

Ekofyziologie mykorhizních symbióz



Cudlín Pavel

Ústav systémové biologie a ekologie AV ČR, Na Sádkách 7, 370 05 České
Budějovice

Mykorhizní symbiózy vznikly v průběhu fylogeneze zúčastněných organismů; první mykorhizy byly nalezeny již u paleontologických nálezů z období devonu (Pirozynski a Malloch 1975).

Jsou známy u více než 90 % vyšších rostlin a pouze malé množství rostlinných druhů, patřících například do čeledí *Chenopodiaceae* (merlíkovité), *Brassicaceae* (brukvovité), *Juncaceae* (sítinovitě), *Cyperaceae* (šáchorovitě) a *Polygonaceae* (rdesnovité) tyto symbiózy většinou netvoří.

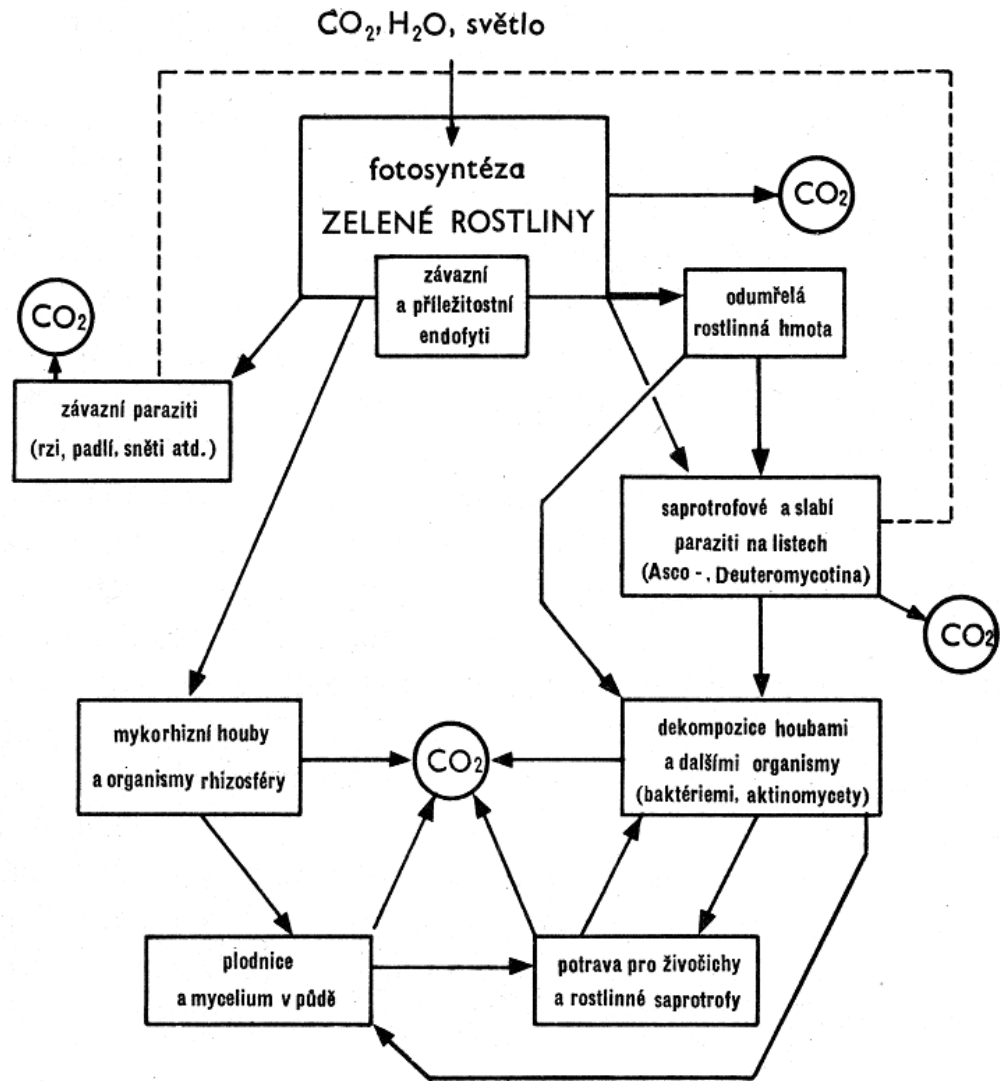
Ekologický význam mykorhizních symbióz

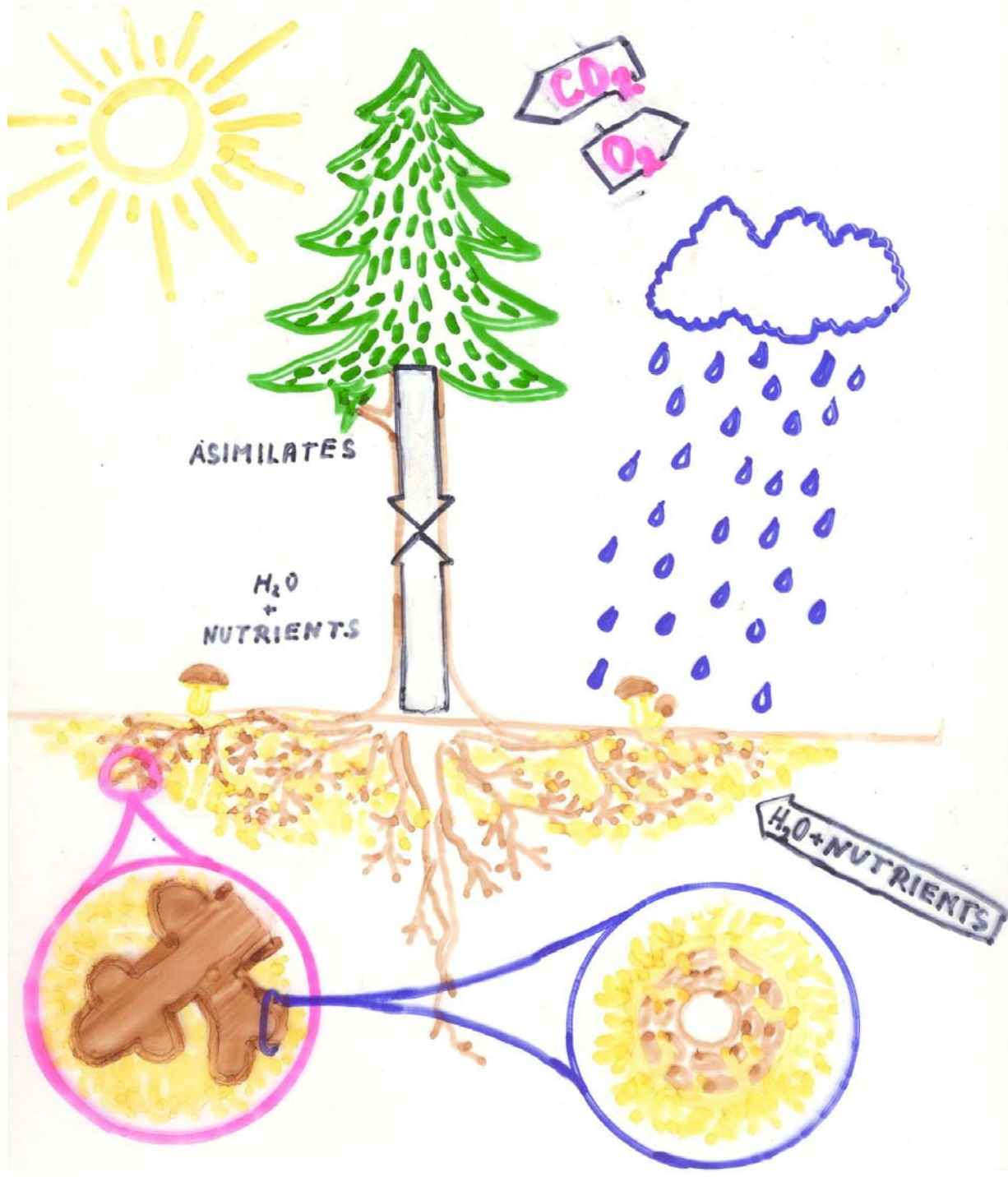
Je dán třemi vlastnostmi mycelia mykorhizních hub:

1. Velký povrch mycelia a současně schopnost zasahovat i do nepatrných půdních prostor, které jsou kořenovému systému rostlin přímo nedostupné.
 2. Schopnost přímé výměny látek s hostitelskou rostlinou i s půdním prostředím.
 3. Existence vláknité stélky (mycelia), umožňující přenos látek cytoplazmou na významné vzdálenosti.
- Z těchto tří vlastností vyplývá základní ekologická charakteristika mykorhizní symbiózy:
 - mykorhizní houby účinně propojují kořenový systém hostitelské rostliny s prostředím.
 - Toto propojení lze chápat tak, že mykorhizní houba do značné míry zprostředkovává výměnu hmoty, energie a možná i informace mezi rostlinou a půdou.

