

Ektomykorhiza



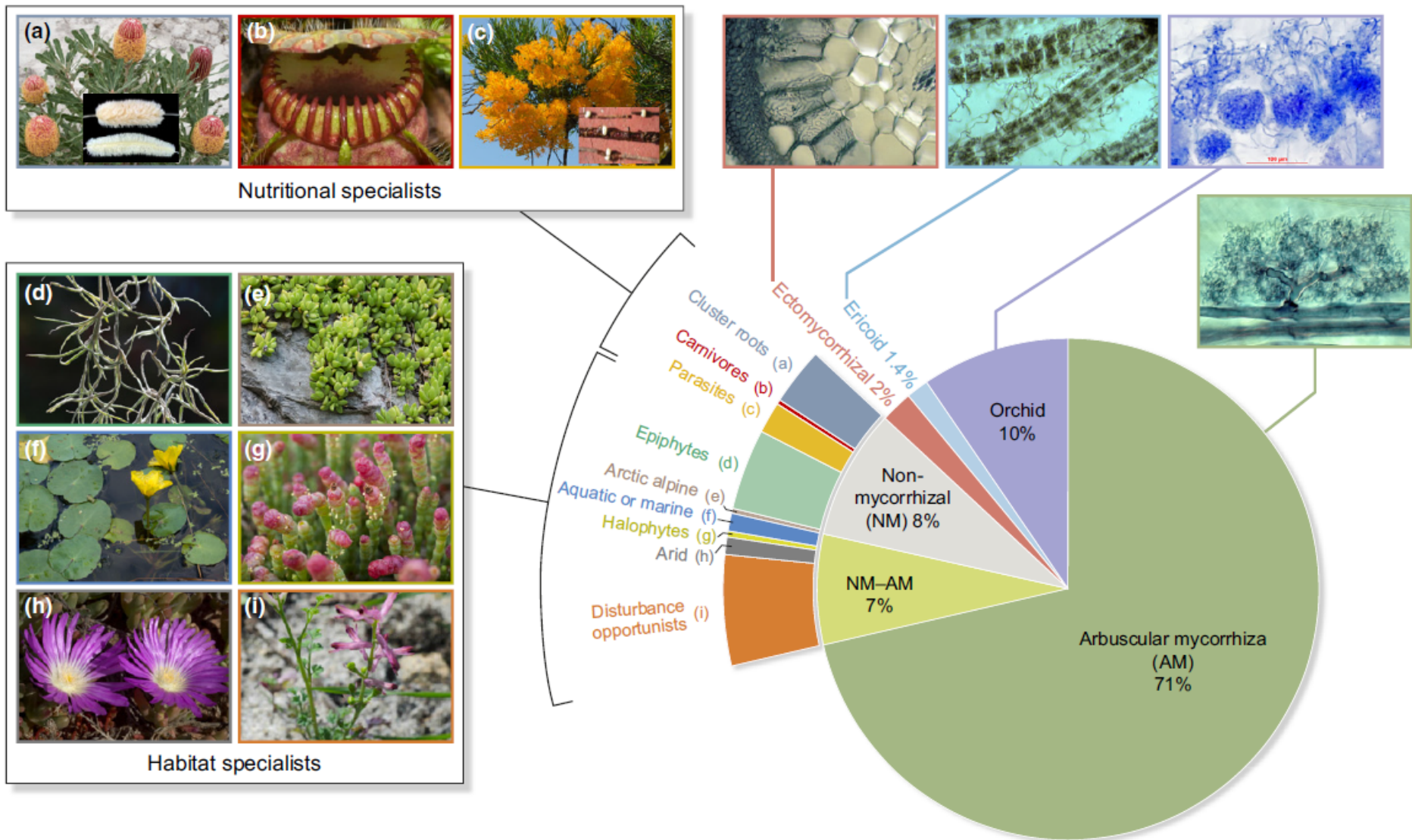


Fig. 1 Pie chart showing the taxonomic diversity of plants with different types of mycorrhizas, nonmycorrhizal (NM) roots, or inconsistent mycorrhizas (arbuscular mycorrhiza (AM–NM)). Exploded pie segments show plants assigned to the categories NM and NM–AM, which are combined and then reallocated to 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).

Ektomykorhiza

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

Ektomykorhiza (EKM, ECM)

- taxony hostitelských rostlin
- taxony ektomykorhizních hub
 - základní biologická charakteristika
- mykorhizní struktury
 - houbový 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 project
Pinus roxburghii (chir pine)
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

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 Tuberales 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.

