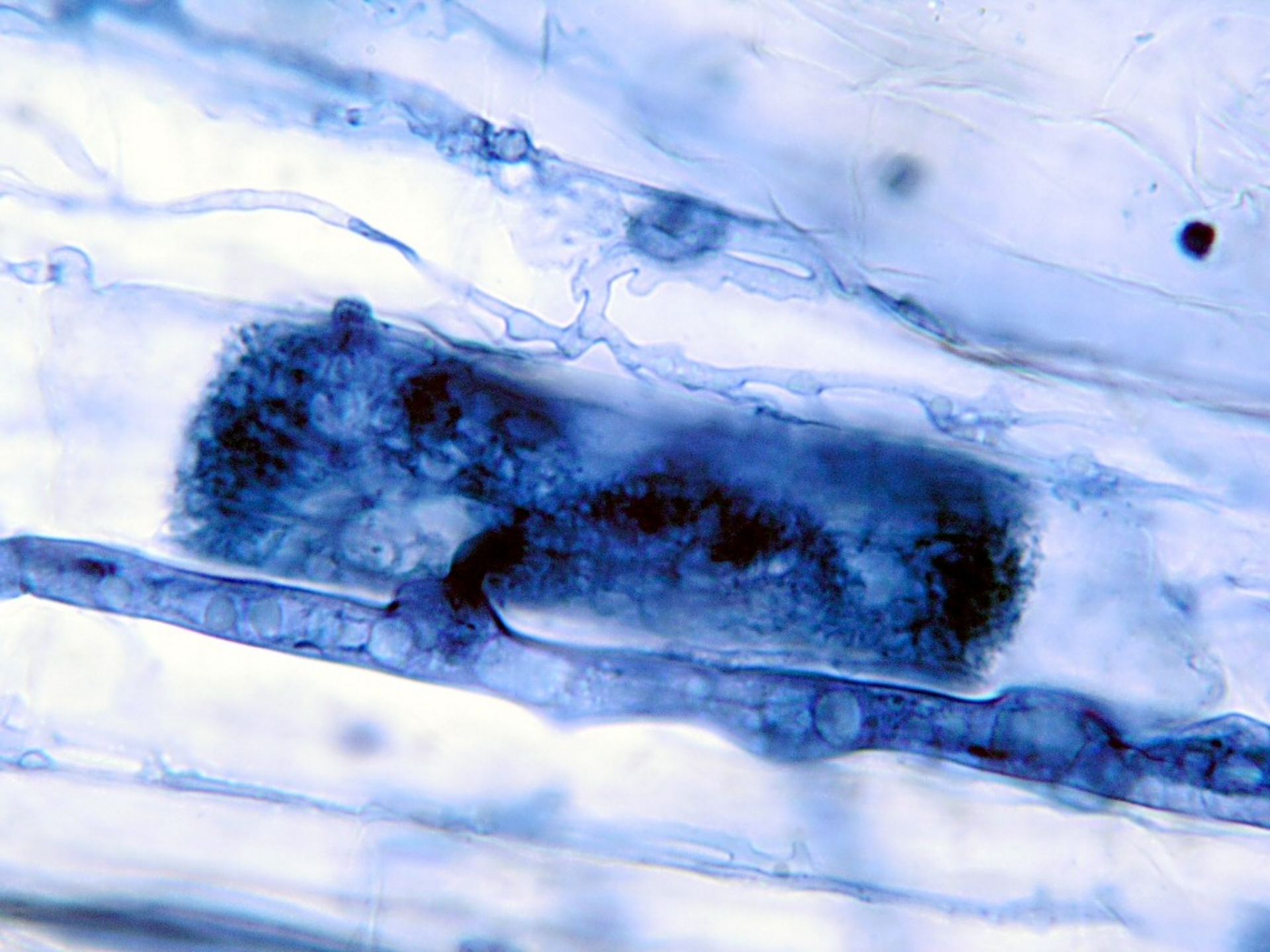




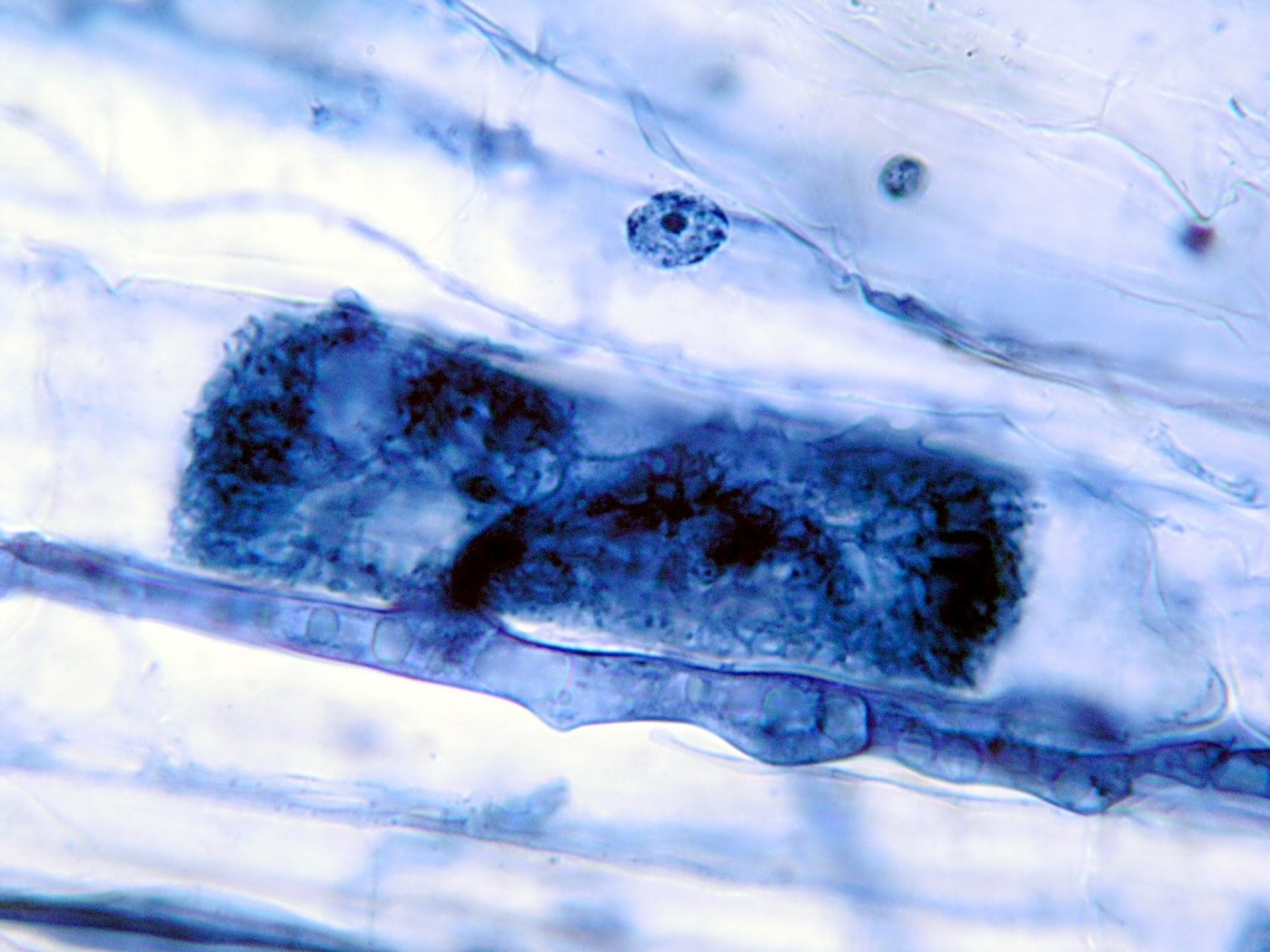




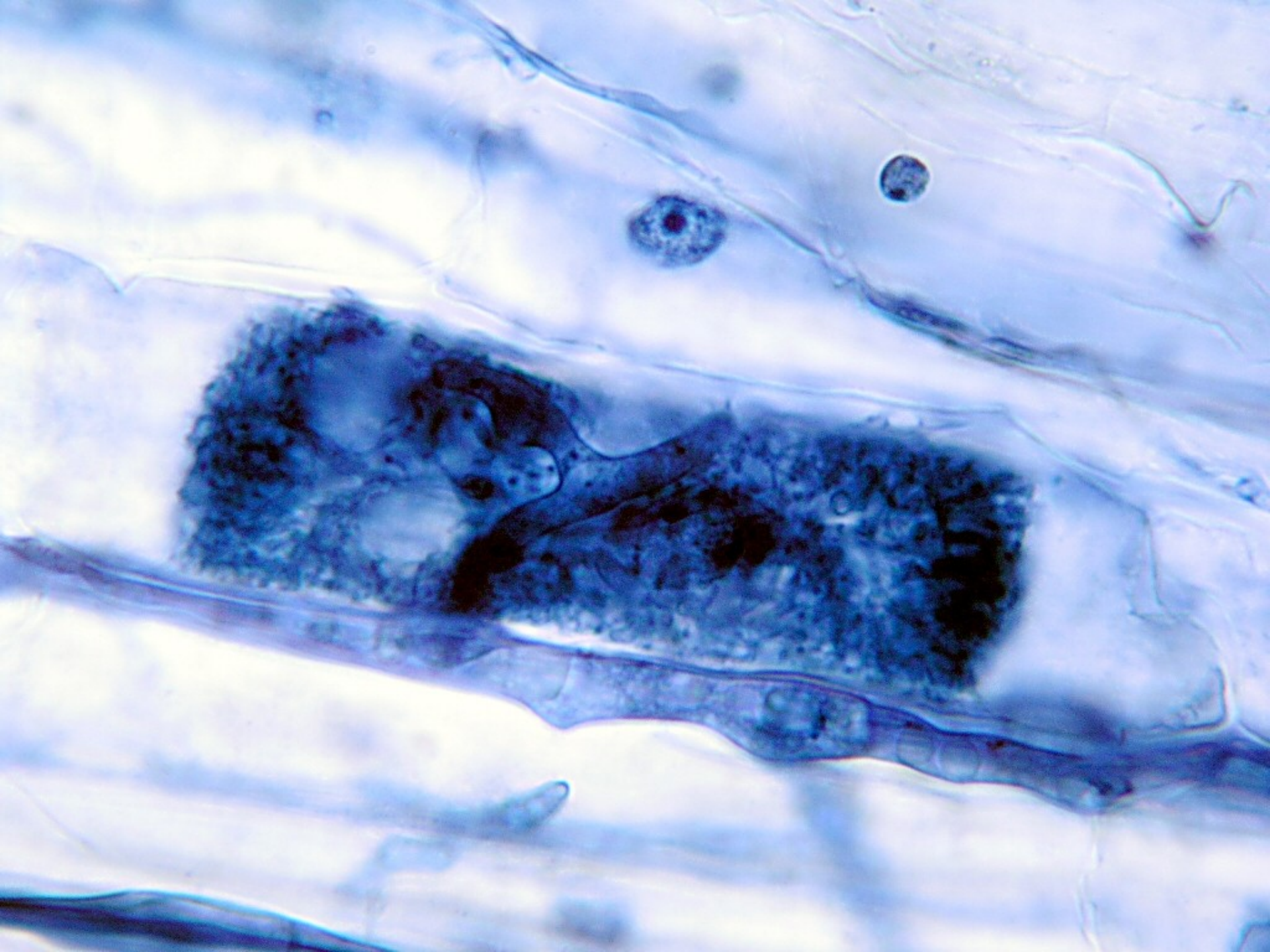




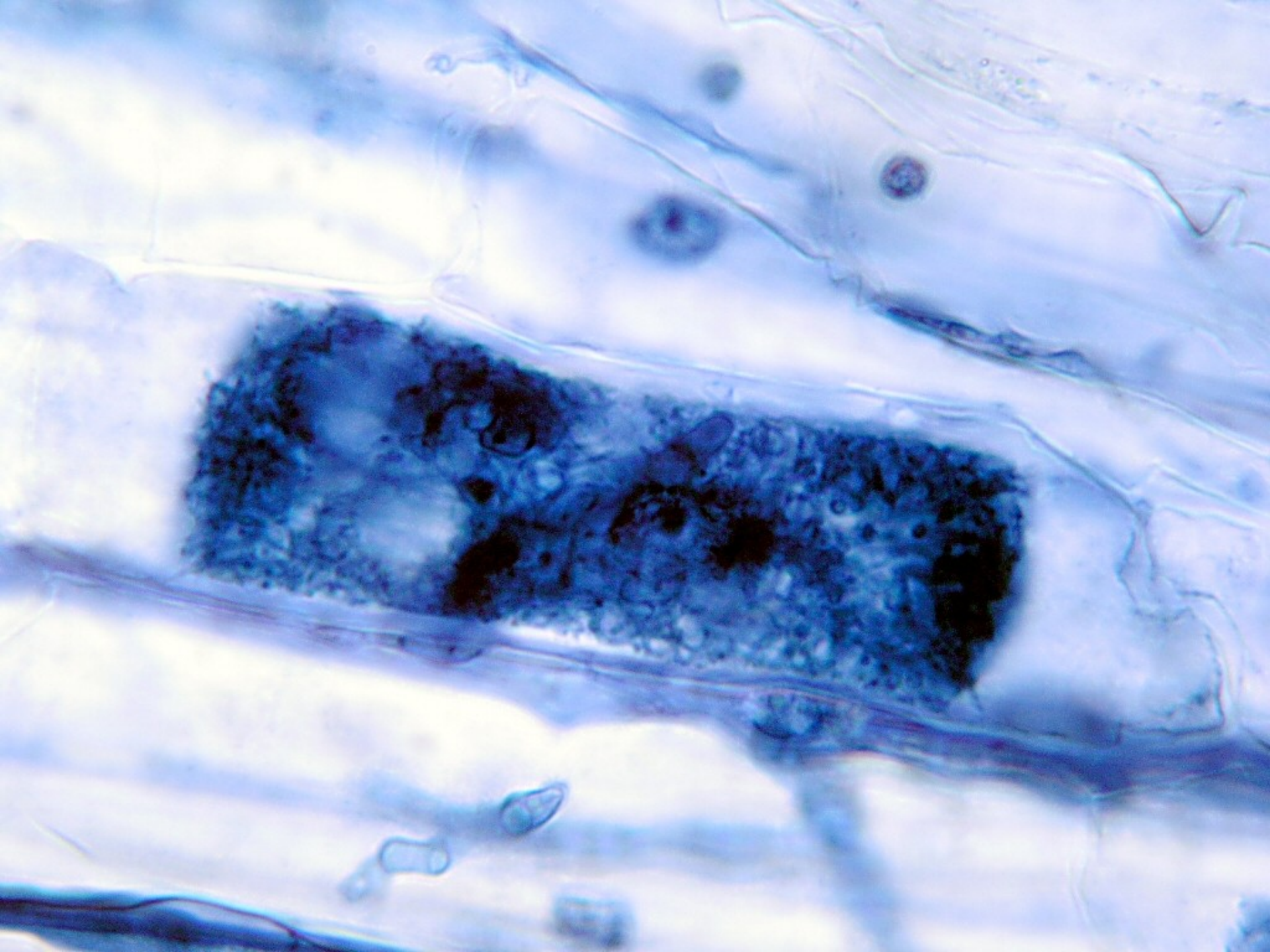




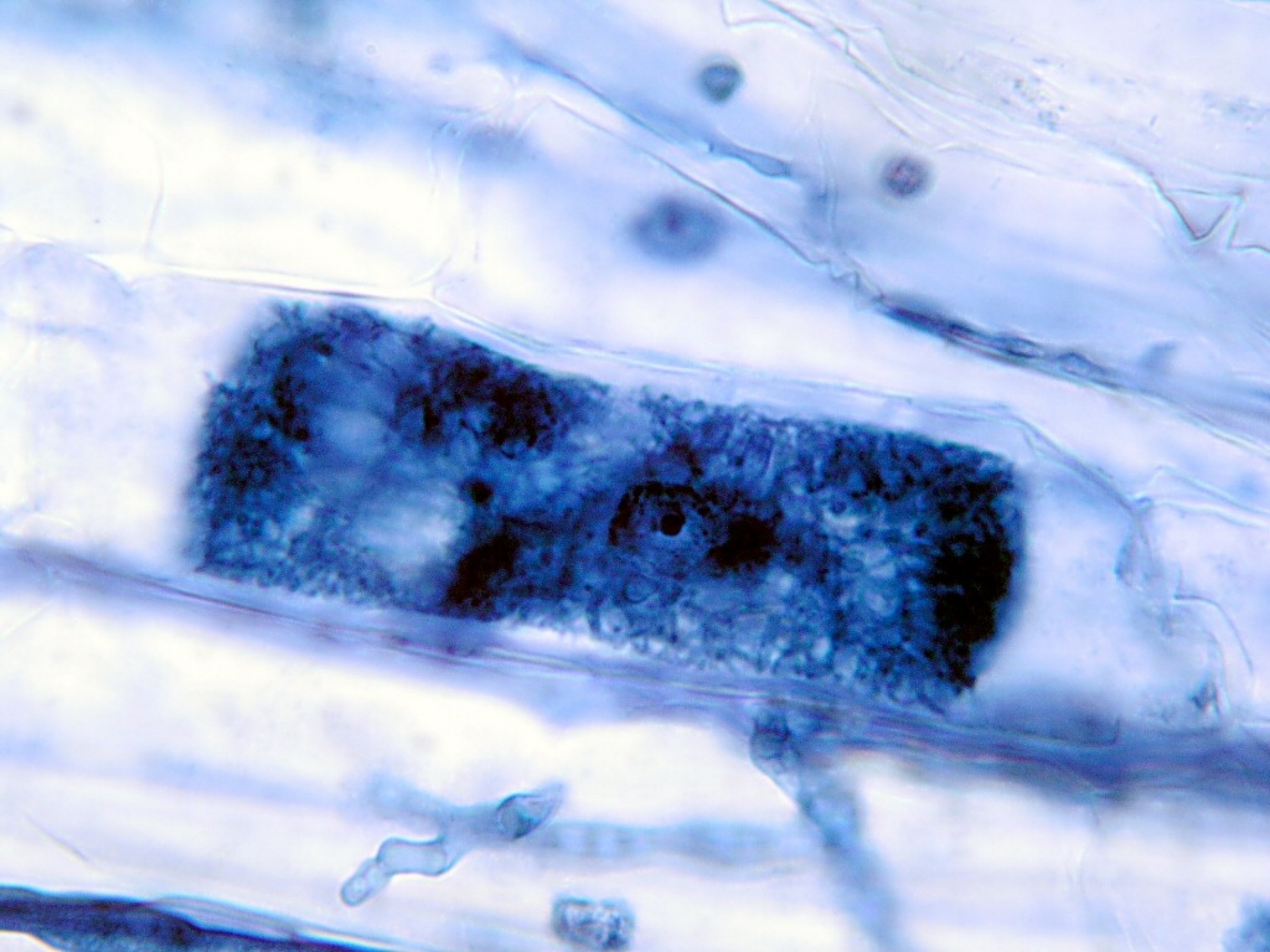




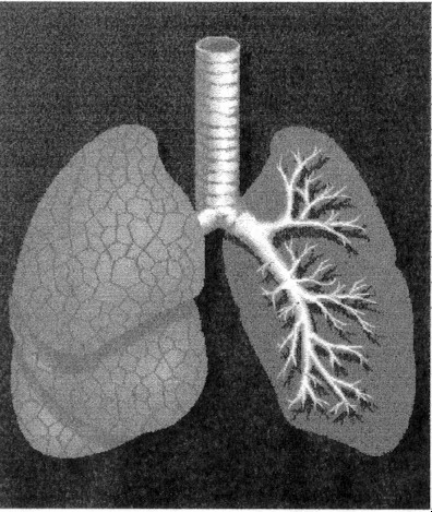