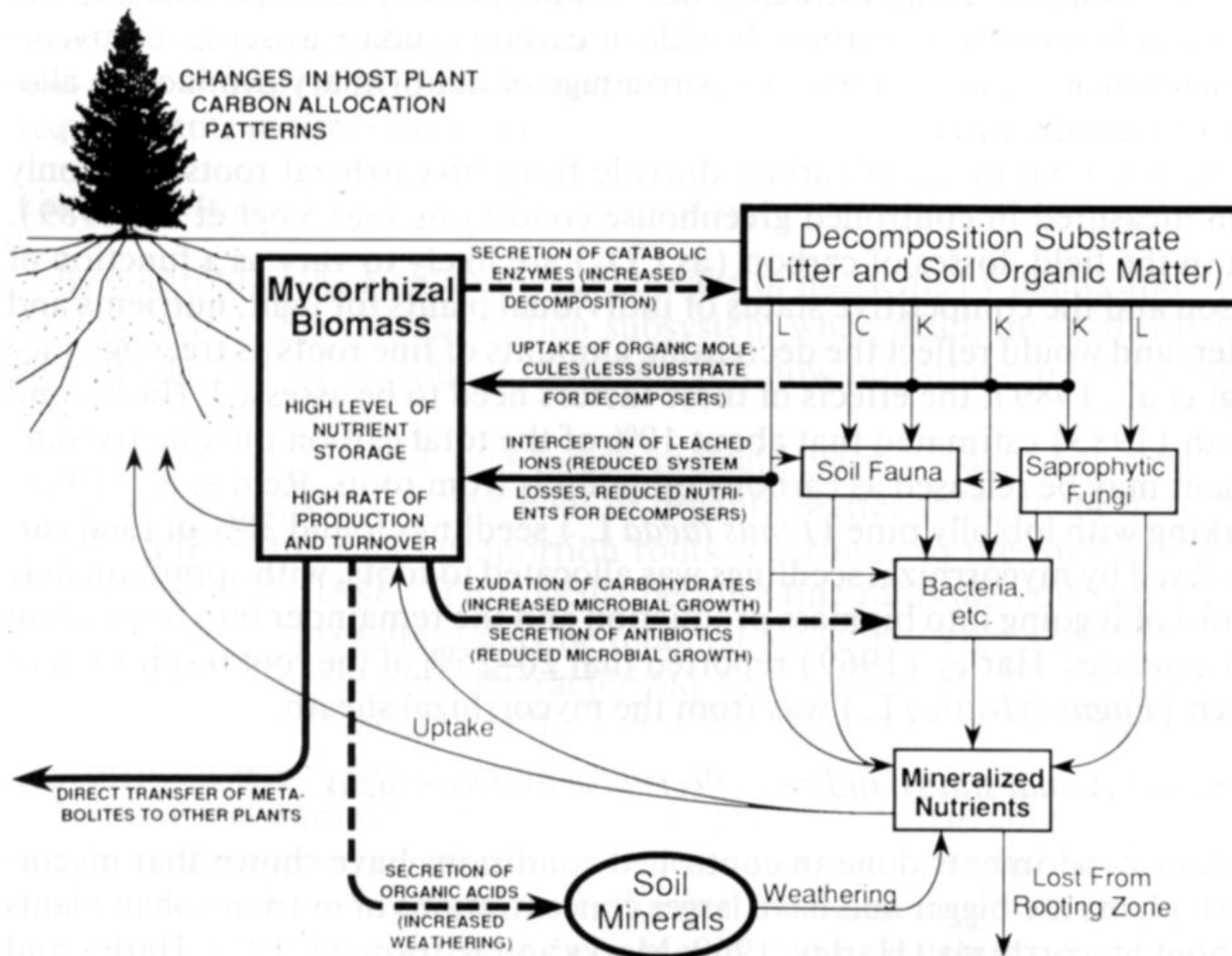
Mykorhizní symbiózy

představují přirozený mechanismus, zprostředkovávající styk kořenového systému rostlin s půdou a umožňující jejich efektivnější začlenění do koloběhu látek a energií.





Ecosystem diagram showing 'traditional' saprophytic decomposition pathways (thin arrows) and hypothesized mycorrhizal effects (thick arrows). L, C, and K represent leaching, comminution, and catabolism, respectively.



Mykorhizy rozdělujeme do tří morfologicky výrazných skupin, podle toho, zda houbové hyfy vytvářejí na povrchu kořenů houbový plášť a zda pronikají do buněk primární kůry kořene: ektomykorhizy, endomykorhizy a ektendomykorhizy.