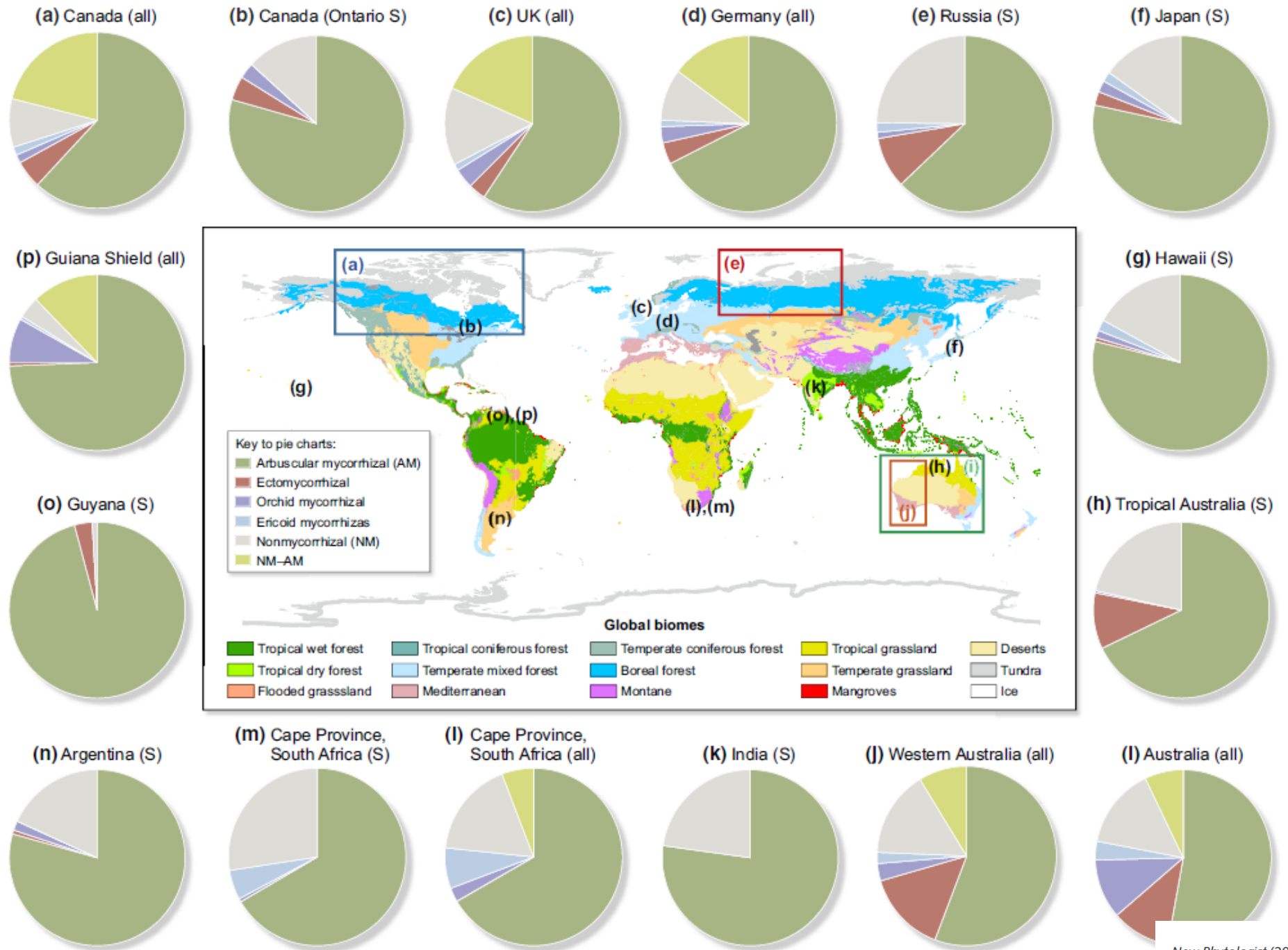
Now, the question of great interest must be, is the tree damaged by the fungal parasitism of its rootlets? We know from a multitude of cases that parasitic fungi damage their host plants. The morphological changes assumed by the tree rootlets under influence of the parasite can be characterized as hypertrophy or gall formation, albeit relatively weak. This suggests an irritation by the fungus on root

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 hyphae do not develop strongly and, in any case, never attain typical fruiting in the absence of the algae, so also the

Hostitelské rostliny

- cca 2 až 3 000 druhů rostlin
- dřeviny mírného pásma až (sub-)boreálních oblastí + některé druhy dřevin subtropických a tropických lesů
- Gymnospermae
 - Pinopsida
 - ☑ č. Pinaceae (*Pinus*, *Picea*, *Larix*, *Abies*, *Tsuga*)
 - ☒ č. Araucariaceae (*Araucaria*, *Wollemia*)
 - Gnetopsida
 - ☑ č. Gnetaceae
 - ☒ č. Welwitschiaceae (*Welwitschia mirabilis*)
 - ☒ č. Ephedraceae
 - ☒ Cycadopsida
 - ☒ Ginkgopsida
- Angiospermae
 - č. Fagaceae (*Fagus*, *Quercus*, *Castanea*)
 - č. Betulaceae (*Alnus*, *Betula*, *Corylus*, *Carpinus*)
 - č. Malvaceae (*Tilia*)
 - č. Myrtaceae (*Myrta*, *Eucalyptus*)