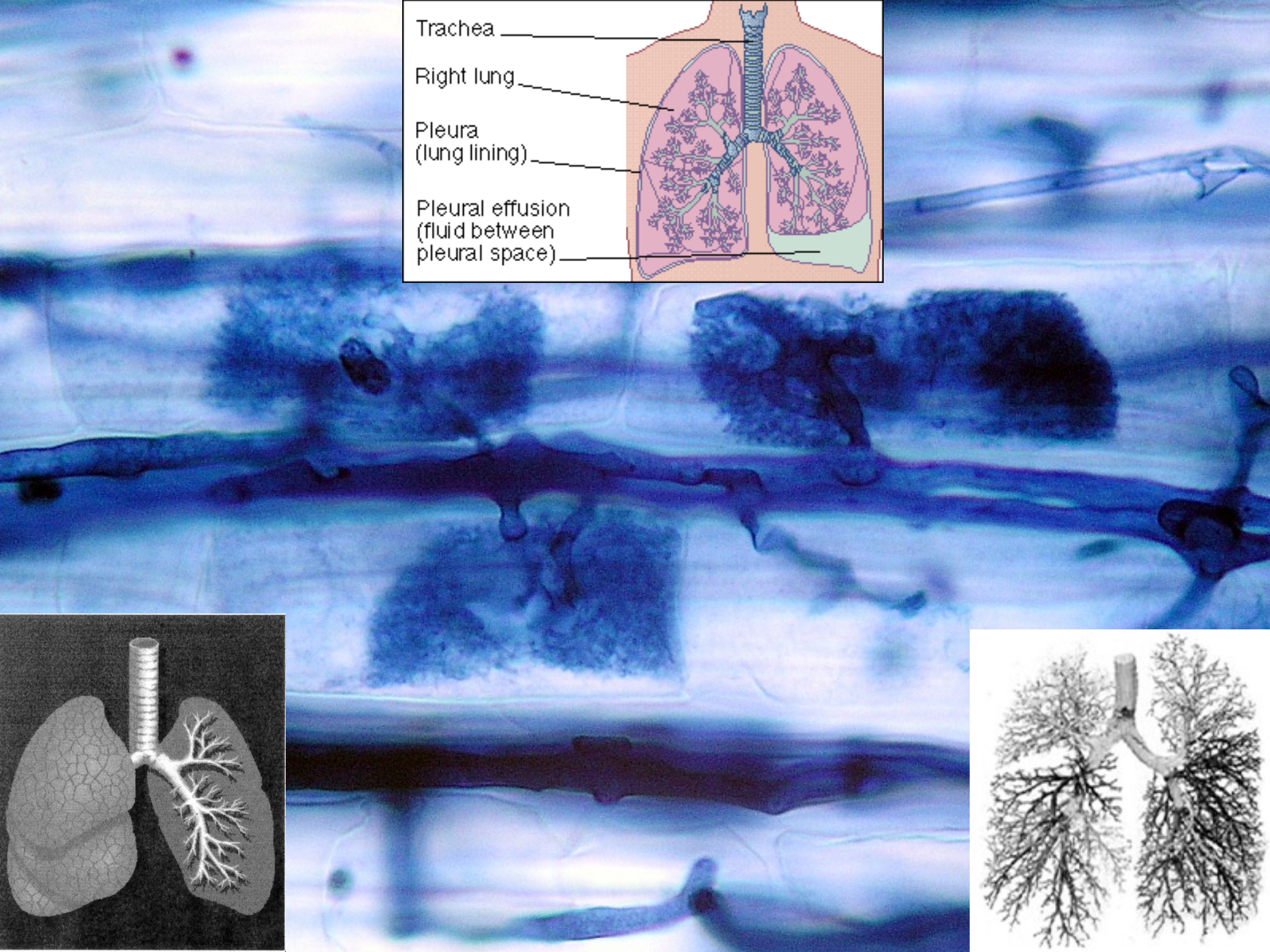
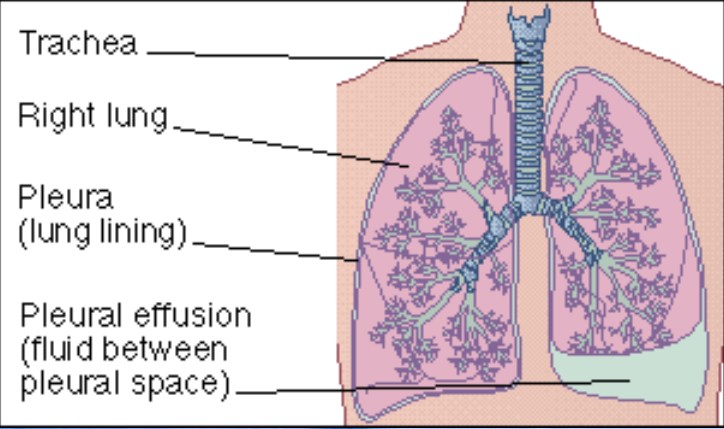






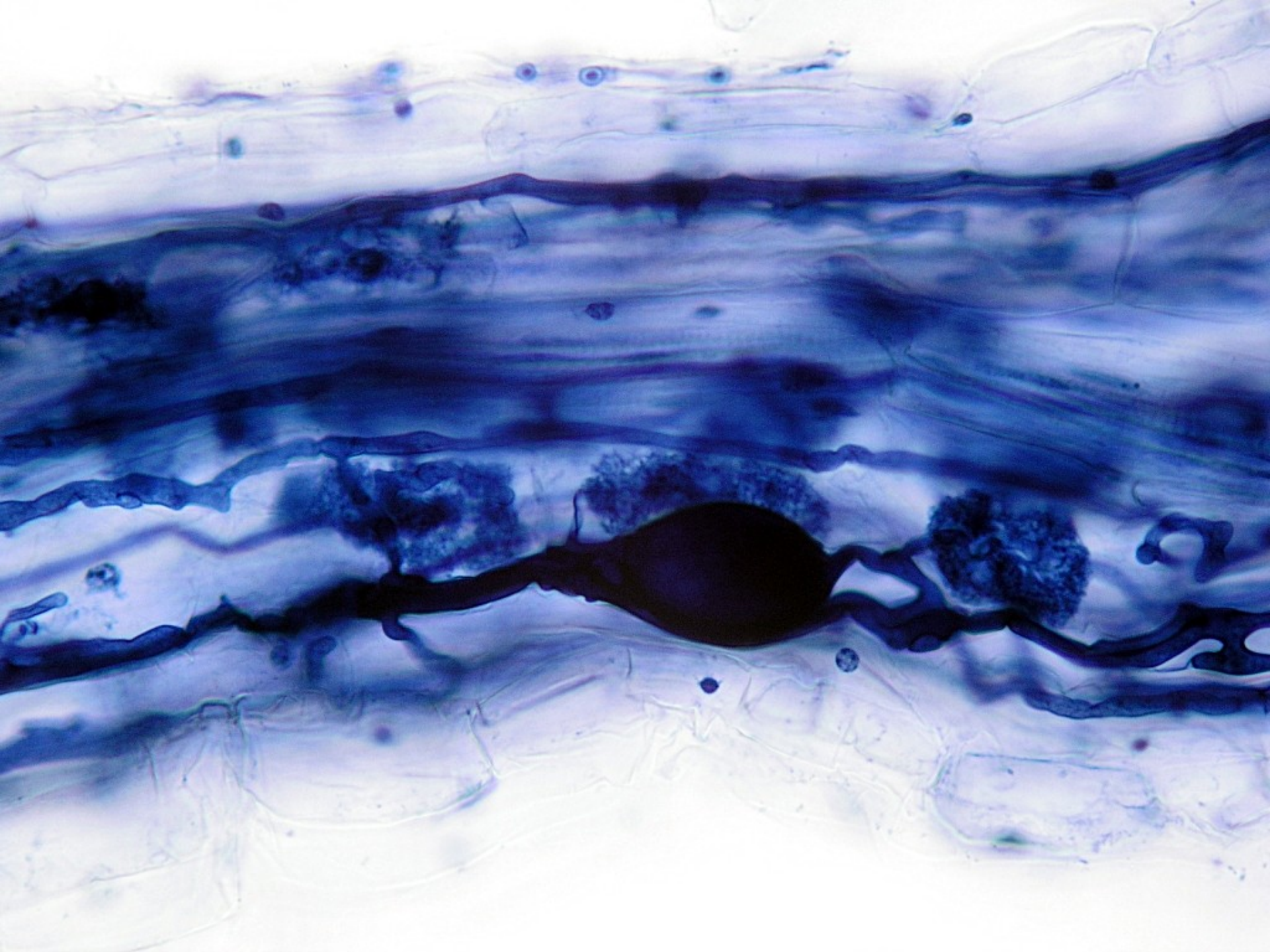




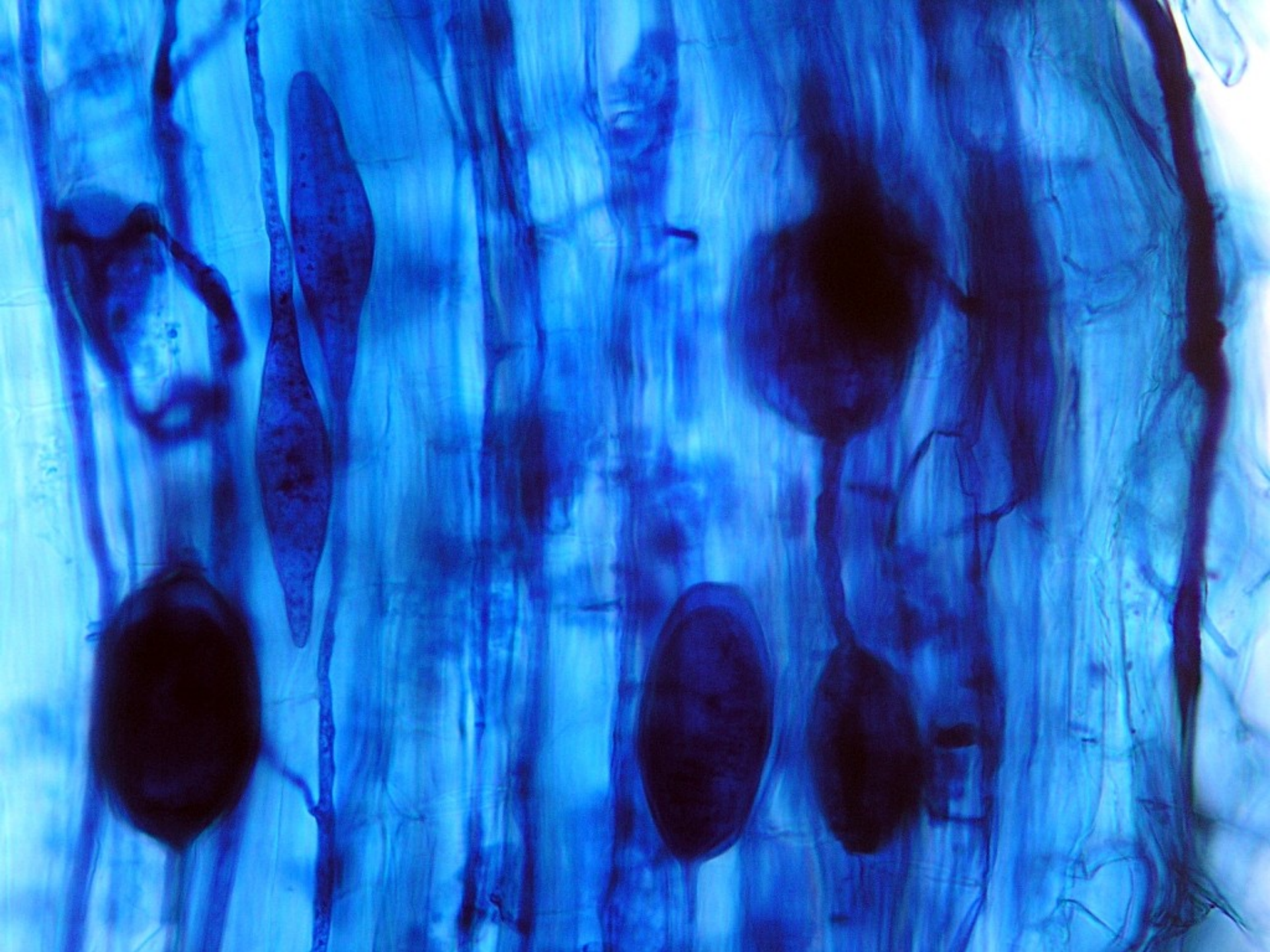


- **Vezikula** (lat. vesicula = měchýřek; angl. vesicle)
  - vnitrokořenová struktura, vnitro- i mezibuněčná
  - považována za zásobní strukturu – lipidy
  - víceméně kulovité rozšíření hyfy, neoddělené od mycelia septem; terminální a interkalární vezikly
  - vytváří je pouze zástupci podřádu *Glomineae*, zástupci podřádu *Gigasporineae* je nevytváří
  - vezikulo-arbuskulární mykorhiza