Vesikuloarbuskulární endomykorrhiza

Bryophyta
Pteridophyta
Gymnospermae
Angiospermae

↕
Phycomycetes

Ektomykorrhiza

Gymnospermae
Angiospermae

↕
Basidiomycetes
Ascomycetes
Phycomycetes

Erikoidní endomykorrhiza

Ericales

↕
Ascomycetes

Monotropoidní ektendomykorrhiza

Monotropaceae

↕
Basidiomycetes

Orchideoidní endomykorrhiza

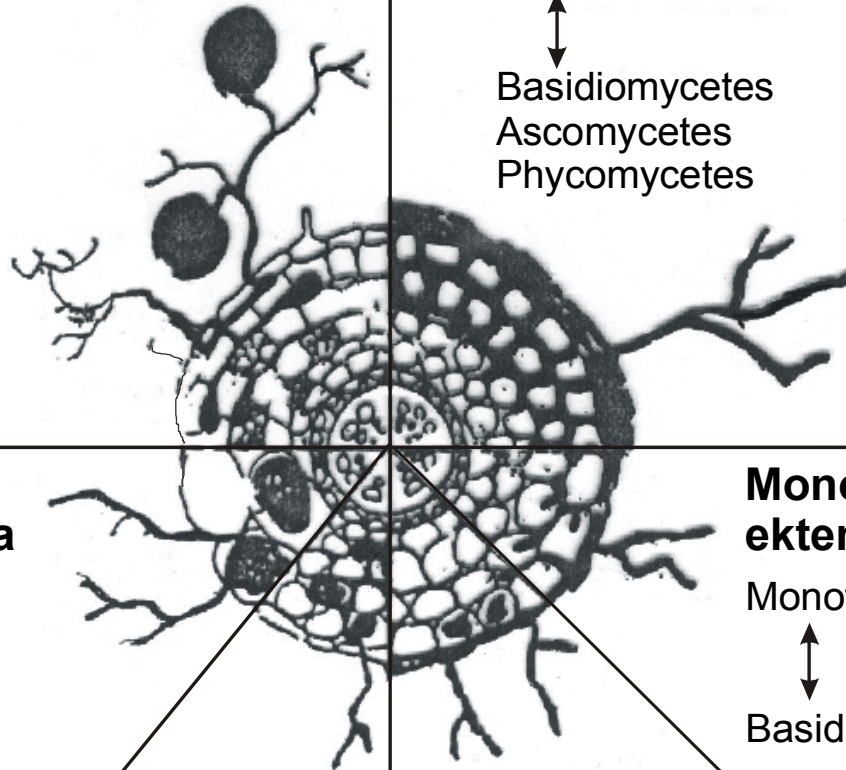
Orchidaceae

↕
Basidiomycetes

Arbutoidní ektendomykorrhiza

Ericales

↕
Basidiomycetes

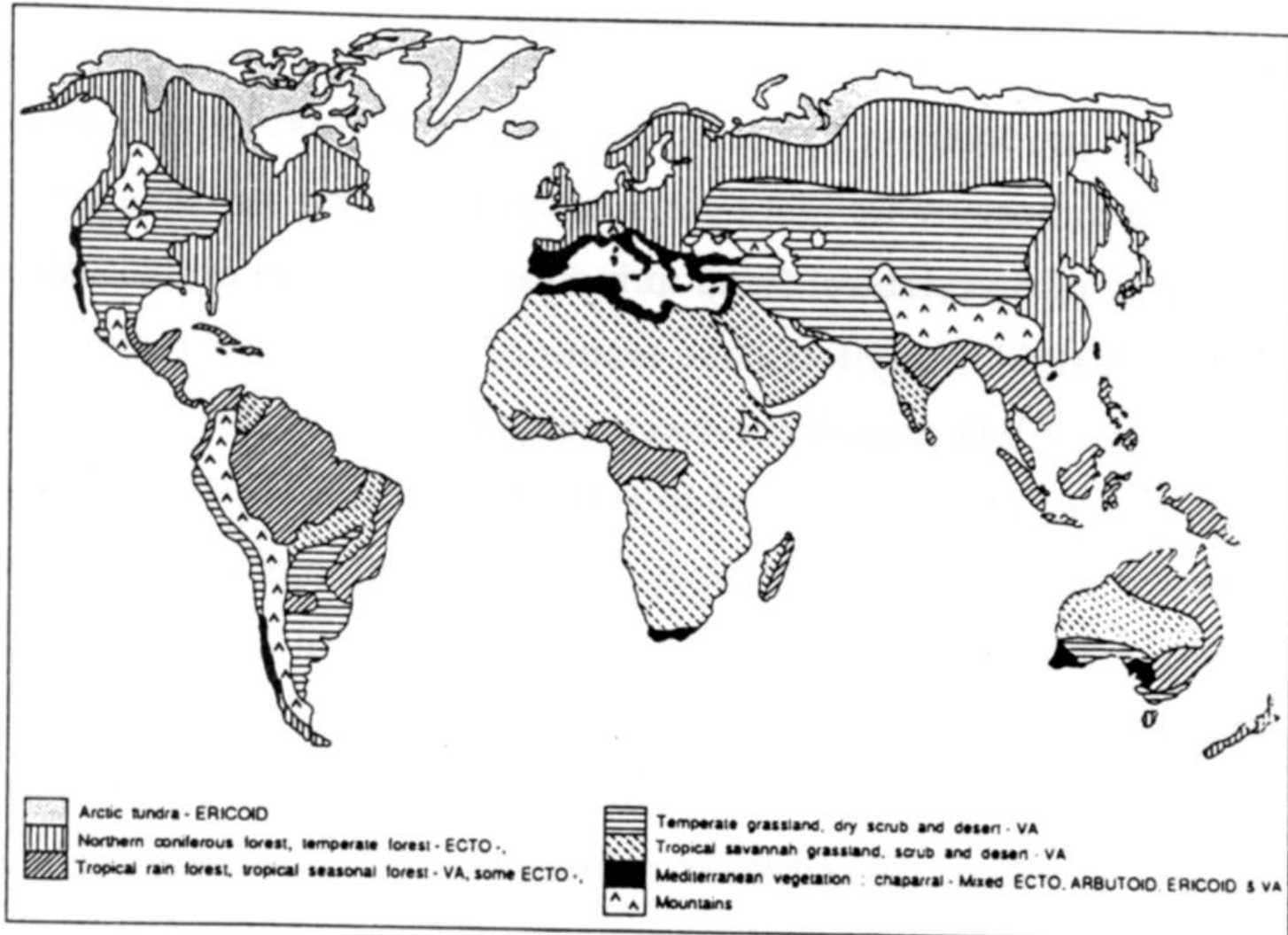


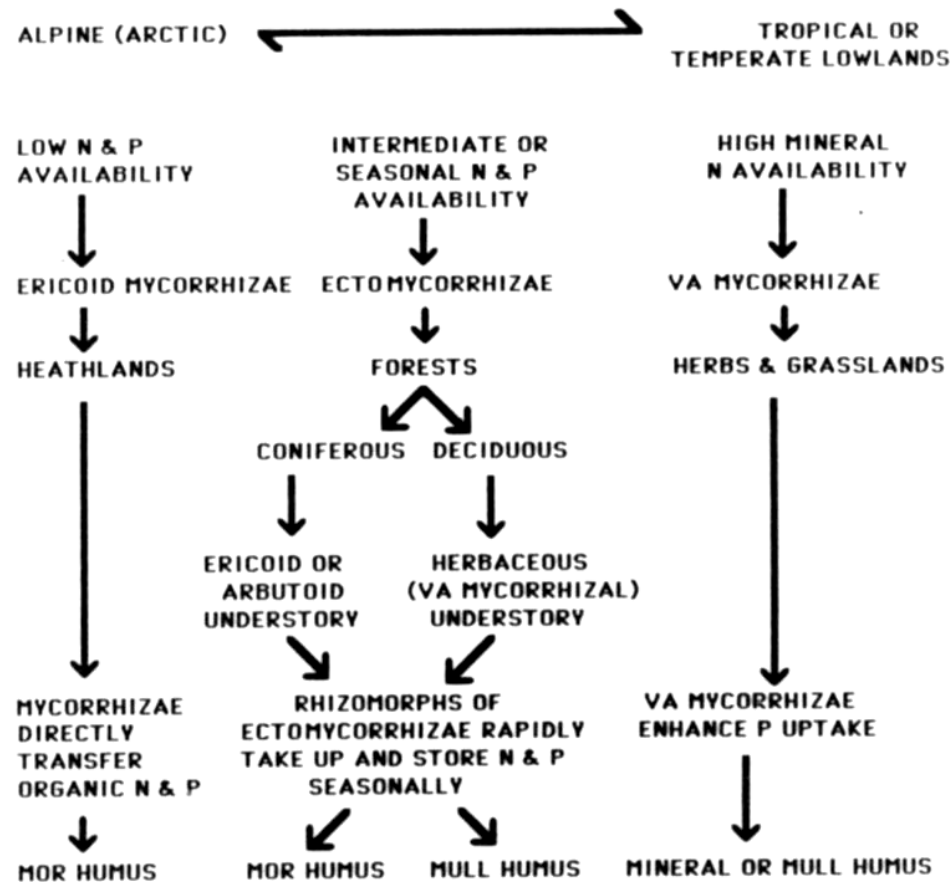
Characteristics of the major classes of mycorrhizas (Smith and Read 1997).

Fungal taxa are abbreviated from Zygomycota, Ascomycota and Basidiomycota, plant taxa from Angiospermae, Gymnospermae, Pteridophyta and Bryophyta. Presence of absence of structures as + or -, (+) or (-) are rare conditions

	Arbuscular (AM)	Ecto (ECM)	Ectendo	Ericoid (ERM)	Arbutoid	Monotropoid	Orchid
Fungal taxa	Zygo	Basidio Asco (Zygo) ^e	Basidio Asco	Asco	Basidio	Basidio	Basidio
Plant taxa	Angio Gymno Pterido Bryo	Angio Gymno	Angio Gymno	Angio: Ericales Bryo	Angio: Ericales	Angio: Ericales	Angio: Orchidaceae
Achlorophylly	- or (+) ^a	-	-	-	-	+	+ ^f
<i>Intracellular interfaces</i>							
Hyphal coils or pegs	+ or - ^b	-	+	+	+	+	+
Arbuscules	+ or (-) ^c	-	-	-	-	-	-
<i>Extracellular interfaces</i>							
Intercellular hyphae	+ or - ^d	+	+	-	+	+	-
Fungal sheath	-	+	+ or -	-	+ or -	+	-

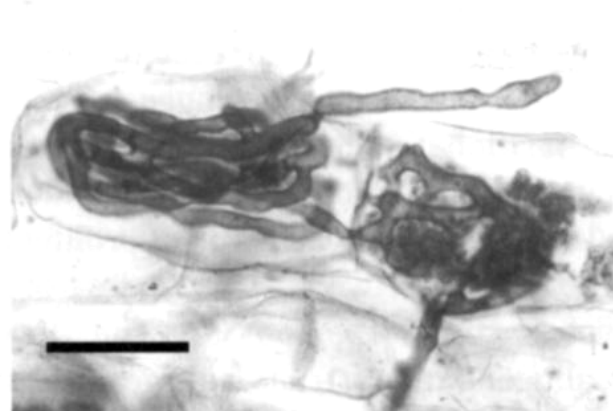
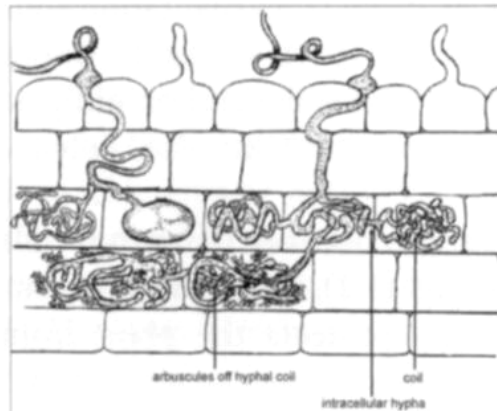
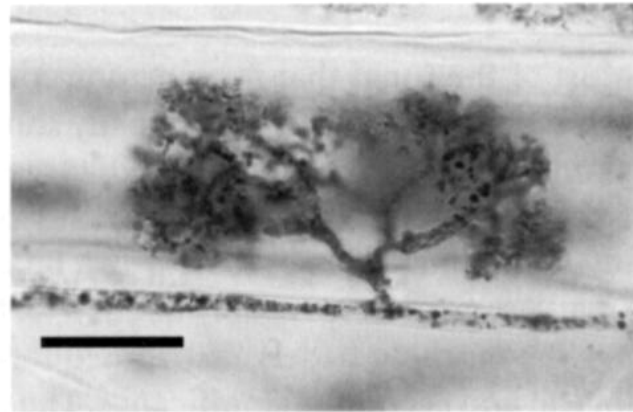
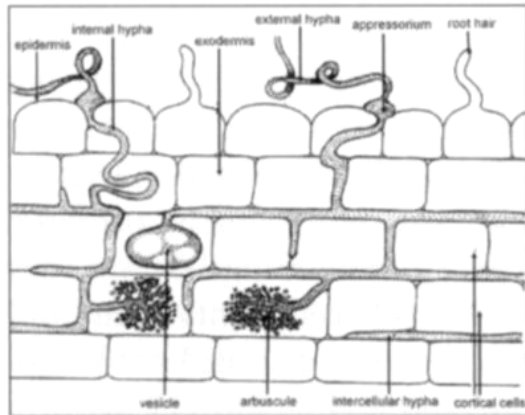
The distribution of the major terrestrial biomes of the world, demonstrating the close relationships between each of the major plant communities and distinctive types of mycorrhizal. (*Read 1991.*)





Biome types regulating the predominant mycorrhizal types

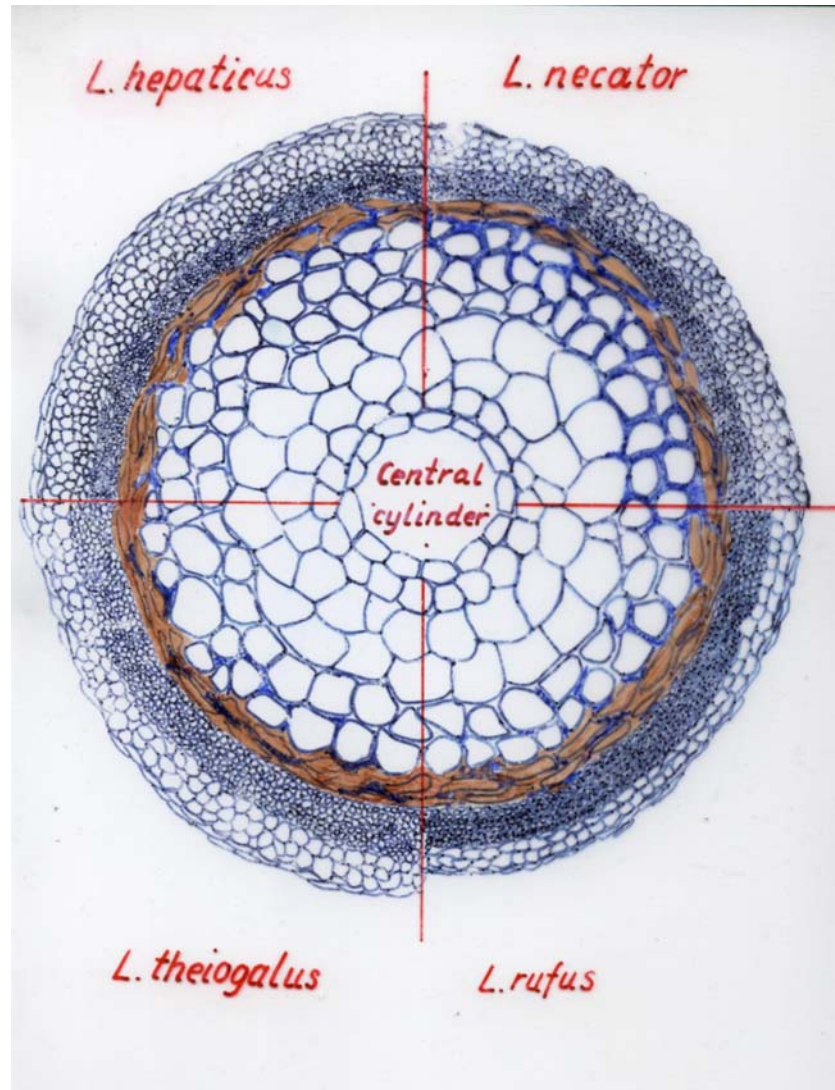
(Read, 1983)