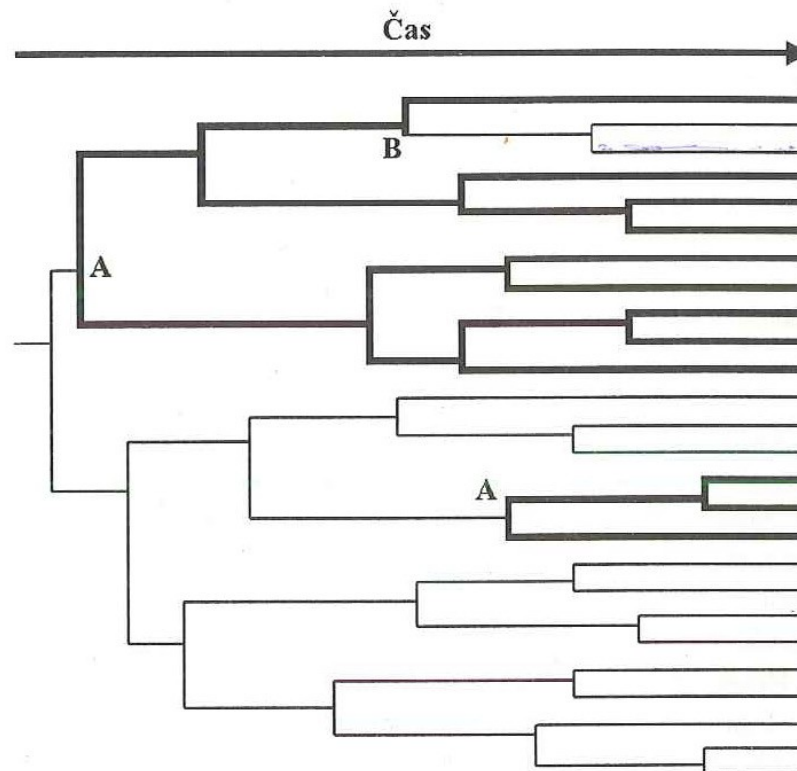


Mykorrhizní houby

- 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

Mykorrhizní houby

- opakovaný vznik EKM v průběhu 130-180 miliónů let

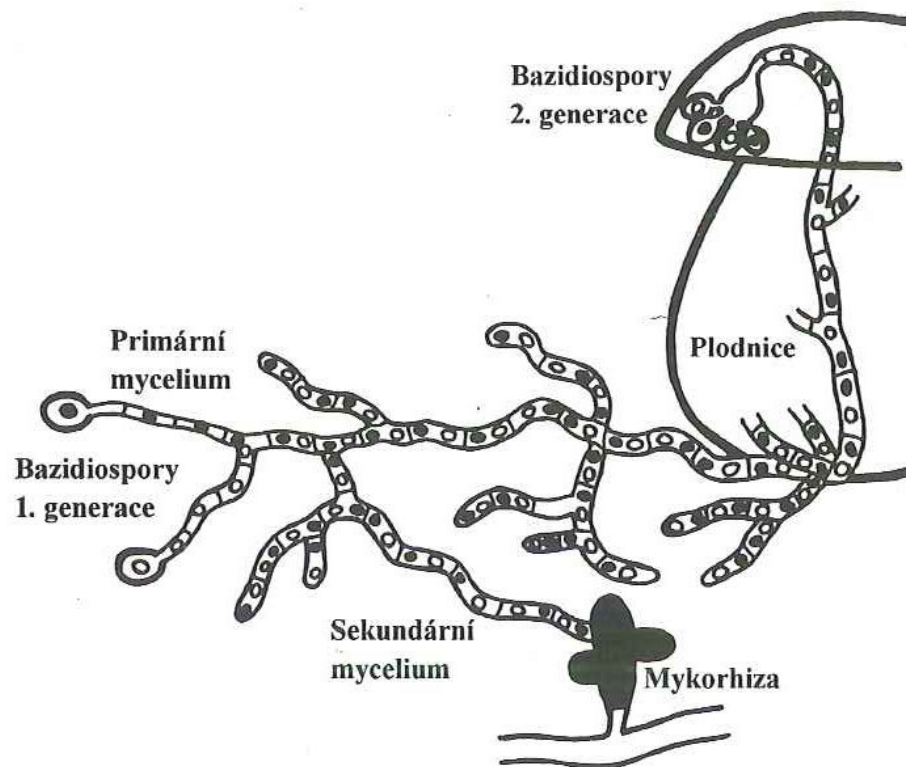


Obr. 36 Příklad možného dendrogramu sestaveného podle molekulárně genetické analýzy příbuznosti bazidiomycetů (tzv. strom života). V průběhu fylogenetického vývoje se v genomu hromadí mutace (chyby), jejichž výskyt nám umožňuje zjišťovat příbuznost jednotlivých druhů. Podle množství společných a různých chyb dokážeme také přibližně určit, kdy se od sebe tyto druhy oddělily. Větve dendrogramu tvořené mykorrhizními 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 mykorrhizní 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

Mykorrhizní houby



Obr. 46 Charakteristický průběh životního cyklu u stopkovýtrosých hub. Klíčící bazidiospory dají vznik jednojaderným primárním myceliím, která brzy splývají (probíhá plazmogamie) a vytvářejí dvoujaderné sekundární mycelium, které žije v mykorrhizní 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.

Interphase

Gap II G₂
Cell grows some more
Mitochondria divide

DNA Synthesis Phase
S-Phase

Cell duplicates its DNA

Chromatin

Gap I G₁
Cell grows

"Female" Nucleus

"Male" Nucleus

Prophase

Chromatin condenses into **chromosomes**
Nucleolus disappears

Prometaphase

Kinetochores enter nucleus, and attach to **kinetochores**

Polar microtubules push against each other, moving centrosomes apart

Astral microtubules

Fungal Cell Cycle

Dikaryotic Basidiomycete
Nuclei are each haploid and different
Creates an effective diploidy

Mitotic Phase M-Phase

Metaphase

Chromosomes line up along **metaphase plate** (imaginary plane)

Early Anaphase

Chromosomes break at centromeres and **sister chromatids** move to opposite ends of the **Nucleus**
Myosin II and **actin filament ring** contract to cleave the **Nuclei** in two

Sister Chromatids

Contractile ring

Cleavage furrow

Late Anaphase

Nuclei split, one moves through clamp connection to leapfrog other copy so there will be one of each nucleus in each daughter cell