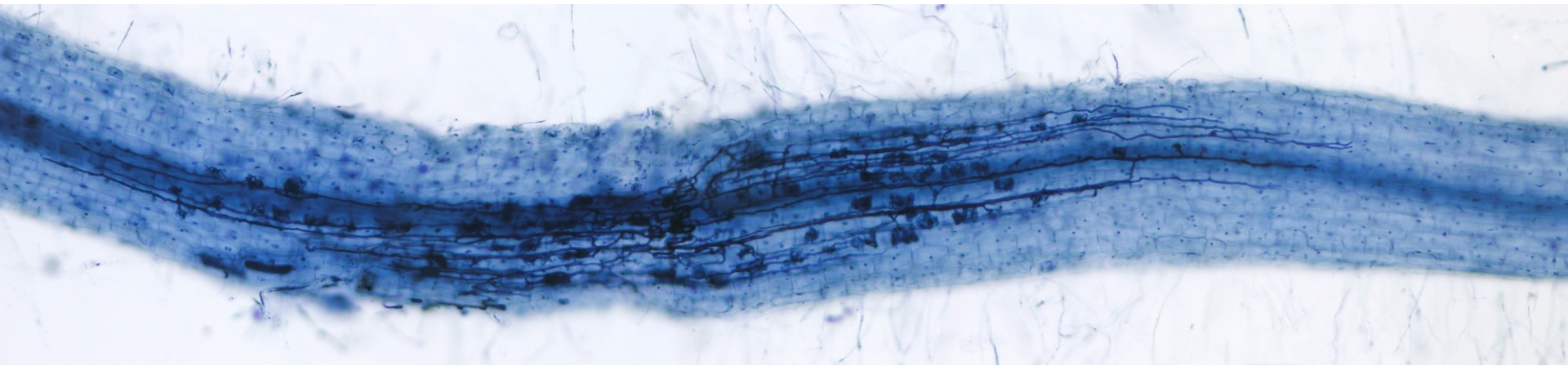




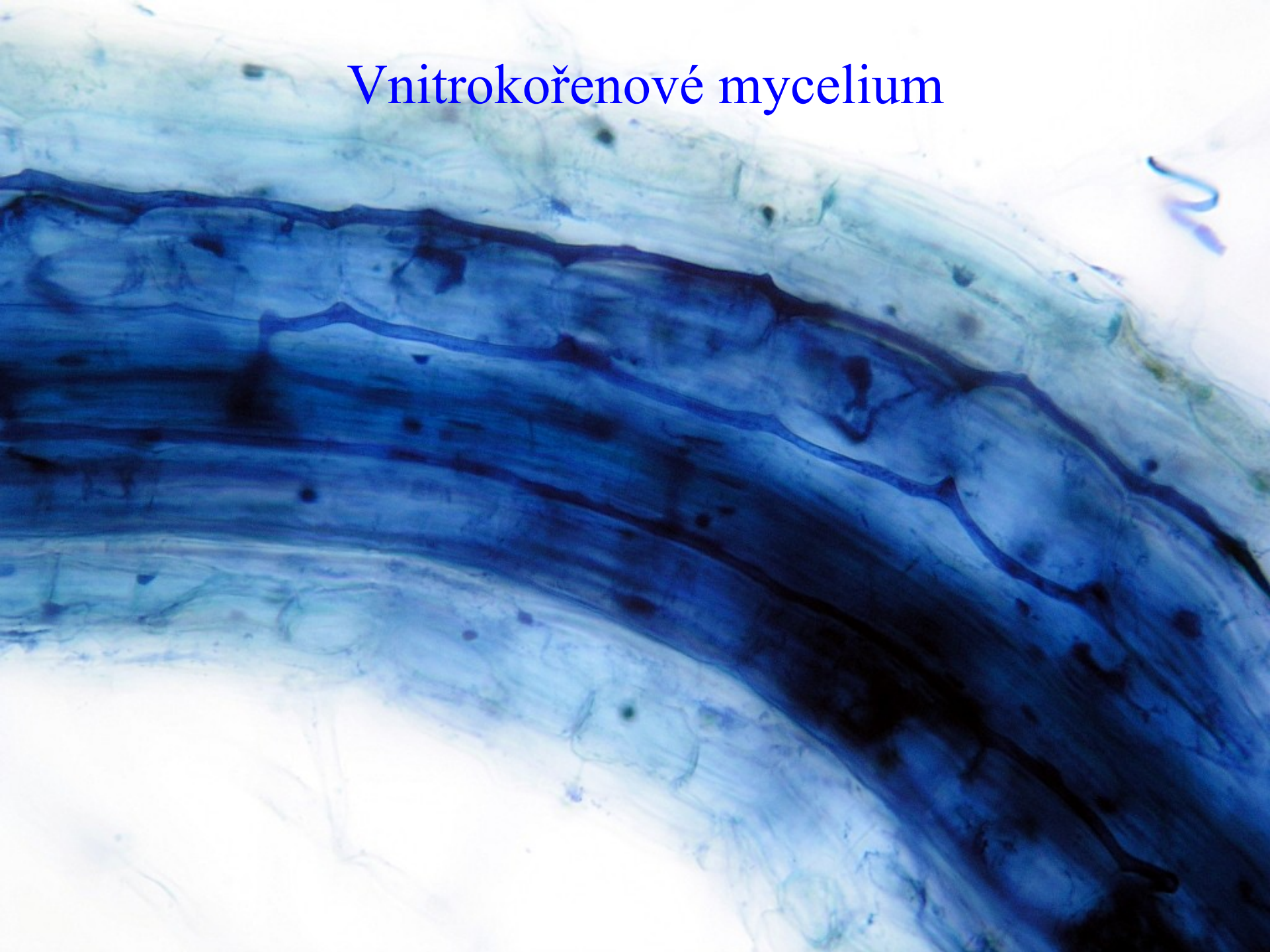


- hyfy (mycelium), pomocné buňky, spory
  - vnitrokořenné a mimokořenné mycelium
  - typicky nepřehrádkované, při kontrakci cytoplazmy z odumírajících částí mycelia se septa vytvářejí
  - mimokořenné mycelium: auxiliární (pomocné) buňky a BASy (branched absorbing structures)
    - auxiliární buňky – analog vezikulí? ; pouze u podřádu *Gigasporineae*; auxiliary vesicles, external vesicles
    - BAS - struktura analogická arbuskulím?
  - apresorium (terček): ztloustlá a zpoštěná hyfa v místě penetrace do kořene
  - nikdy se netvoří rhizomorfy!