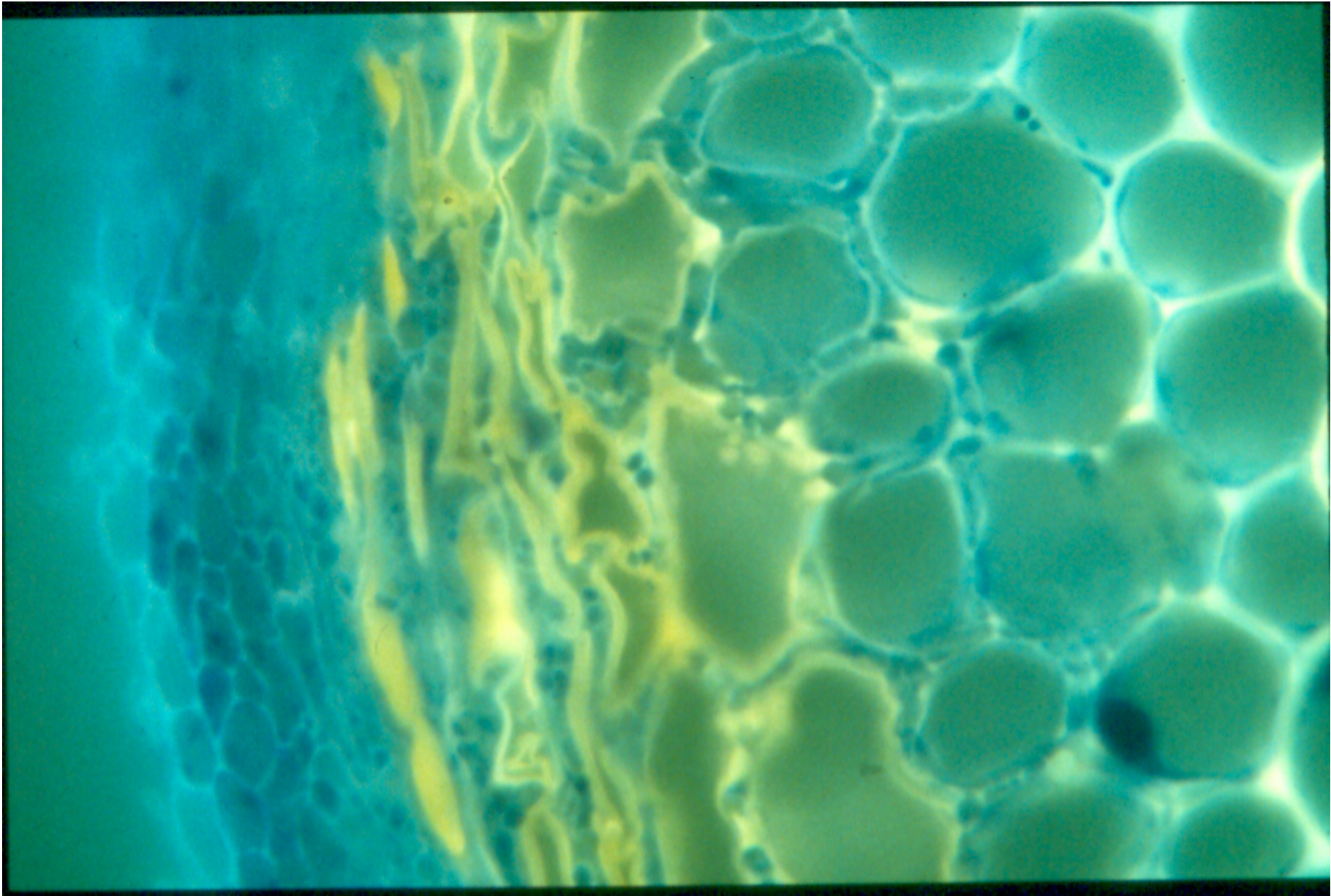


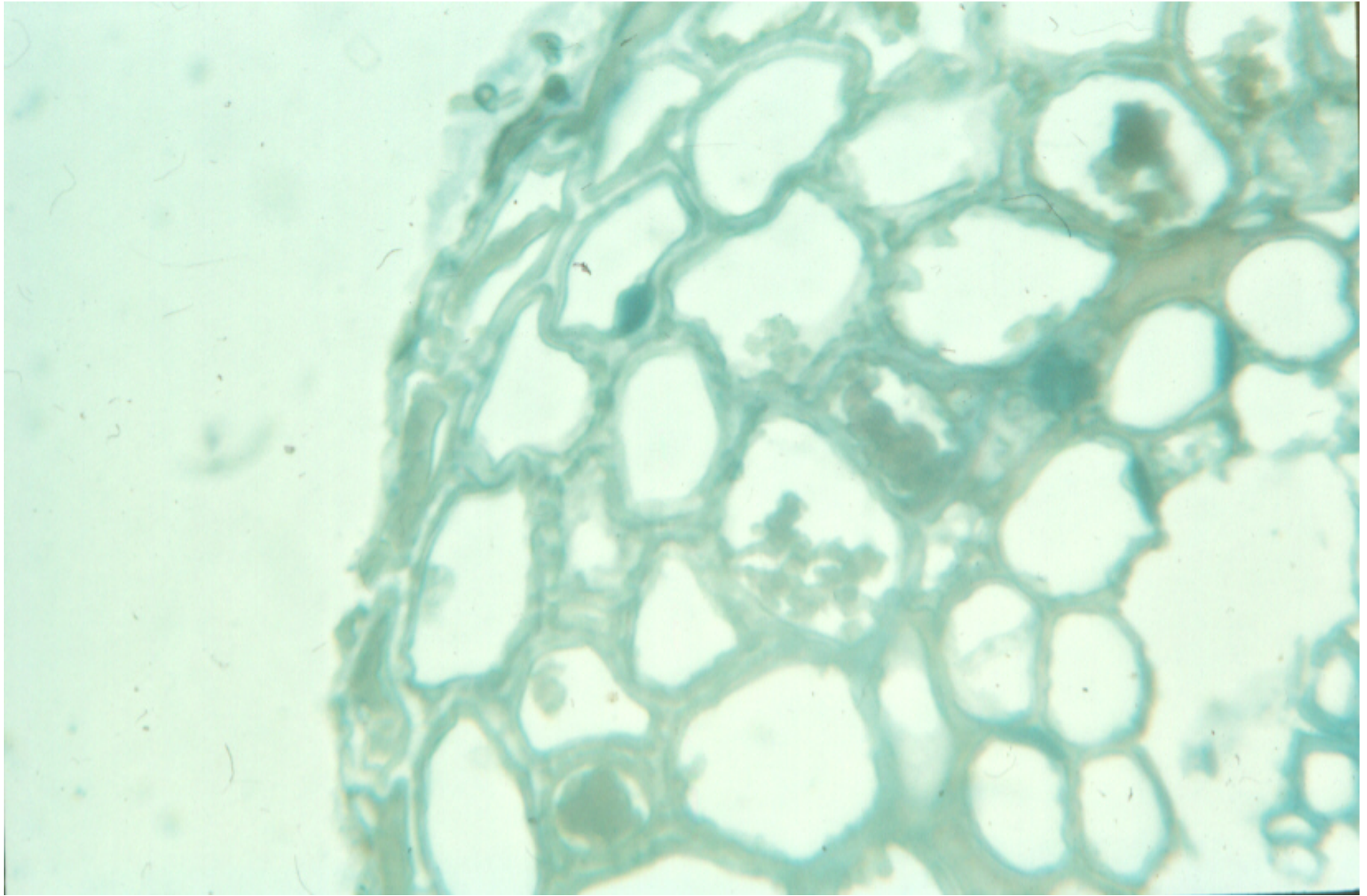
Above Arum-type arbuscular mycorrhizal structures. Diagram by Dickson (1999); arbuscule and intercellular hyphae in *Allium porrum* colonized by *Glomus coronatum* stained with nitroblue tetrazolium. Scale bar 20 μm (S. Dickson, unpubl). *Below Paris-type* arbuscular mycorrhizal structures. Diagram by Dickson (1999); intracellular hyphal coils with arbuscules in *Panax quinquefolius* colonized by unknown glomalean fungus. Scale bar 75 μm . (S. Dickson and R.L. Peterson, unpubl.)