Chromosome

Sister chromatid
Centromere
Kinetochores

Contractile ring

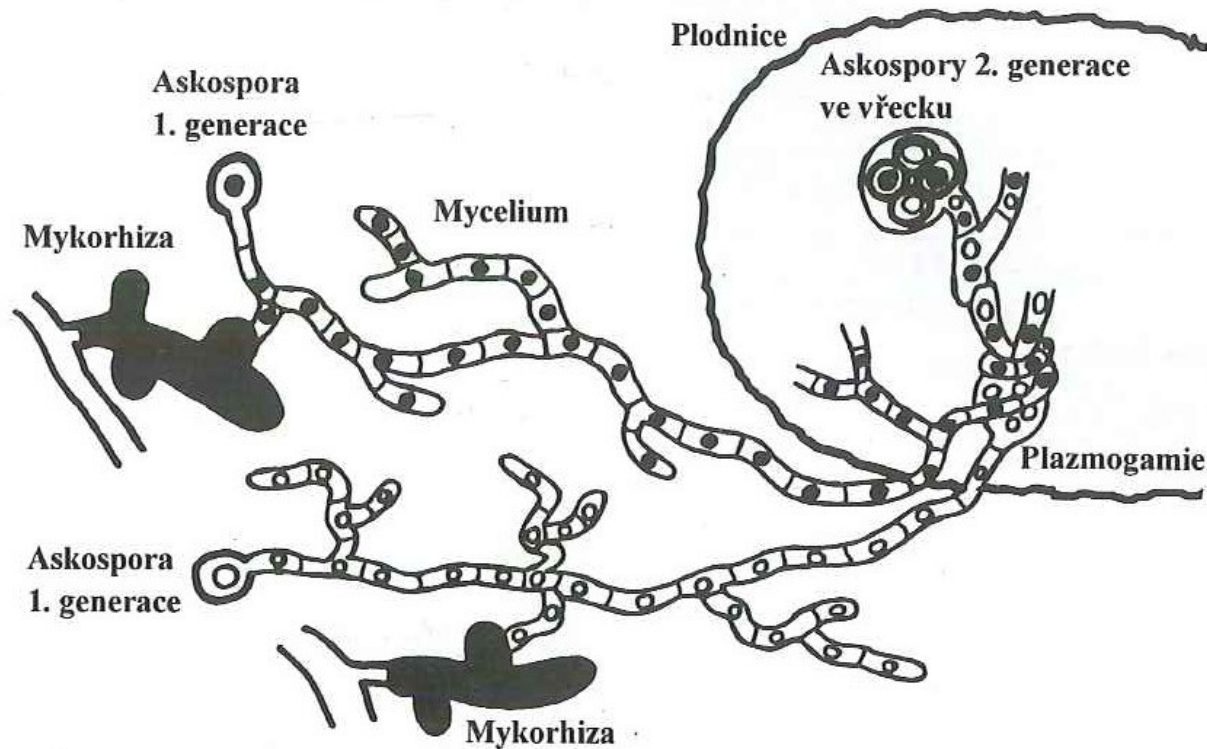
Cytokinesis

Maturation of septa

Telophase

Nucleoli reappear
Septa form from contractile rings
Chromosomes unwind
Nuclei move to destinations

Mykorhizní houby



Obr. 47 Charakteristický průběh životního cyklu u vřekovýtusých hub. Klíčící askospory dají vznik jednojaderným primárním myceliím, která žijí v mykorhizní symbióze. Při vytváření plodnice dojde k plazmogamii (splnutí cytoplazmy) dvou odlišně pohlavně laděných mycelií a vzniknou dvoujaderné askogenní hyfy. Na askogenních hyfách se tvoří vřecku, v nichž proběhne karyogamie (splnutí 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

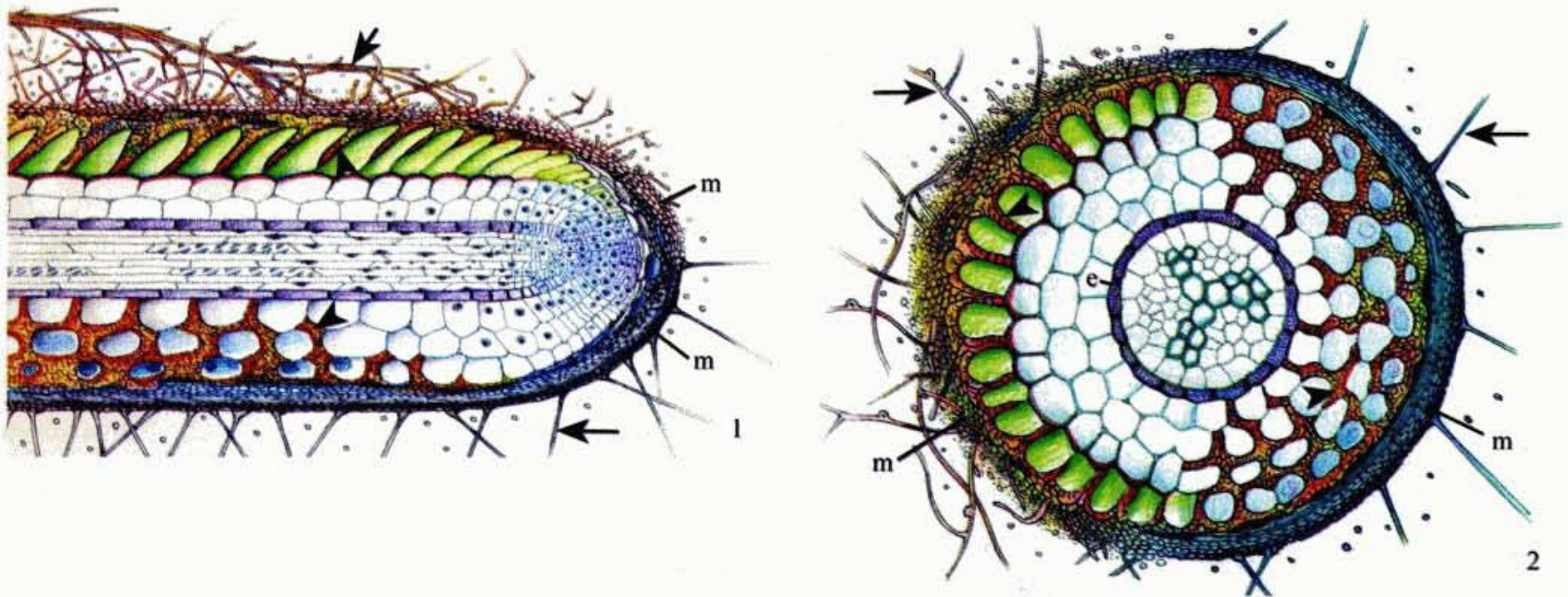


Figure 1. Diagram of ectomycorrhiza in longitudinal section illustrating the major features that occur in angiosperms (top half) and conifers (bottom half). Both have a mantle (m), Hartig net (arrowheads), and extraradical mycelium (arrows). The main difference between these two systems is that the Hartig 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 (Pinaceae)
 - 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*.