## Vnitrokořenové mycelium

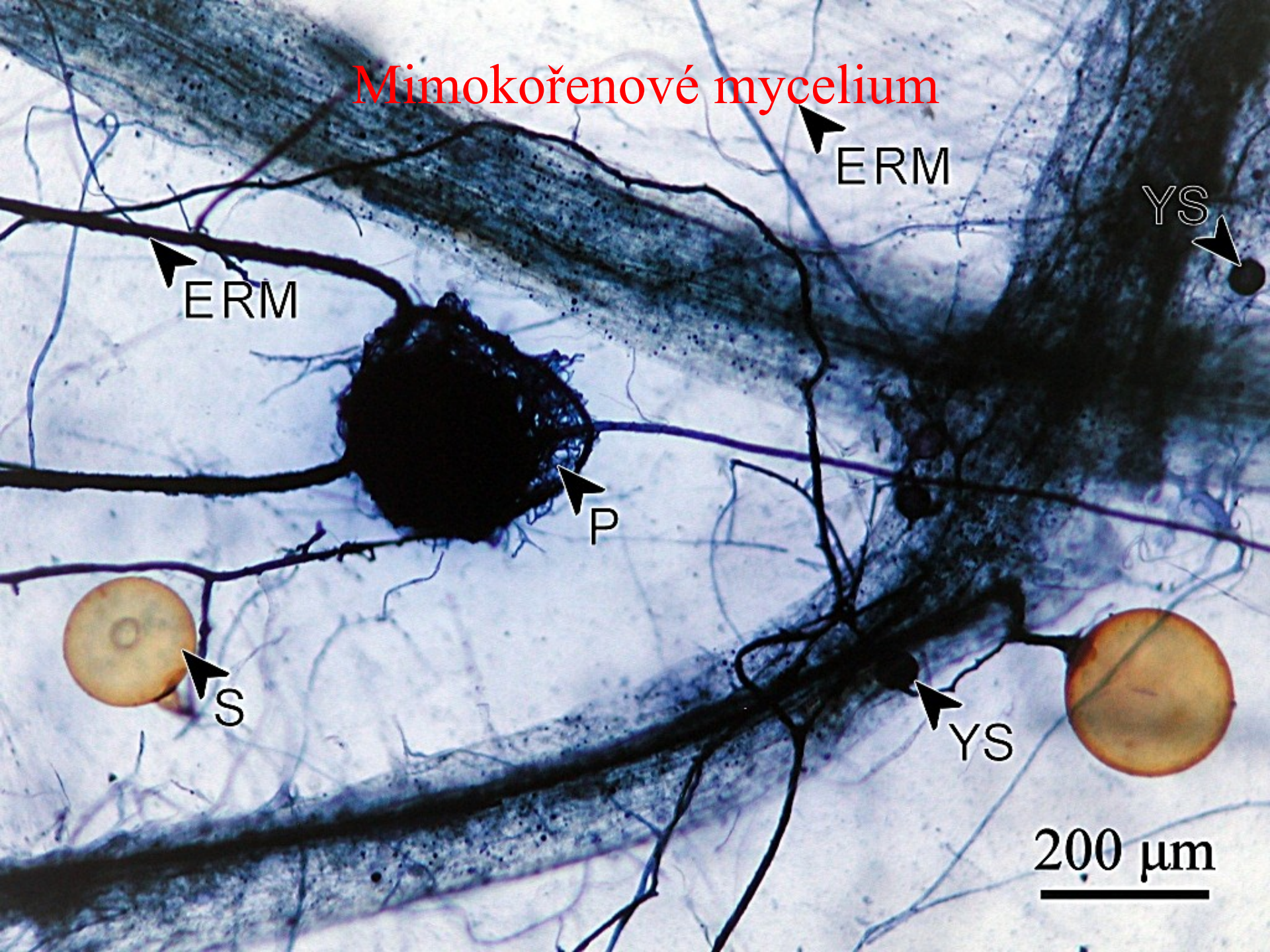


# Vnitrokořennové mycelium





# Mimokořenové mycelium



ERM

ERM

P

S

YS

YS

200 μm



# Mimokořenné mycelium

ERM

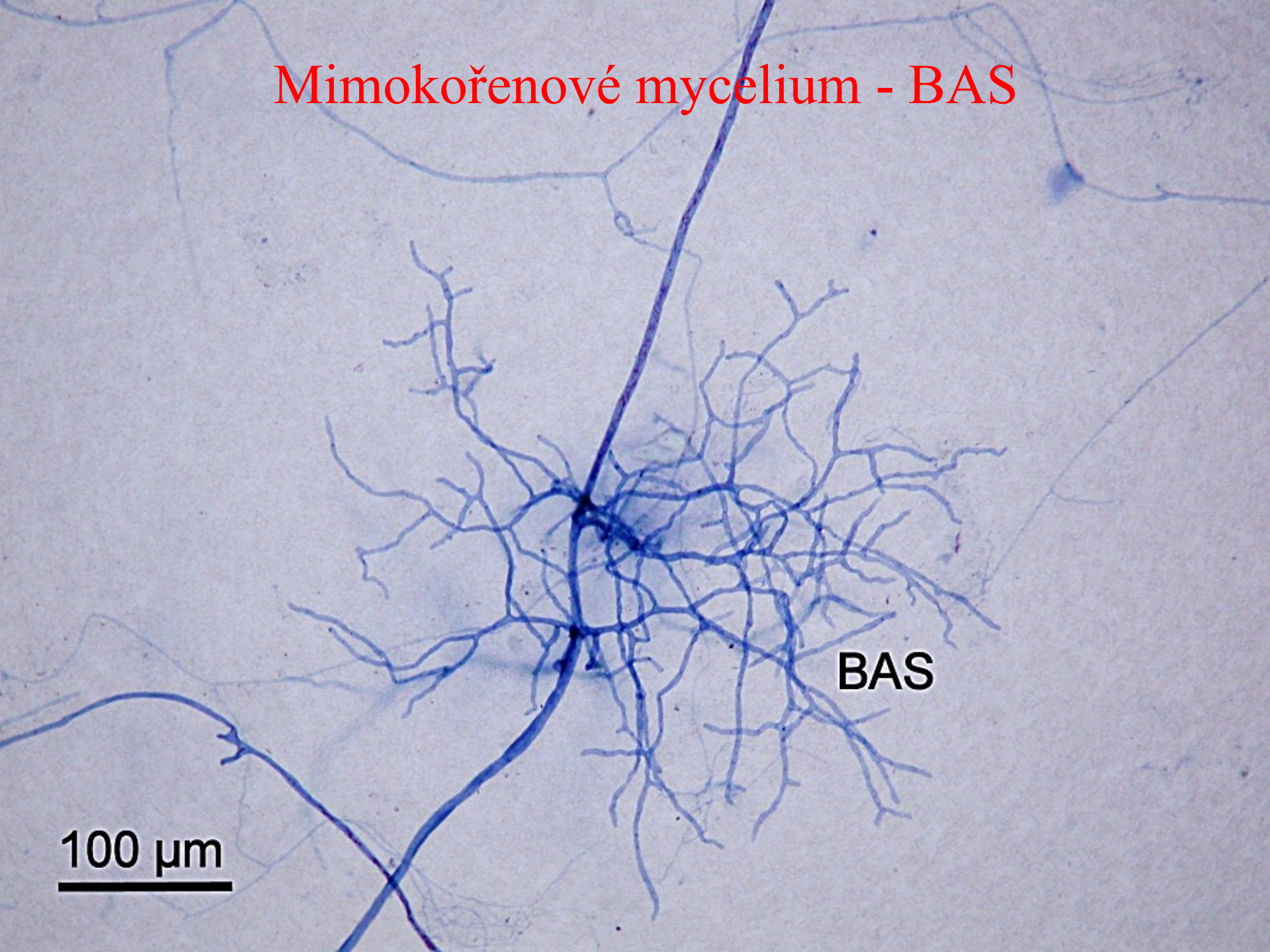
ERM

100  $\mu\text{m}$

A light micrograph showing a network of plant cells with thick, dark blue-stained cell walls. The cells are roughly polygonal and interconnected. Several small, dark blue-stained structures are visible within the cells, labeled as 'ERM' (extraradical mycelium). A scale bar in the bottom right corner indicates a length of 100 micrometers.