Ektomykorhizní symbiózy

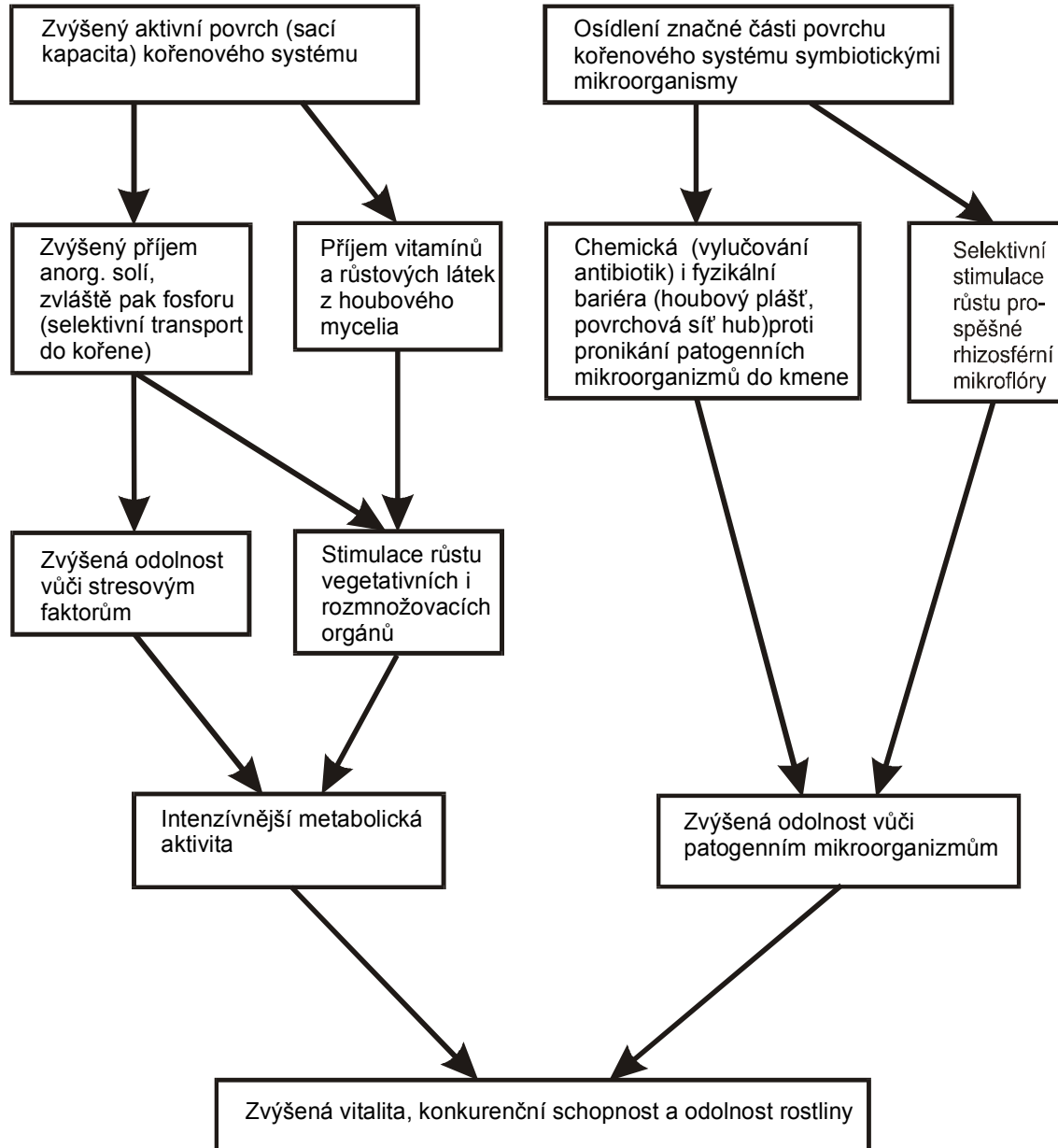
(ektomykorhizy 4 druhů *Lactarius*)







VÝZNAM MYKORHIZNÍ SYMBIÓZY PRO ROSTLINU



Klíčení spor

- Klíčení bazidiospor některých hub rodu *Suillus* (klouzek) je spouštěno chemickými podněty v blízkosti kořene hostitelské rostliny (Fries et al. 1987), kde může být podpořeno kořenovými exudáty.
- Při sukcesním vývoji určitého stanoviště se vždy objevují určité druhy mykorrhizních hub, které jsou posléze vystřídány druhy pozdějších sukcesních stádií.
- Právě bazidiospory pionýrských druhů, klíčí velice snadno a i v umělých podmínkách (umělé substráty, narušené půdy) úspěšně kolonizují hostitelské kořeny

Signalizace mezi hostitelskou rostlinou a symbiotickou houbou v ektomykorhizách

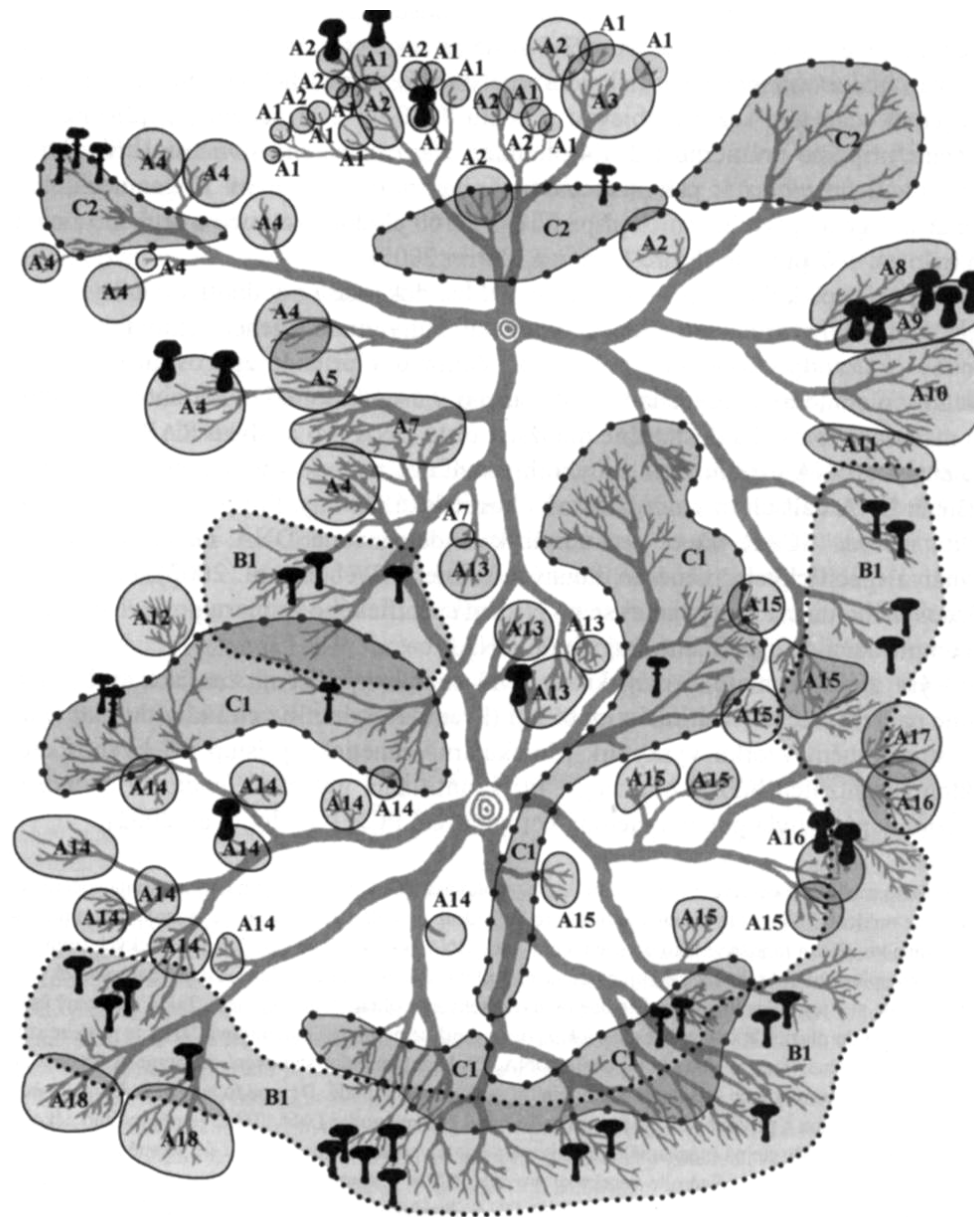
- Kolonizační proces začíná tím, že klíčí spory symbiotické houby v blízkosti kořene a že je růst klíčících hyf či hyf existujícího půdního mycelia mykorhizní hub usměrněn k jeho povrchu řadou organických látek přítomných v kořenových exsudátech nebo vznikajících v rhizosféře.
- Byly však dosud bezpečně identifikovány pouze dvě látky, které jsou za tento jev odpovědné.
- První z nich je kyselina abietová (Fries et al. 1987), která spouští klíče-ní bazidiospor u rodu *Suillus* (klouzek).

Proces vzájemného rozpoznání obou partnerů je řízen geneticky a začíná ještě dříve, než dojde k prvnímu fyzickému kontaktu houby a hostitelské rostliny.

Odpovídá tomu u *Laccaria bicolor* (lakovky dvoubarvé) zvýšení exprese:

- genů zúčastněných v regulaci buněčného cyklu (*ras* geny, geny pro proteinkinázy a proteinkinázové receptory)
- řady dalších genů důležitých pro přenos informace mezi buňkami,
- genů pro membránové iontové kanály
- genů kódujících řadu enzymů, včetně malátsyntázy.

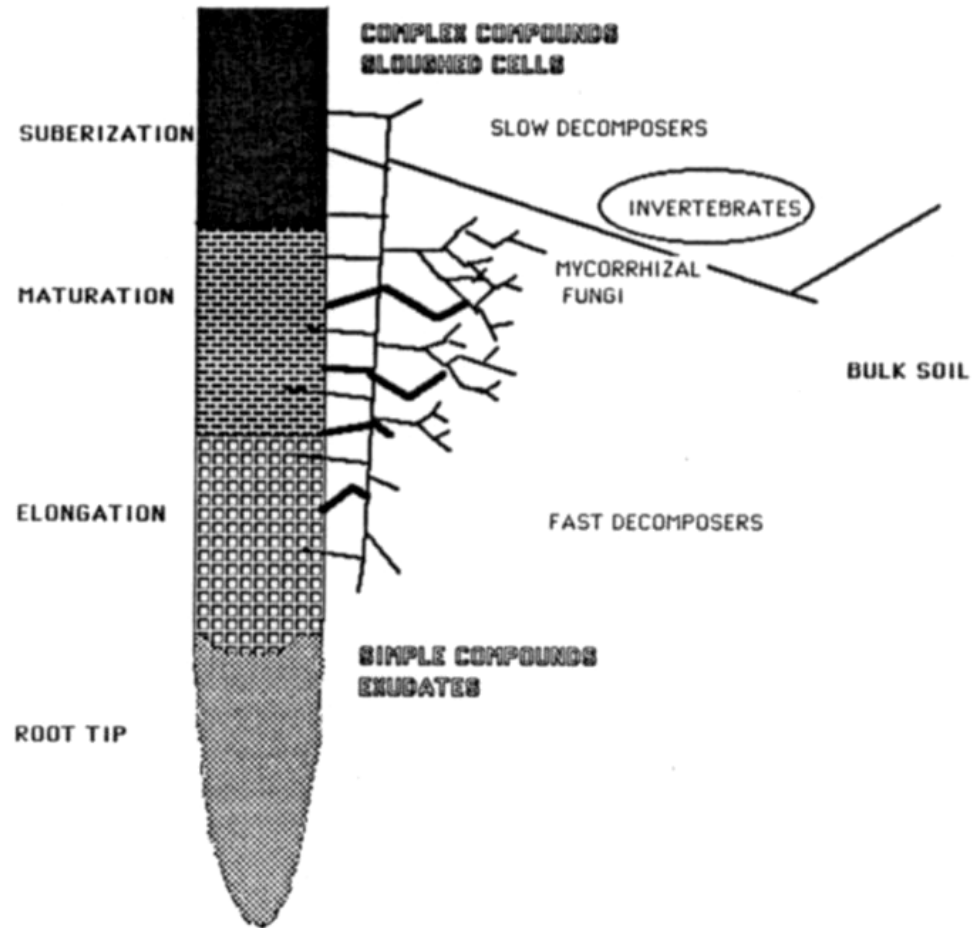
- V dalším kroku se pak hyfy přichytí na povrch kořene a proniknou do něj.
- Zde se uplatňují látky tvořící fibrilární struktury (fimbrie), usnadňující adhezi hyf na povrch kořene.
- Následuje spouštění dalších molekulárních mechanismů, zúčastněných v mykorhizní symbióze.
- U *Eucalyptus globulus* bylo například popsáno, že kořenové exudáty a zejména rostlinný hormon zeatin spustí v houbě akumulaci hypaphorinu, což je derivát tryptofanu.
- Tento alkaloid je hlavní látkou indolového charakteru izolovanou z houby.
- Působí například zpomalení růstu kořenového vlášení a je antagonistou kyseliny indolyl-3-octové (IAA).