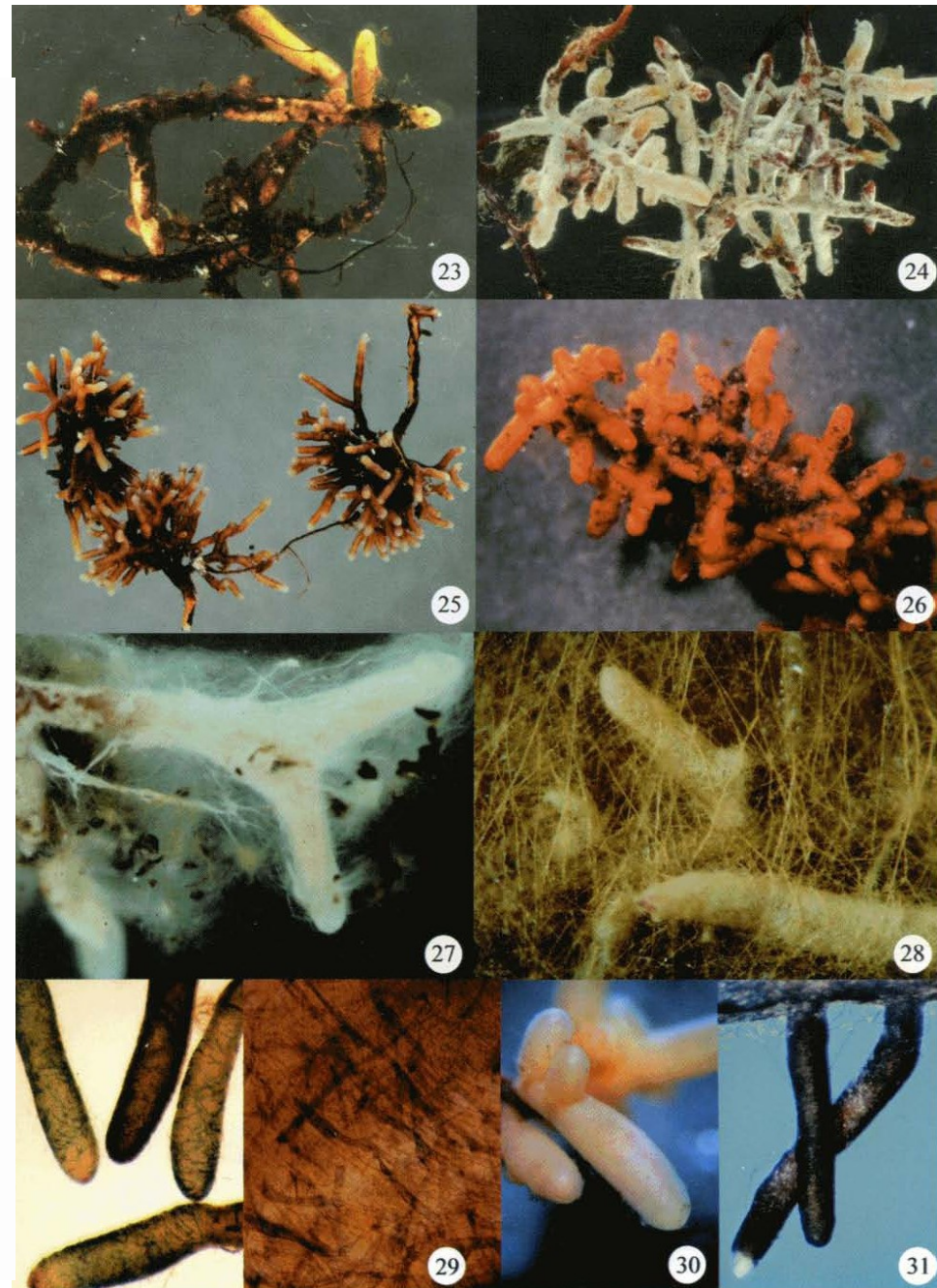
Figure 28. Young, simple to monopodial-pinnate roots of *Paxillus involutus*-*Alnus glutinosa*.

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)