# Mimokořenové mycelium - BAS

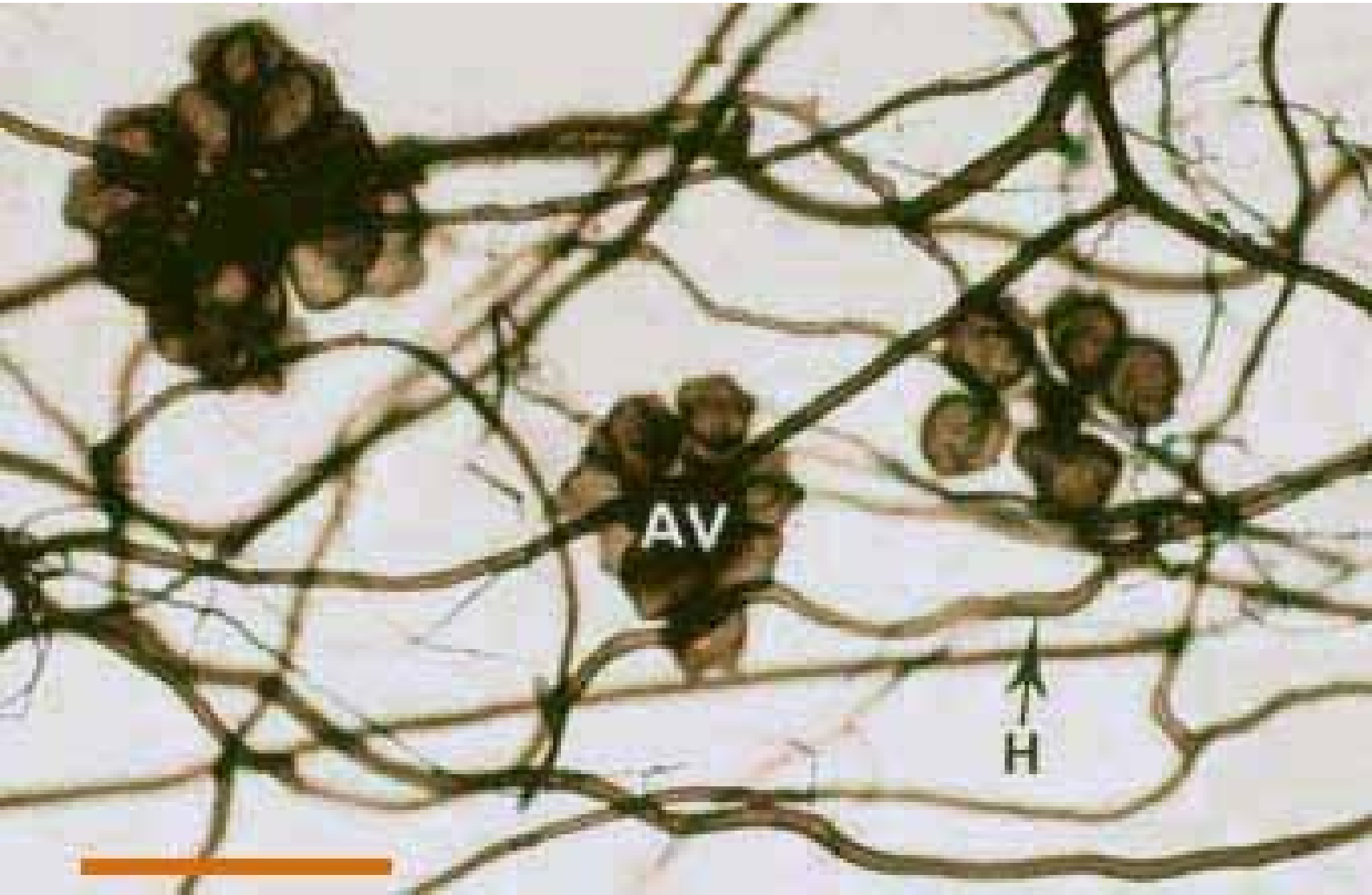


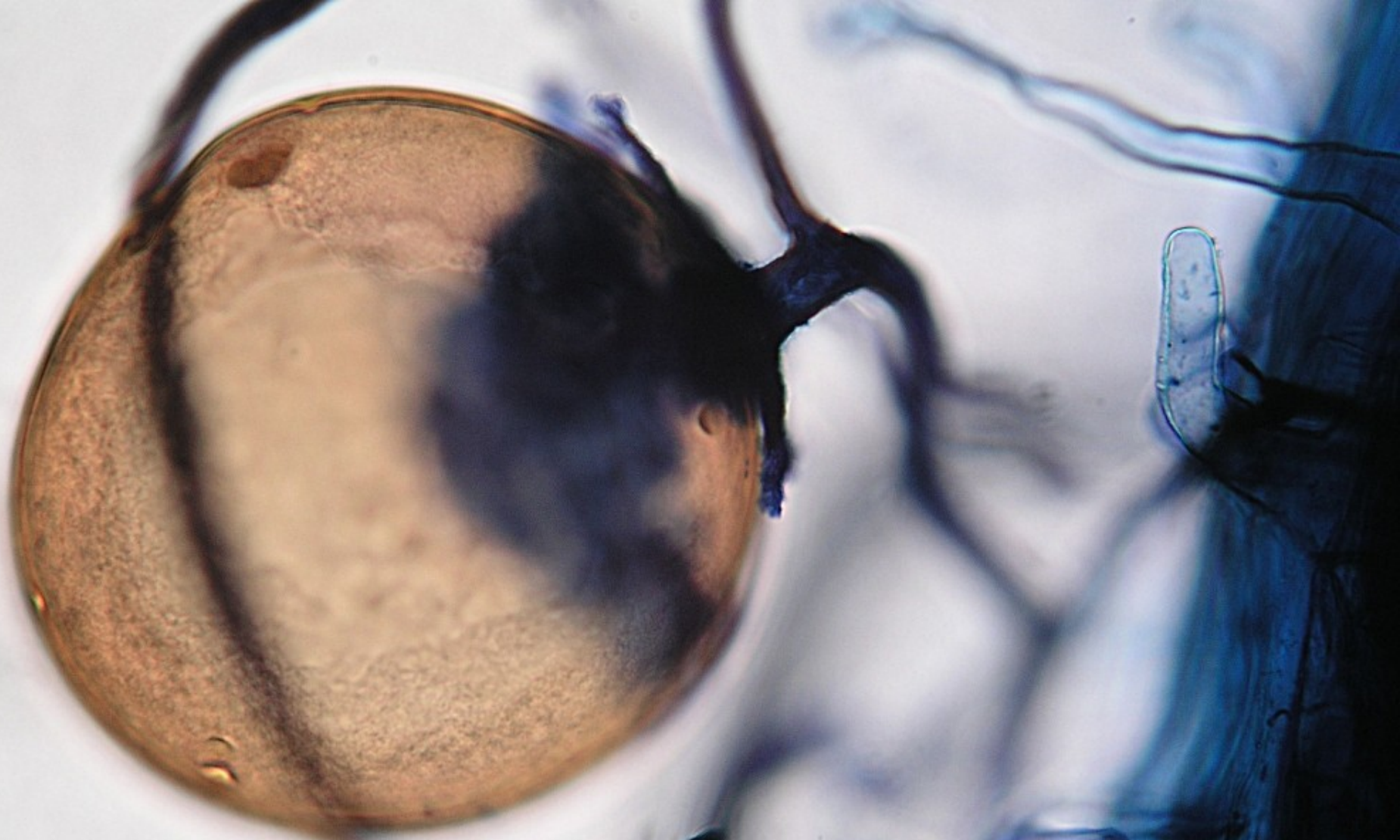
**BAS**

**100  $\mu\text{m}$**



# Mimokořenové mycelium – auxiliary cells



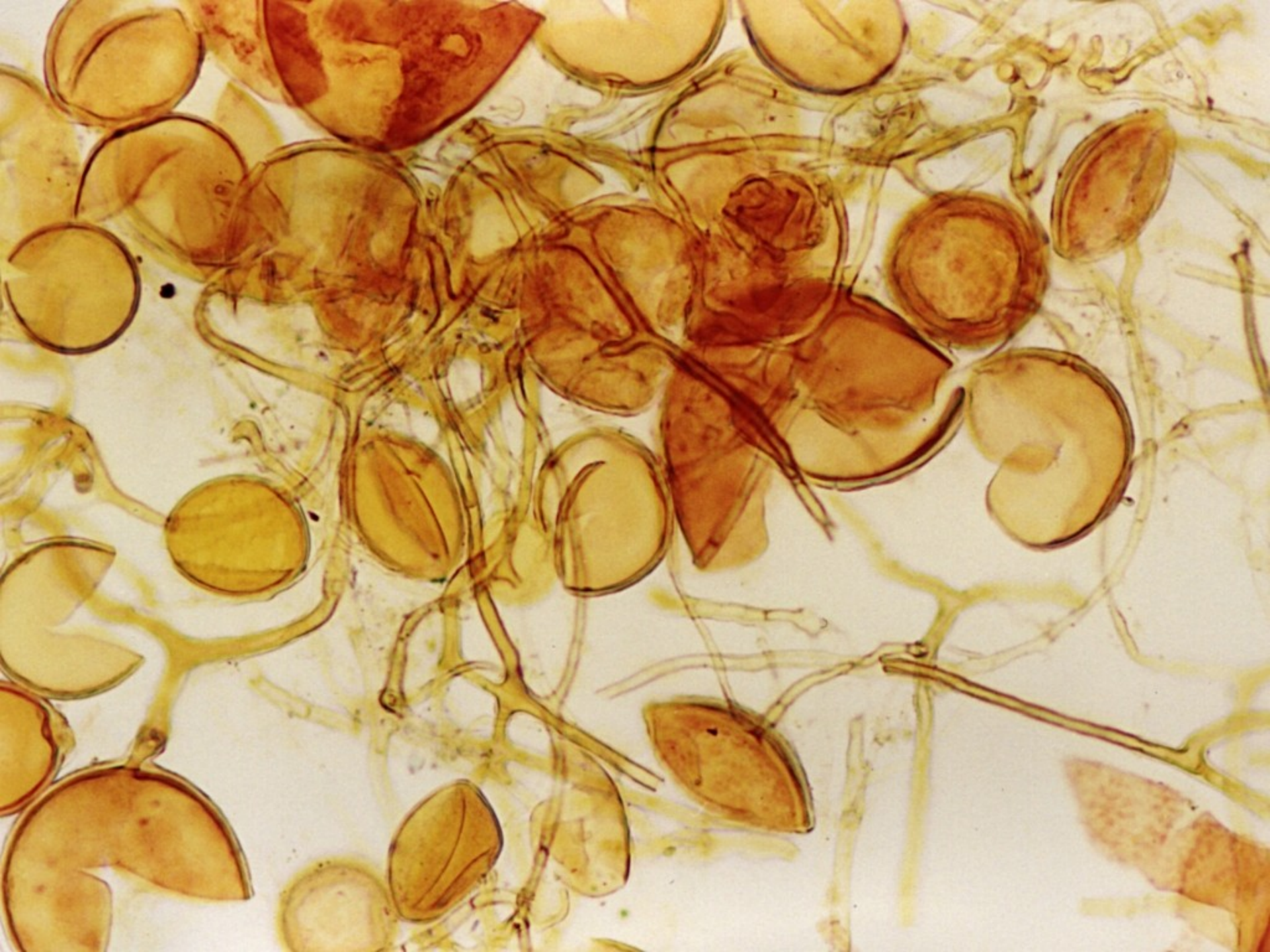


Spory (azygospory, chlamydospory)













Je možné na základě morfologie  
vnitrokořenových struktur určit,  
jaký taxon houby rostlinu  
kolonizoval?



..aby to nebylo tak jednoduché...

...již v r. 1905 francouzský botanik Gallaud rozlišil dva morfotypy AM, *Arum* a *Paris*

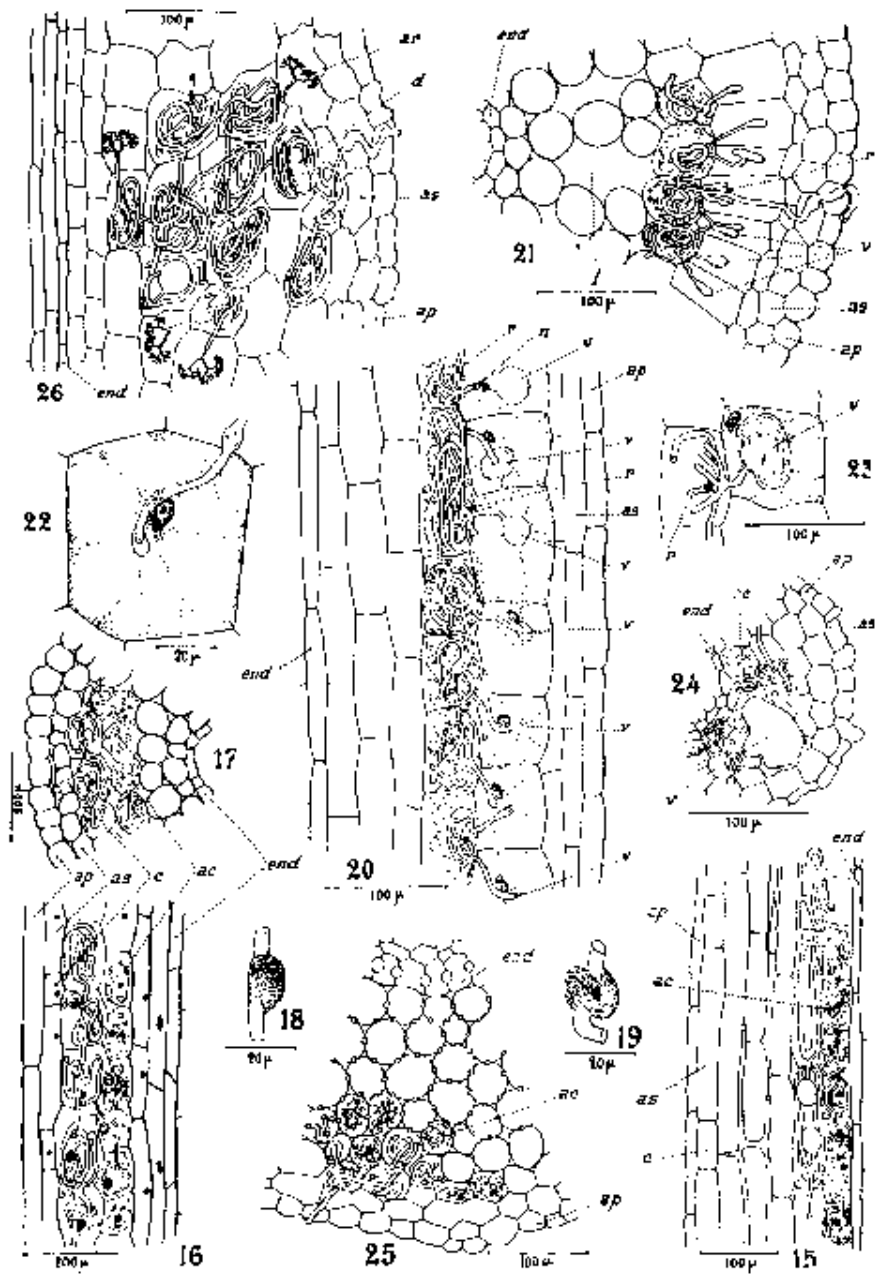
- Gallaud I. 1905. Études sur les mycorrhizes endophytes. Revue General de Botanique **17**: 5-48, 66-83, 123-136, 223-239, 313-325, 425-433, 479-500