Představa různých autorů o rozložení genů v terénu

Proměna kořene po navázání kontaktu s mykorrhizní houbou

- Kolonizace kořene symbiotickou houbou je provázena hlubokými změnami hormonální rovnováhy rostlinných pletiv.
- Ektomykorrhizní houby produkují rostlinné hormony auxiny (IAA), cytokininy, kyselinu abscisovou a etylen.
- Pod vlivem změněné hormonální rovnováhy kořenového systému se zvýšenou měrou rozvíjejí krátké postranní kořeny.
- U jehličnanů bylo ukázáno, že přidané exudáty mycelia houby, extrakty nebo čistý auxin (IAA) napodobují vliv přítomnosti mycelia mykorrhizních hub tvorbu typických dichotomicky větvených krátkých kořenů velmi podobných ektomykorrhizám.



Structure of mycorrhizal in relationship to the structure of the root and associated root organism (Coleman et al., 1983)

- Mykorhiza má také ve srovnání s nemykorhizním kořenem odlišný metabolismus (látkovou přeměnu).
- Například u lanýžů *Tuber brumale* (lanýže zimního) a *T. melanosporum* (lanýže černovýtrusého) bylo pozorováno, že jimi kolonizované kořeny borovice i lísky mají ve srovnání s kořeny nemykorhizními velmi rozdílný obsah aminokyselin. Nemykorhizní kořeny akumulovaly arginin a citrullin, naopak rostliny mykorhizní obsahovaly více glutaminu a asparaginu - změna funkce ornitinového cyklu.

- Rostlina musí do značné míry kontrolovat rozvoj mycelia hub v kořenových pletivech a může upřednostňovat růst jen některých z nich.
- Složky buněčné stěny houby (fragmenty polysacharidů glukanů a chitinu) se váží na specifická vazebná místa na povrchu buněk hostitelských rostlin.
Mohou tak spouštět (elicitovat) jejich obrannou reakci, která se projevuje uvolňováním K^+ a Cl^- z buněk, alkalizací okolního prostředí, ale například také produkcí peroxidu vodíku.
- Hostitelské buňky mohou samy štěpit (možná specificky) polysacharidické elicitory pocházející od mykorhizních hub, a tím vlastně mírnit spouštění vlastní obranné reakce vůči těmto houbám.

- Další mechanismus, kterým je modulována obranná reakce rostliny v přítomnosti mycelia muchomůrky červené, závisí pravděpodobně na dostupnosti sacharidů.
- Na koncentraci monosacharidů totiž závisí i exprese enzymu fenylalaninamoniumlyázy, jehož exprese se zvyšuje (až 30x), je-li v prostředí koncentrace glukózy vyšší než asi 2 μM .
Jde o enzym, který hraje klíčovou roli při syntéze některých sekundárních metabolitů, například různých fenolických látek, které chrání rostlinu před napadením patogenními mikroorganismy.
- V průběhu časných stadií vývoje mykorhizy dochází k změnám exprese některých genů houby i k výrazným změnám vlastností buněčné stěny houby.

Factors that may increase mycorrhizal responsiveness autotrophic plants. Factor in italics are „physiological“, relating to source acquisition and transfer

Fungus	Interface(s)	Root	Growth environment
External hyphae: Fast colonization High growth rate High extension into soil <i>High nutrient influx capacity</i> <i>High nutrient translocation</i>	Fast development Large area of contact High longevity <i>High organic C flux from roots</i> <i>High nutrient flux to roots</i>	Short length (low root/shoot ratio) Little branching Large diameter Few or short root hairs Selectively flexible root/shoot ratio ^a Inability to modify rhizosphere ^b	<i>Low soil nutrient availability</i> <i>High light intensity</i> Other 'suitable' soil conditions ^c Interplant connections ^d Interactions with rhizosphere bacteria Prevention of infection by root pathogens
Internal hyphae: High growth rate <i>Fast nutrient delivery to interface(s)</i>		<i>Low nutrient influx capacity</i> <i>Fast organic C delivery to interface(s)</i>	Low plant density ^e

- Významná je produkce hydrofobinu, která je známa také u řady saprotrofních hub.

Protože tyto látky podstatně ovlivňují pohyb vody v apoplastickém prostoru v kořenových pletivech, mohou i omezit příjem v ní rozpuštěných kationtů.

- Hydrofobiny po odumření hyf zůstávají v půdě a stávají se součástí zásoby půdních hydrofobních látek a postupně se mění na hydrofobní složku humusu.

Ta pak na sebe může vázat jiné organické molekuly hydrofobní interakcí, odstraňovat je tak z půdního roztoku, a tím je chránit před mikrobiálním rozkladem.

- Je možné, že ektomykorhizní houby tímto způsobem mohou zpomalovat rozklad organické hmoty, a tím zadržovat organický uhlík v půdě.

Ektomykorhizní houby

- Většinou jsou za ektomykorhizní houby považovány takové houby, které tvoří plodnice v blízkosti určitých druhů rostlin, u nichž se podařilo vytvořit umělou syntézu ektomykorhiz, anebo houby, které byly molekulárními metodami zjištěny přímo v mykorhizách.
- Existují houby, které jsou schopny kolonizovat stovky druhů dřevin (*Cenococcum graniformé*), i houby, které jsou specializovány výhradně na jednoho hostitele (klouzek *Suillus grevillei* na modřínu).
- Rozhodnout o tom, jaký druh ektomykorhizní houby je zodpovědný za vznik mykorhizy, kterou právě pozorujeme, aniž bychom zároveň našli také plodnice, které by byly s mykorhizami prokazatelně propojeny myceliem, je možné pouze za použití molekulárně-genetických metod.



Pomocí polymorfizmu délek restričních fragmentů DNA (RFLP) bylo zjištěno,

- že jak saprotrofní, tak ektomykorhizní houby lze rozlišit do skupin podle toho, jaké půdní horizonty osidlují (Dickie et al. 2002):
 - houby specializované na vrstvu opadu (*Ramaria concolor*),
 - houby specializované na fermentační horizont F,
 - na humusový horizont H,
 - na hlubší horizonty (*Amanita rubescens*)
 - houby přítomné ve všech horizontech najednou (*Cenococcum geophilum*).
- Zejména druhy vyskytující se ve svrchních horizontech, bohatších organickými látkami, by se mohly podílet na rozkladu humusu.













- Myceliální síť tvořená ektomykorhizními houbami je schopna také obohacovat půdní prostředí organickými látkami získanými při fotosyntéze hostitelskou rostlinou.
- Dokumentováno pokusem, při němž byly ektomykorhizní a kontrolní rostliny borovice *Pinus densiflora* inkubovány v atmosféře obsahující oxid uhličitý značený radioaktivním uhlíkem ^{14}C).

Zhruba 24 % asimilovaného uhlíku transportovaného původně do kořenového systému rostlin se nakonec dostalo do mycelia ektomykorhizní houby.

- Ektomykorhizní houby však také produkují do prostředí řadu enzymů (např. fenoloxidázy a peroxidázy), které se uplatňují při rozkladu organických látek, obdobně jako houby saprotrofní.
- Předpokládá se, že mykorhizní symbiózy ektomykorhizního a erikoidního typu jsou charakteristické pro prostředí s pomalým obratem uhlíku, zatímco arbuskulární mykorhizní symbióza je charakteristická pro prostředí, kde je tento obrat rychlý.

Spouštění fruktifikace a vývoj plodnic

- Spuštění fruktifikace může nastat i tehdy, má-li houba ve sterilních podmínkách kontakt s vhodnou hostitelskou rostlinou.
- Na spuštění fruktifikace se pak podílejí těmito rostlinami produkované hormony a další biologicky aktivní látky.
- Tvorba plodnic velmi silně závisí na rychlosti fotosyntézy hostitelských rostlin. Kupodivu to platí i opačně: fruktifikace ovlivňuje rychlost fotosyntézy.
- Pokud byla v nádobové kultuře *Pinus strobus* (borovice vejmutovky) z blízkosti mykorhizní rostliny odstraněna plodnice symbiotické houby *Laccaria bicolor*, velmi rychle klesla rychlost fotosyntézy v rostlině.
- Rozhodujícím faktorem pro druhovou bohatost podzimního výskytu plodnic ektomykorhizních hub může být množství podzimních, ale i jarních srážek

- Na několika druzích rodu *Boletus* bylo ve Francii zjištěno, že se tyto houby vyskytují a fruktifikují i v kyselejších, chudých a především mělkých půdách, kde se vyskytují také erikoidní rostliny (rodů *Vaccinium*, *Calluna*, *Erica*).
- Fruktifikace hřibů nastává zejména v otevřených porostech opadavých lesů.
- Po zapojení porostu fruktifikace v opadavých lesích dramaticky klesá, což podle této studie neplatí o lesích jehličnatých.
- Bylo zjištěno, že jehličnaté lesy jsou co do produkce plodnic ektomykorhizních hub produktivnější než lesy listnaté a že starší jehličnaté porosty produkují podstatně větší biomasu plodnic než porosty mladé.
- Některé další práce však ukazují, že i v mladém jehličnatém porostu sice postupně roste počet mykorhiz, počet druhů mykorhizních hub i počet vytvořených plodnic, ale po zapojení porostu je dosaženo maxima produkce plodnic, která začíná posléze pozvolna klesat.