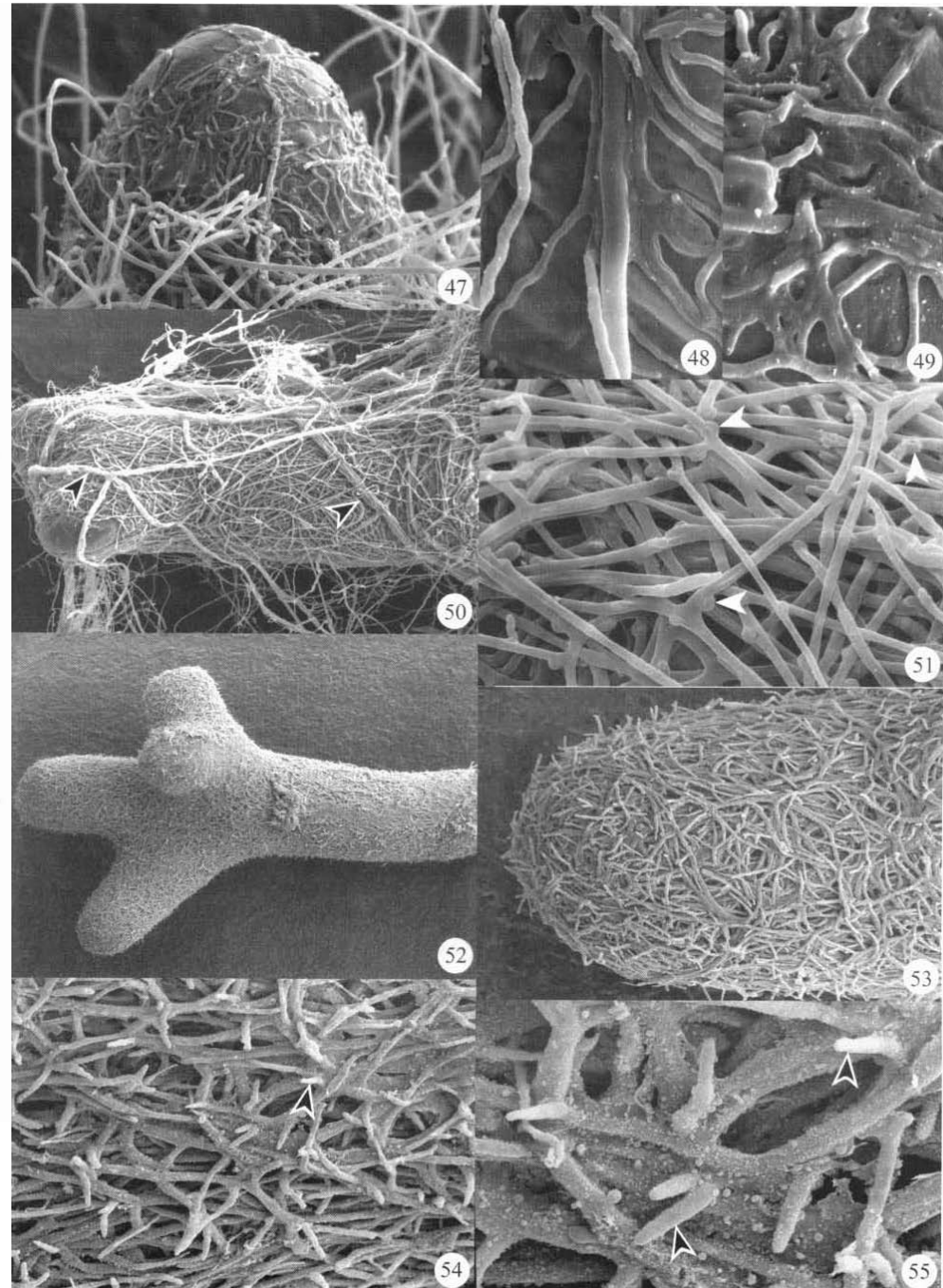
Figures 47–49. Mantle formation on short roots of *Pinus resinosa* colonized by *Cenococcum geophilum*.

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).

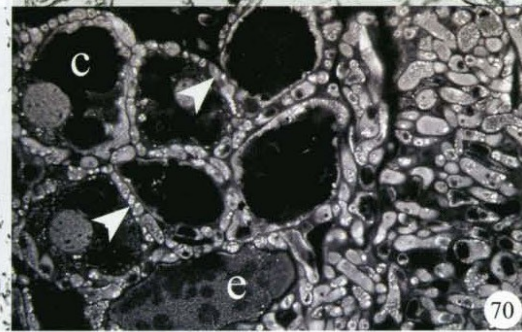
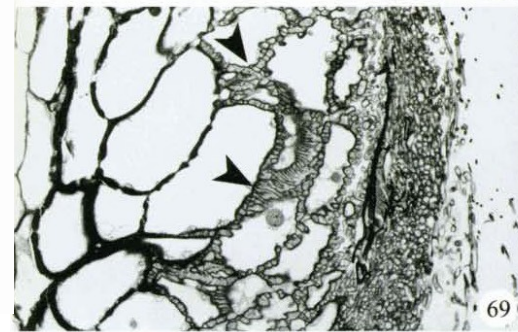
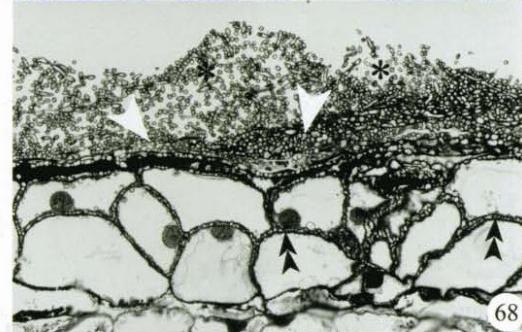
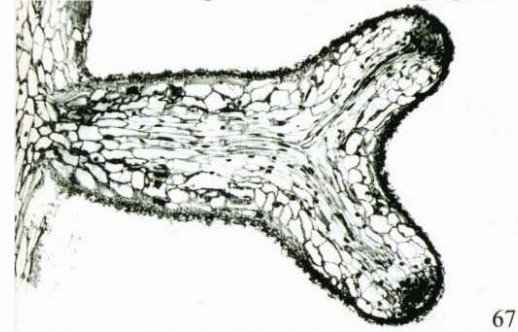
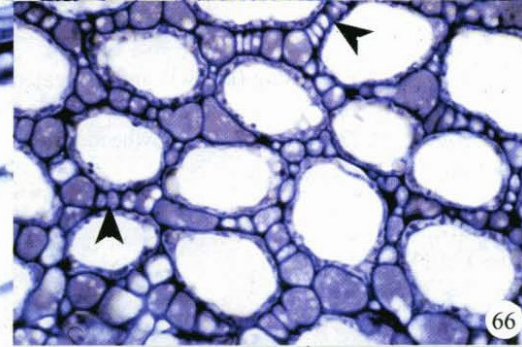
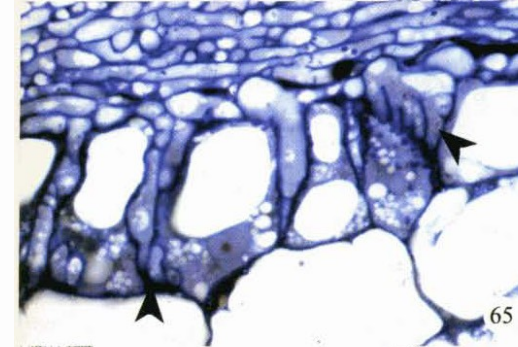
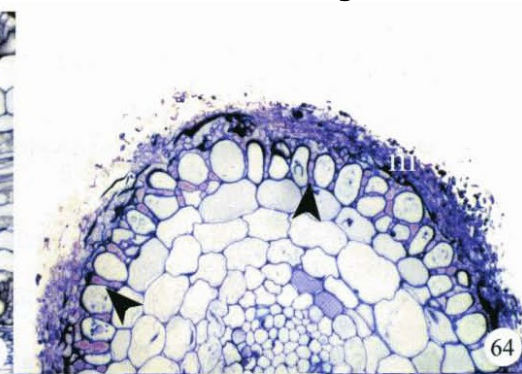
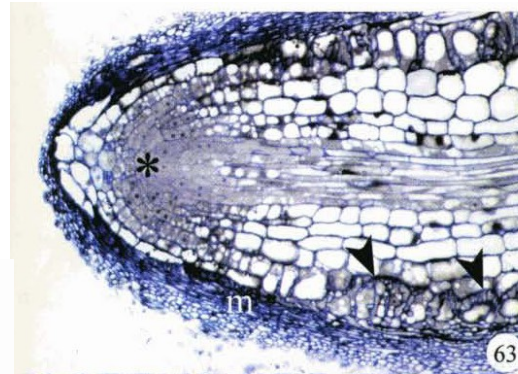
Figures. 67–69. *Pinus resinosa*-*Piloderma bicolor* ectomycorrhizas.