## Arum morfortyp

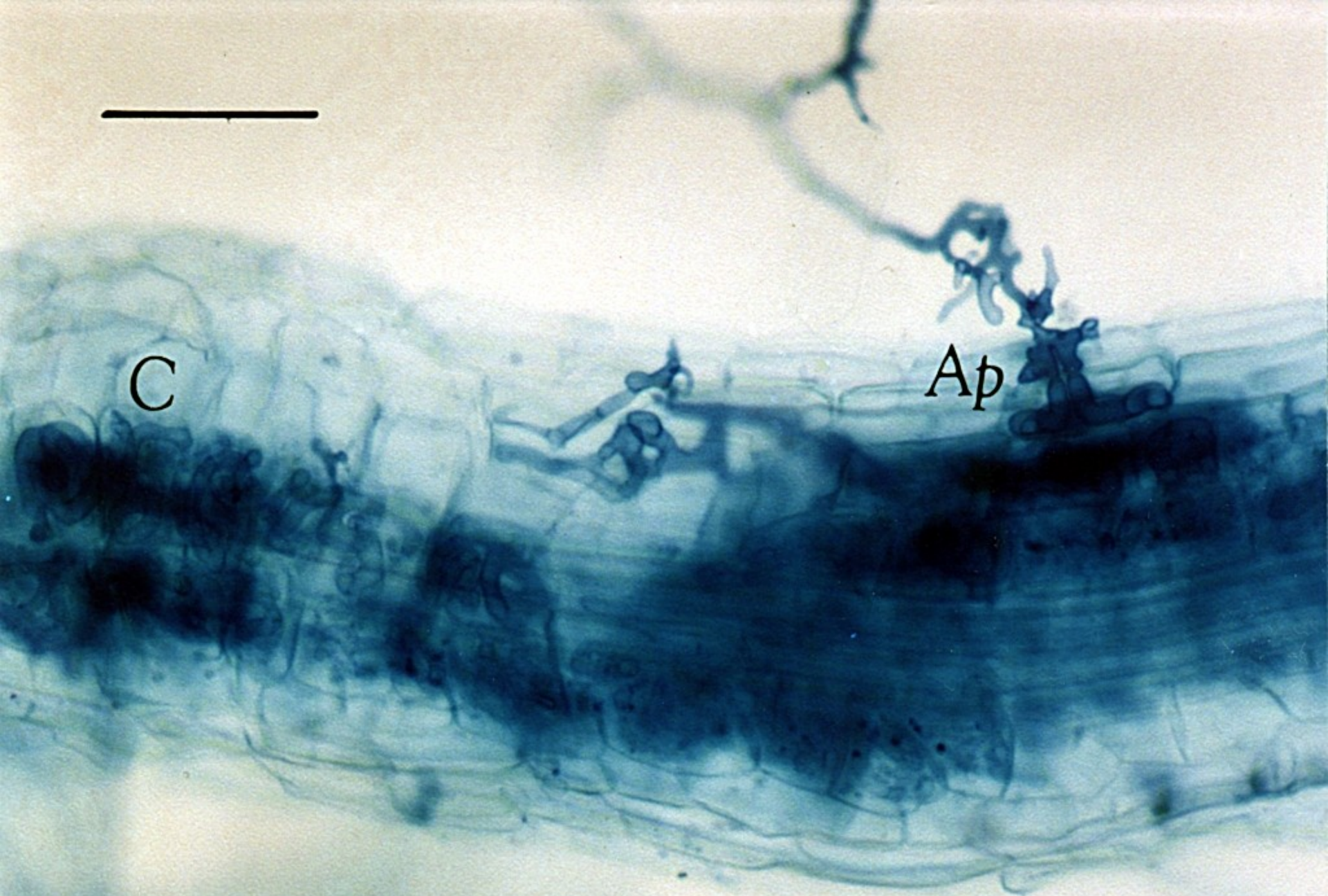
- velké laterální arbuskuly
- hyfy šířící se převážně mezibuněčnými prostory
- charakteristické pro rostliny s velkými mezibuněčnými prostory





## *Paris* morfotyp

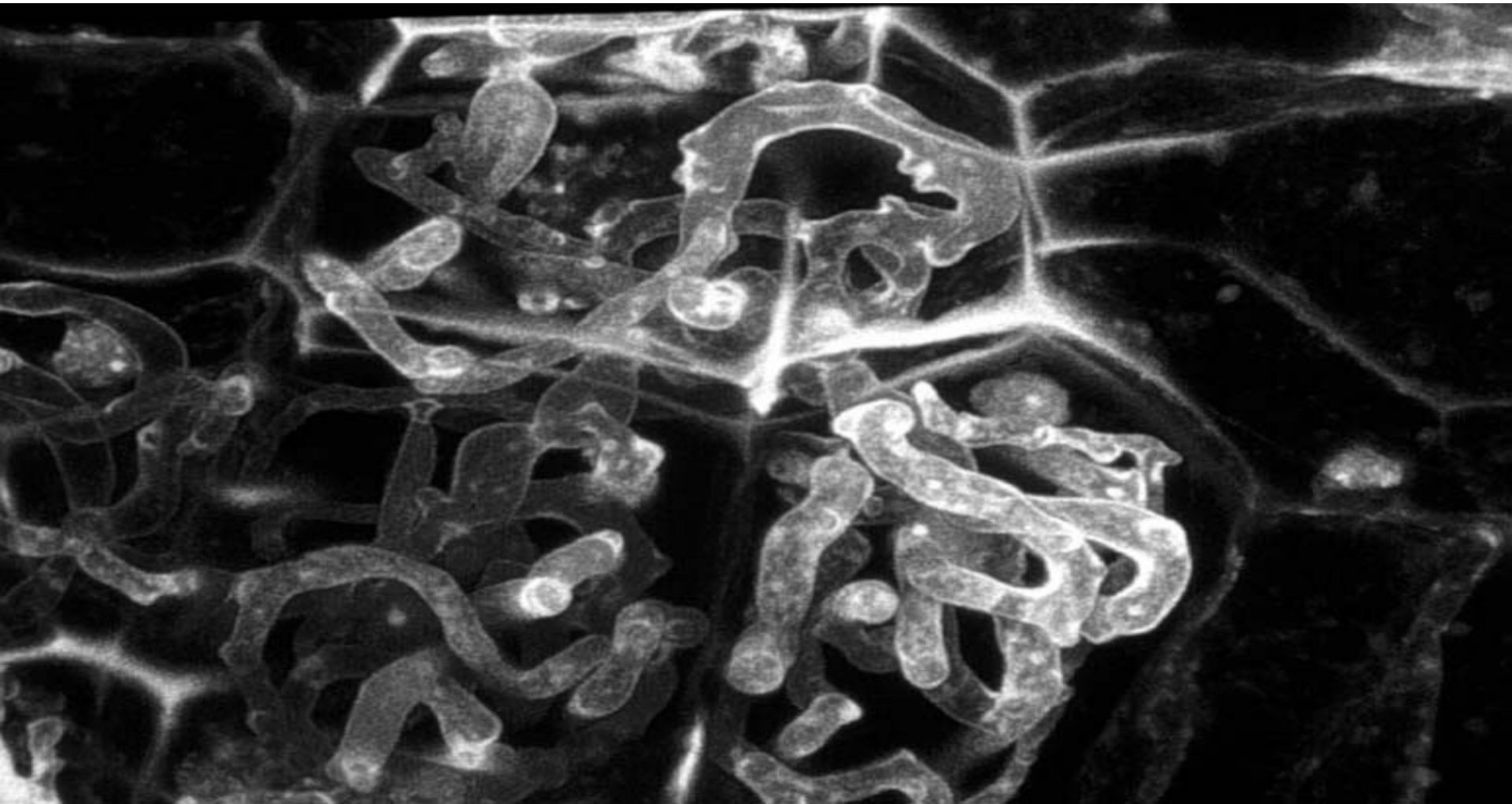
- pouze malé arbuskuly, často zcela chybí
- hyfy šířící se převážně přímo z buňky do buňky; vytvářejí v nich smyčky (klubíčka, smotky; coils)
- charakteristické pro rostliny s malými mezibuněčnými prostory



*Paris morfotyp AM – Deschampsia flexuosa*



Paris-type intracellular coils of *Glomus* (*Rhizophagus*) *intraradices* in cortical cells of a root of *Panax quinquefolius*, viewed by confocal microscopy. Note absence of intercellular hyphae. Reproduced from Peterson et al. (2004),



## Ale...

- je skutečně velikost intercelulár hlavním znakem určujícím, jaký morfotyp se vyvine?
- vliv ekologických podmínek na velikost intercelulár
- hraje roli i druhová identita hostitele nebo symbiotické houby?