Ektomykorhizní houby a minerální i organické živiny

- Opakovaně bylo prokázáno, že houby nejhůře využívají jako zdroje dusíku dusičnan (*Suillus granulatus* - klouzek zrnitý), lépe amon-ný iont (*Pisolithus tinctorius* - měcháč písečný, *Cenococcum geophilum* a *Thelephora terrestris*) a nejlépe dusík vázaný v organických molekulách, jako například v amino-kyselinách (alanin, kyselina glutamová) či v bílkovinách.
- Schopnost dobře využívat jako zdroj dusíku kyselinu glutamovou se někdy považuje za indikátor adaptace sledovaného izolátu houby využívat organické dusíkaté látky.
- Ektomykorhizní bazidiomycety se zřejmě liší ve svých nárocích na zdroje dusíku v médiu podle toho, na jakých lokalitách se především vyskytují - druhy obývající lokality chudé organickým dusíkem využívají bez potíží glutamin, serin a protein, zatímco druhy získané z lokalit bohatých organickým dusíkem rostou dobře na glutaminu, ale hůře na proteinu a serinu.

- Růst mykorrhizní houby může být také stimulován kořenovými exudáty (výměšky), což bylo pozorováno například u exudátů borovice a jejích symbiontů.
- Kořenové exudáty obsahují velmi mnoho různých organických látek včetně cukrů, aminokyselin a organických kyselin.
- Často opomíjenou složkou kořenových exudátů jsou těkavé látky, které lze vlastně považovat za plynné exudáty.
- Ektomykorrhizní houby reagují citlivě na přítomnost některých těkavých látek obsažených v kořenových exudátech (sesquiterpen longifolen a monoterpeny), což hostitelským rostlinám umožňuje částečně regulovat růst těchto hub.

- Má-li ektomykorhizní houba vylučovat do prostředí nějaké své produkty či má-li cosi z prostředí přijímat, potřebuje membránové transportní nástroje.
- U houby *Hebeloma cylindrosporium* byly popsány dokonce dva membránové přenašeče pro amonné ionty: HcAmt2 a HcAmt3.
- K nim příslušné geny *HcAmt2* a *HcAmtS* jsou intenzivně exprimovány při nedostatku dusíku v prostředí, naopak přítomnost amonných iontů v prostředí expresi potlačuje.
- U ektomykorhizních hub byly dále zaznamenány transportéry zajišťující přenos dusíkatých organických látek, zejména aminokyselin.

Výměna látek mezi mykorrhizním symbiontem a hostitelskou rostlinou

- Symbiotická houba funguje jako zdroj anorganických živin, zvláště pak fosforu a dusíku. Rostlina fosfor přijímá ve formě fosforečnanového iontu a výměnou poskytuje sacharózu.
- Obdobně, je-li v prostředí k dispozici dusičnan, ektomykorrhizní houba ho absorbuje a transportuje do rostliny; od rostliny získává výměnou organické látky (sacharózu, alfa-ketoglutarát). Jejich metabolickým zpracováním vznikají aminokyseliny glutamát a glutamin, jež jsou dále transportovány do rostliny.