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).

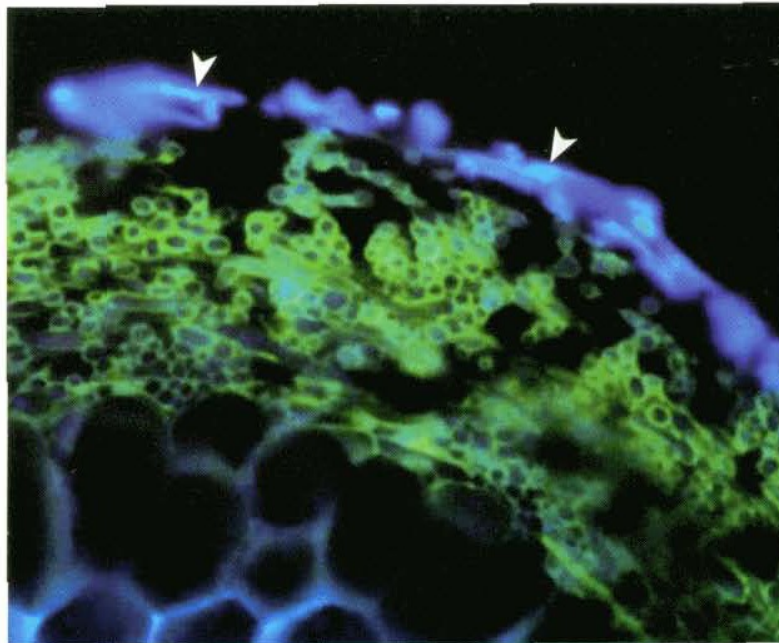
Figure 69. Glancing section of Hartig net showing labyrinthine branching (arrowheads).

Figure 70. Transverse section of *Pseudotsuga menziesii*-*Rhizopogon* sp. ectomycorrhiza stained with sulfurhodamine 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).

Dusík

- přijímán rostlinami a mykorhizními 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

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

From Abuzinadah and Read (1988).

ma u

ní

bovinus

lní;

ool

lá

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
 - EKTOMYKORHIZA!
- výjimky: asociace mykoheterotrofních rostlin (orchideoidní mykorhiza, monotropoidní mykorhiza, arbuskulární mykorhiza) a mixotrofních rostlin