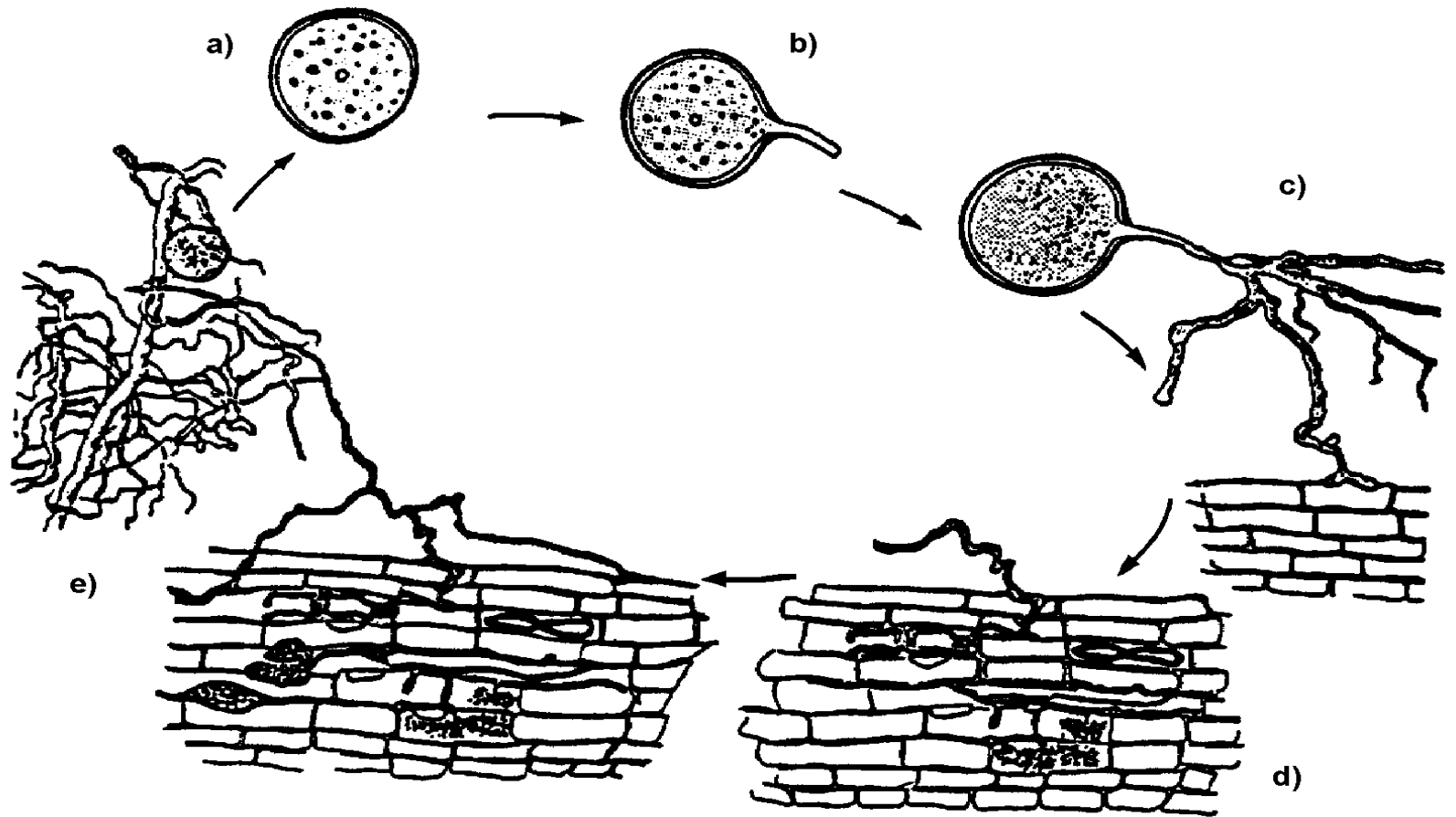


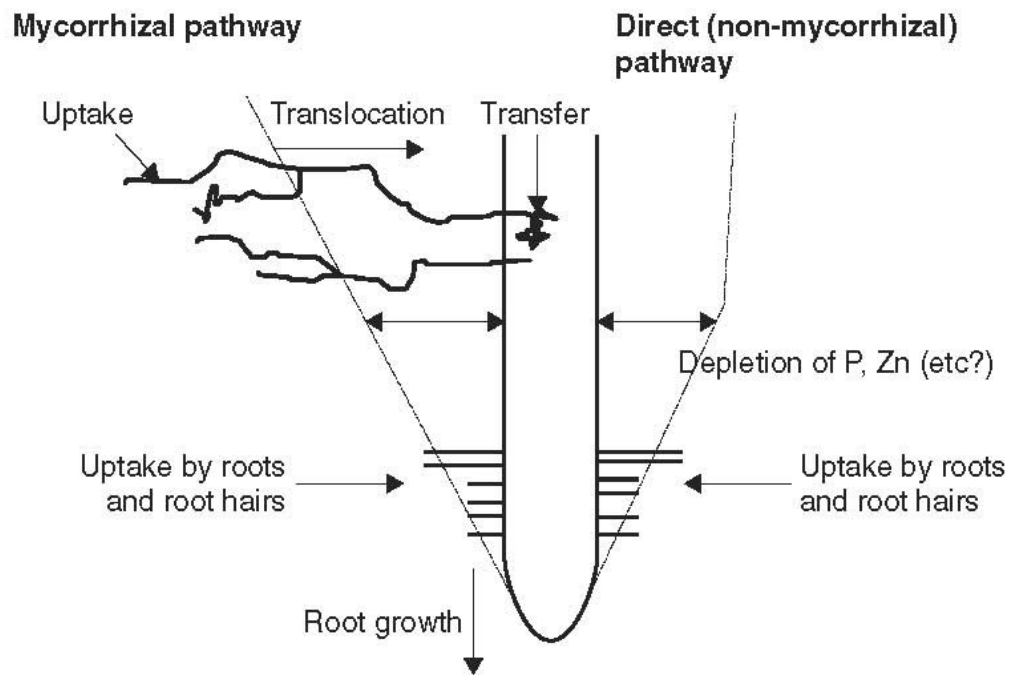
- dodnes jsou publikovány články, jejichž základem je zjišťování výskytu toho kterého morfotypu u (planých) rostlin
- Arum je typický pro většinu zemědělských plodin – je o něm mnohem více poznatků
- Paris se vyskytuje u značné části planých druhů
- místa látkových přenosů? „arbuskulocentrismus“

- **Historické srovnání:**
  - první pozorování arbuskulární mykorrhizy: Nägeli 1842
  - detailní popis morfotypů AM: Gallaud 1905
  - první umělá kultivace rostlin s AM houbou a zjištění identity AM houby: Mosse 1953
  - od ca 2007: molekulárně biologické determinace hub vs. stále nevyřešené otázky ohledně morfotypů



# Životní cyklus AM hub





**Figure 4.1** Diagrammatic representation of potential pathways of nutrient acquisition from soil in an arbuscular mycorrhizal root. The mycorrhizal pathway involves nutrient uptake by the external mycelium of an AM fungus, translocation through the hyphae to fungal structures in roots and transfer across symbiotic interfaces to the plant root cells. The direct pathway involves uptake by root hairs and epidermis. Depletion of relatively immobile nutrients in soil, such as P, following rapid uptake via either pathway is also indicated.

**Table 4.1** Representative measurements of dimensions and spheres of influence of roots and hyphae of associated arbuscular mycorrhizal (AM) fungi growing in soil.

Feature	Hyphae	Roots
Diameter ( $\mu\text{m}$ )	2–10	>300
Specific length (m/g soil)	2–40	<0.10 <sup>1</sup>
Radius of influence (m from the root)	0.25	<0.01 <sup>2</sup>
Inter-hyphal or inter-root distance ( $\mu\text{m}$ )	~130	2000

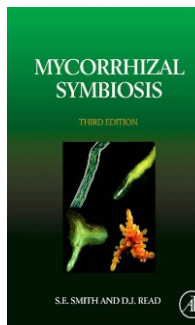
<sup>1</sup> excluding root hairs; <sup>2</sup> including root hairs.

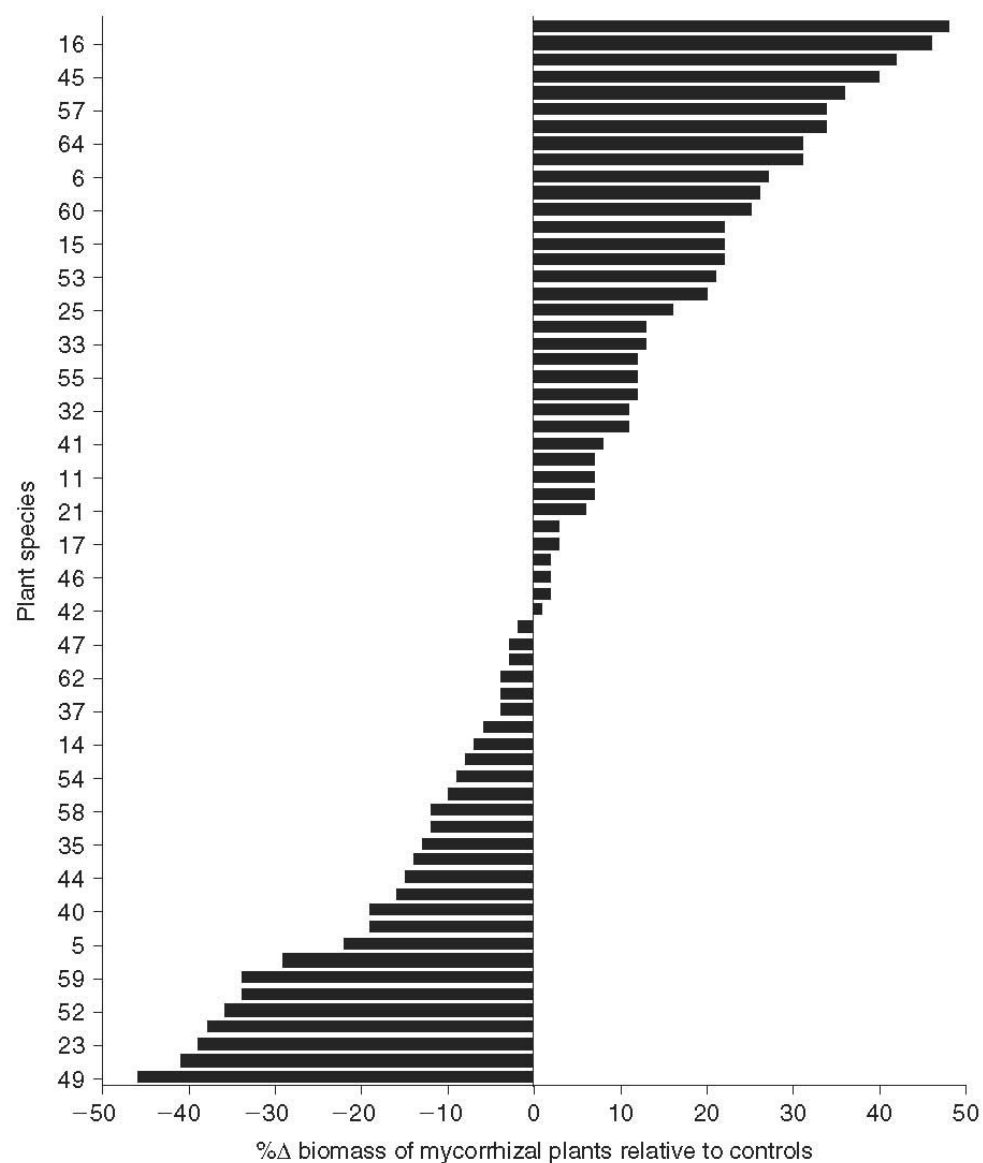


# Růstové reakce rostlin na vytvoření AM

## Variations in AM responsiveness of plants

Although positive benefits in terms of plant growth and/or total P uptake are generally highlighted, some plants are apparently unresponsive to AM colonization, even in soil of low P status. An enormously wide range of responsiveness, usually determined in pot experiments in both wild species and crops, is increasingly being recognized and investigated (Wilson and Hartnett, 1998; Klironomos, 2003; Tawarayama, 2003). An example of such variation is shown in **Figure 4.6** (Klironomos, 2003). Sixty-four plant species from an old field community in Canada were grown separately with an isolate of *Glomus etunicatum* from the same site and their growth compared with non-inoculated plants in the same soil. Growth responses in terms of whole-plant biomass varied between the species from 46 to 48%. The data highlight the fact that quite different AM strategies can be present among coexisting plant species. Unfortunately, in this investigation no attempts were made to relate responsiveness to changes in P uptake, root characteristics or variations in fungal colonization in roots or hyphal growth in soil. Understanding why plant species respond differently and the importance of such variation in ecological situations will only come from more detailed analyses.





**Figure 4.6** The influence of *Glomus etunicatum* on the growth of 64 plant species from the same site and grown in the same soil as that from which the AM fungus originated. Data are the per cent change in biomass of AM plants, compared to non-mycorrhizal controls. Mean 95% confidence interval was 17%. Identities of the plant species are given in Table 1 of the reference. Reproduced from Klironomos, *Ecology*, **84**, 2292–2301 (2003), with permission of The Ecological Society of America.



# 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	<b>Parasitism</b> (+, -)	Amensalism (0, -)	Competition (-, -)
0	<b>Commensalism</b> (+, 0)	<b>Neutralism</b> (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. mykoheterotrofní AM 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!!!**