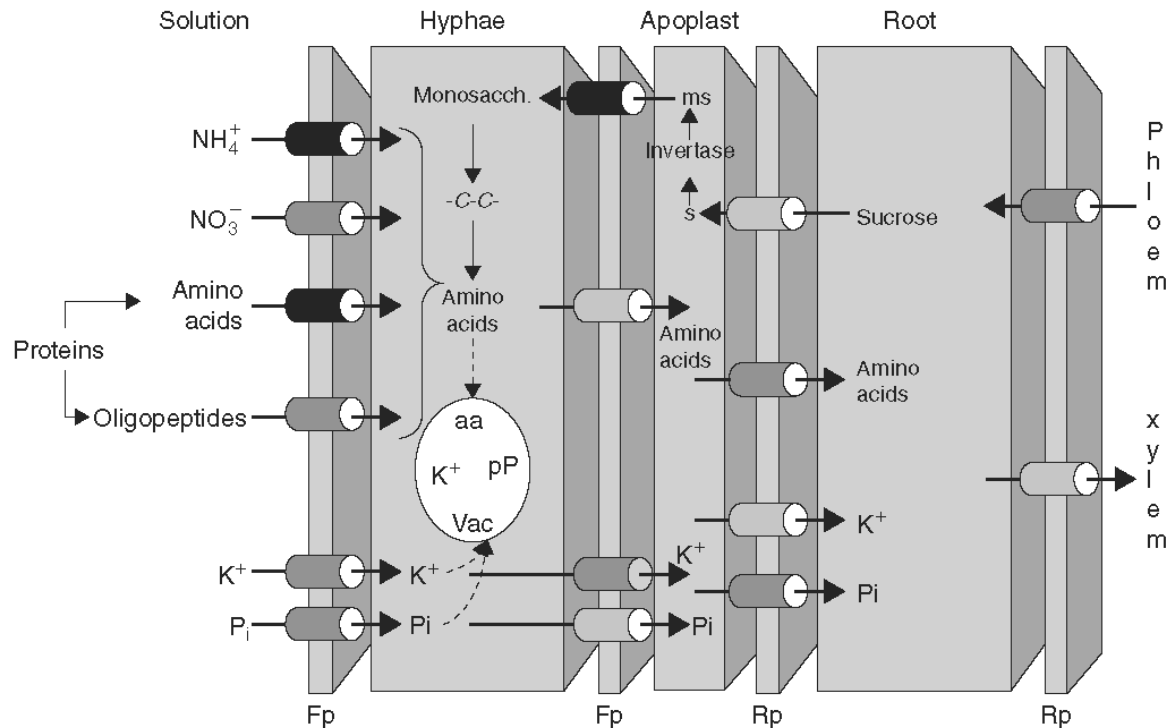


Figure 9.11 Diagrammatic representation of the current understanding of the location and function of nitrogen transporters in ectomycorrhizal tissues. Black cylinders represent structures in which at least one member of the transporter family has been fully characterized by functional complementation 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...)

Fotosyntáty

- sacharóza, v mezilehlém prostoru (apoplast) štěpena invertázou vázanou na BS kortikálních buněk
- 10-20 % fotosyntátů předáváno mykorhizním houbám
- růst ERM (a hyfového pláště), ale i obohacování půdy o C látky (AM: 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, vyžíváním 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 zásobení 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		Gradient of plant responses to mycorrhizal associations		
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	

- 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 2-3 % 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

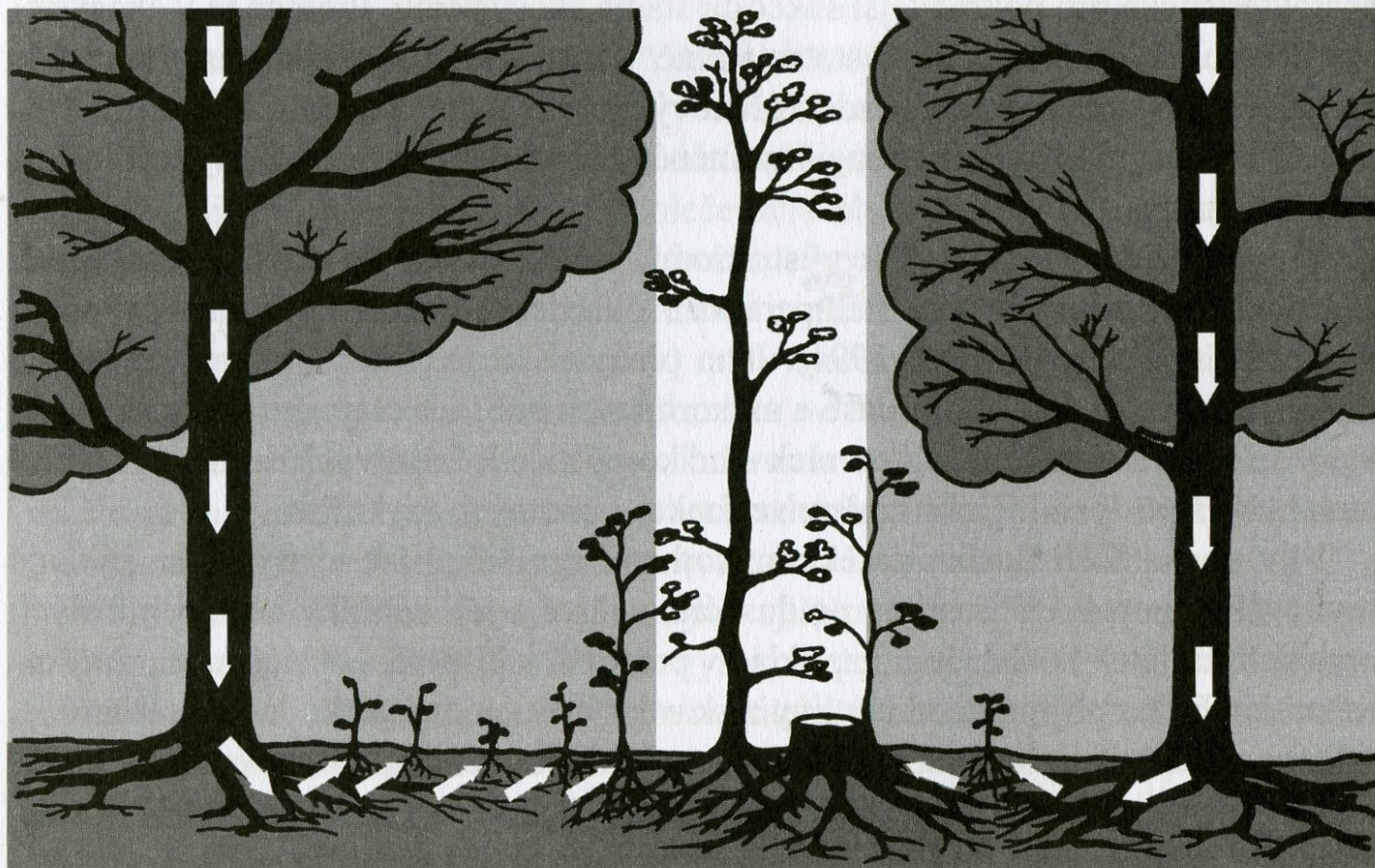
M. Vohník (2008)

www.cmn.net

- wood wide web
- common mycelial networks
- net
- propojení rostlin téhož/jiného druhu myceliem mykorhizních hub
- napojení rostlin téhož/jiného 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)**