Schéma výměny látek mezi rostlinou a houbou pomocí Hartigovy sítě

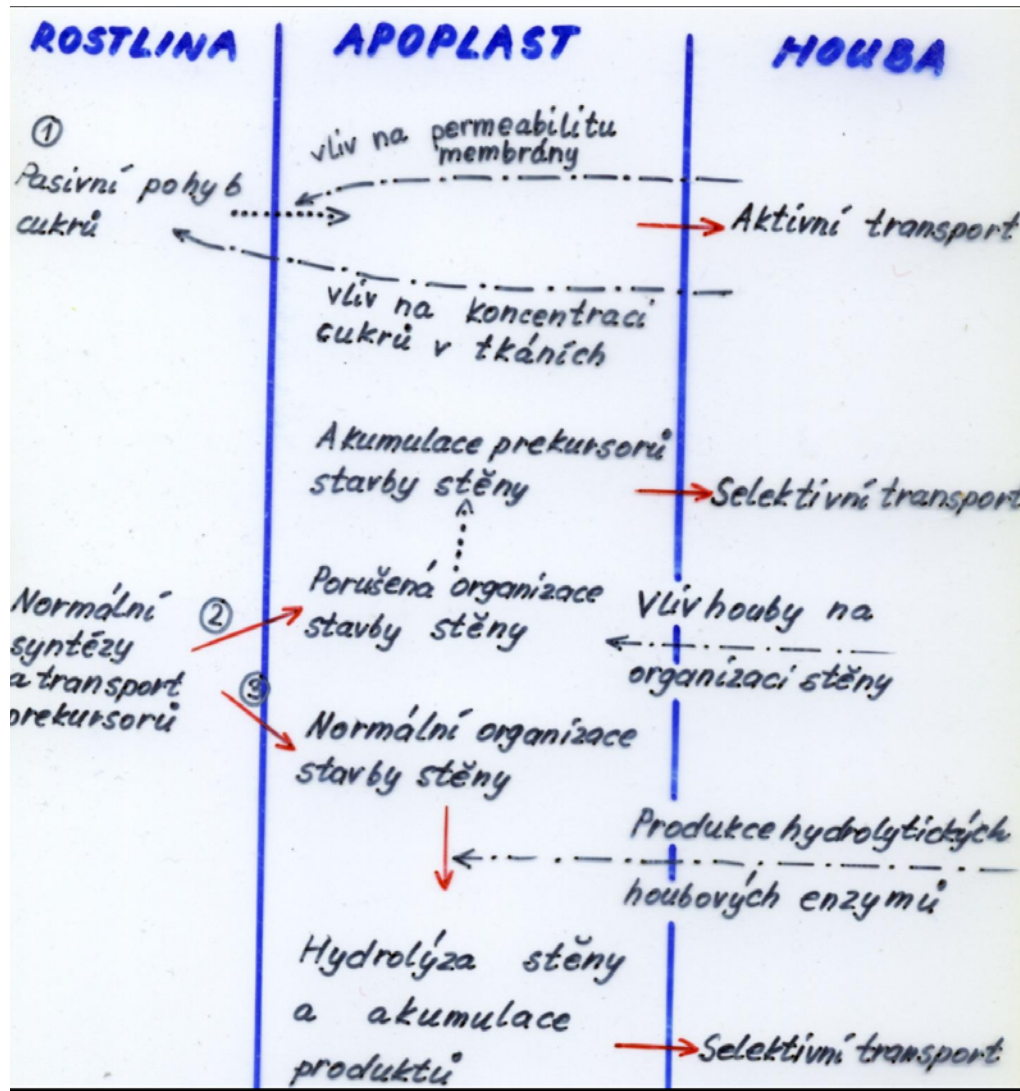


Schéma výměny fosforu a cukrů mezi rostlinou a houbou pomocí Hartigovy sítě

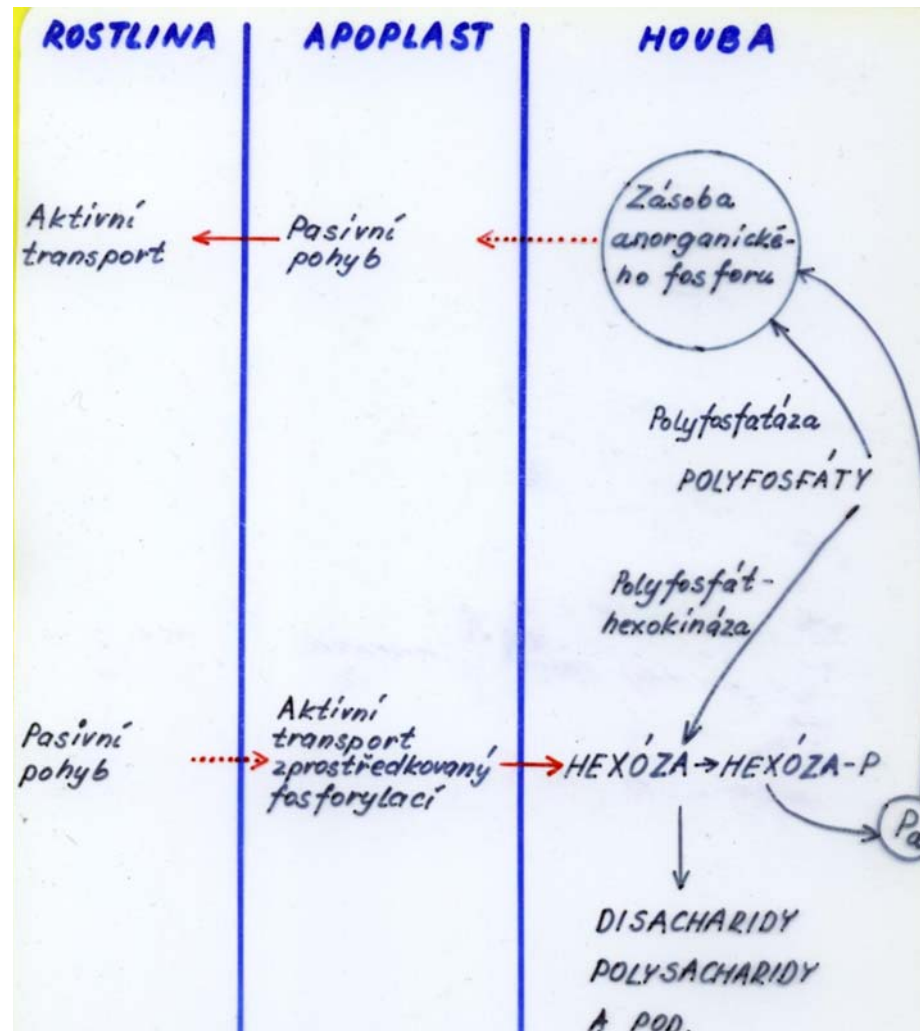
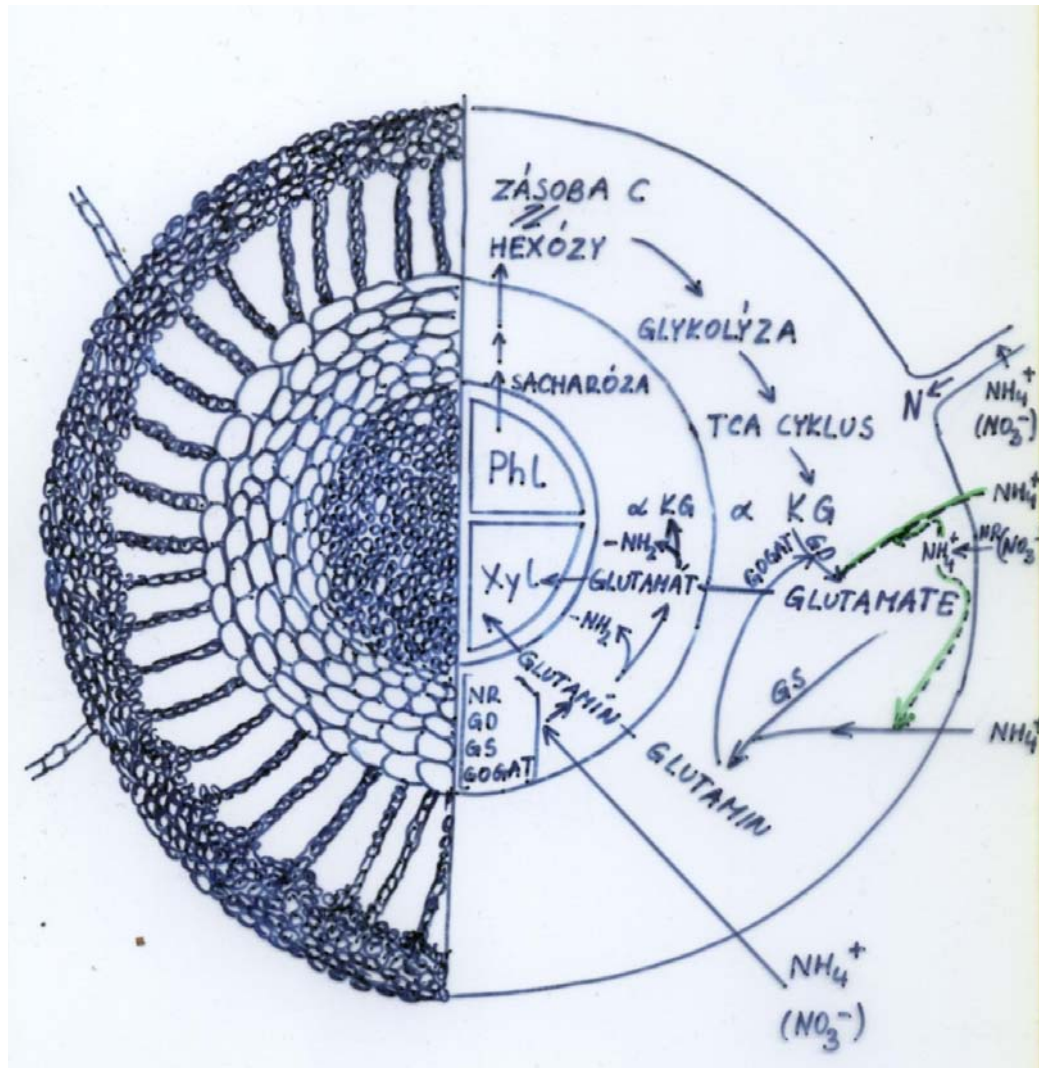


Schéma výměny dusíku a cukrů mezi rostlinou a houbou pomocí Hartigovy sítě



- U ektomykorhizních společenstev bylo zjištěno, že mykorhizy vykazují fyziologické změny při vodním stresu, kdy zvyšují obsah rozpustného cukerného alkoholu arabitolu v mykorhizách *Xerocomus chrysenteron* (hříbu žlutomasého), manitolu v mykorhizách *Lactarius subdulcis* a trehalózy a některých dalších cukrů v jiných případech.
- Někdy se v mykorhizách snižuje obsah polysacharidu glykogenu a zvyšuje obsah dusíkatých tělísek v cytoplazmě hyf.

Jak ektomykorhizní houby působí na půdní prostředí

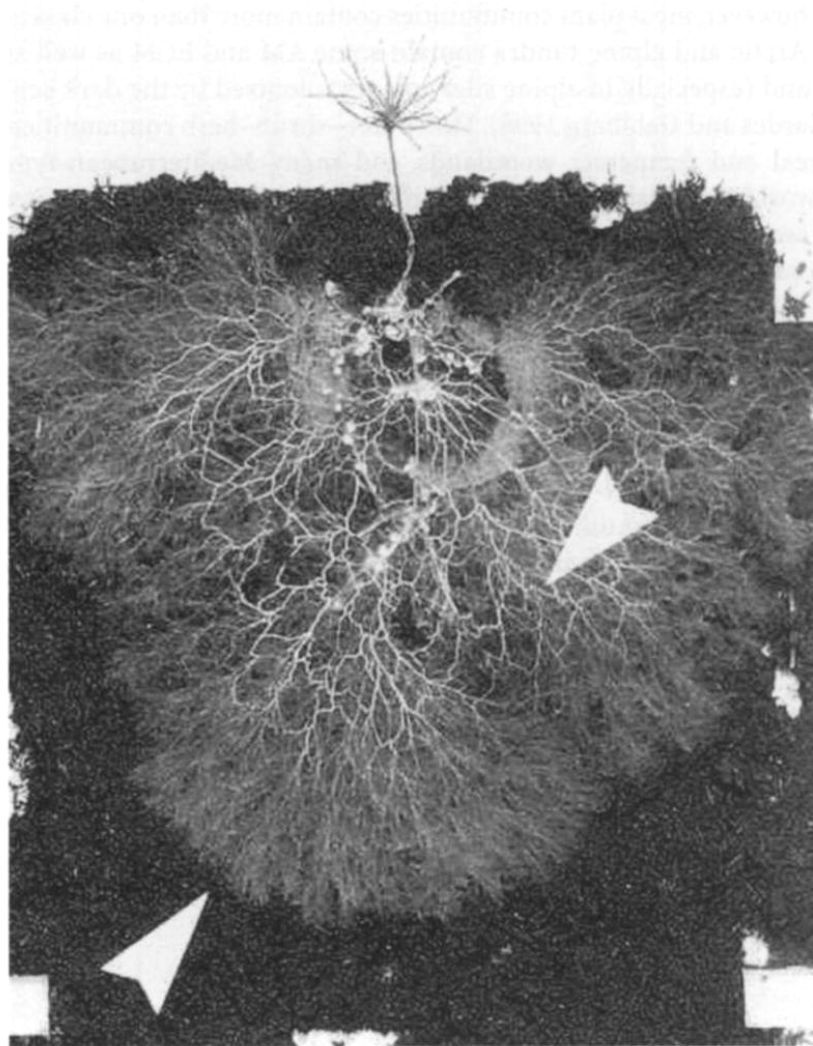
- Ektomykorhizní houby nejen reagují na přítomnost organických látek v prostředí, ale také samy produkují řadu látek, kterými například ovlivňují jiné organizmy ve svém okolí.
- Jsou to v první řadě rostlinné hormony. Je známo, že ektomykorhizní houby produkují rostlinné hormony auxiny, cytokininy, kyselinu abscisovou a etylen.
- U těchto hub byla také pomocí biotestu používajícího hypokotyly salátu zjištěna produkce giberelinů.
- V kulturách houby *Boletus variegatus* (hříbu strakoše) byla zjištěna řada látek, které mají antibiotické a protihoubové účinky. Šlo o etanol, izobutanol, izoamyl-alkohol, aceton a kyselinu izomáselnou.

Mykorhizní houby v rostlinném společenstvu

- Biodiverzita ektomykorhizních hub je ovlivněna zejména dostupností dusíku v půdě.
- Bylo pozorováno, že s rostoucí dostupností dusíku přicházejícího z atmosférických polutantů druhová diverzita ektomykorhizních hub klesá.
- Důvodem by mohla být nerovnováha mezi přebytkem dusíku v hostitelské rostlině a relativním nedostatkem uhlíku (a energie) a ostatních minerálních živin.
- Vliv dostupnosti dusíku na ektomykorhizní symbiózu lze vysvětlit na základě rovnováhy „poptávky“ rostliny po dusíkaté výživě a její nabídky energií bohatých organických látek houbě.
- Je-li rostlina dobře zásobena dusíkem a fosforem, snižuje energetické investice do svého kořenového systému, a tím i do mykorhizních hub.

Mykorrhizní symbióza omezuje vzájemné soutěžení rostlin

- Protože jsou mykorrhizní houby často málo selektivní ve výběru rostlinného partnera, mohou propojovat sítě hyf hostitelské rostliny různých druhů, různých velikostí a různých vývojových stadií.
- V přítomnosti mykorrhizních hub se snižuje kompetice neboli soutěžení rostlin o zdroje.
- To se projevuje zejména na růstu a přežívání semenáčků, které jsou prostřednictvím ektomykorrhizních hub vlastně zásobovány nejen minerálními živinami, ale i organickými látkami a energií.
- Proto také ektomykorrhizní semenáčky stromů v zapojeném porostu, (kde je při zemi velký nedostatek světla), přežívají podstatně lépe, jsou-li myceliální sítě napojeny na kořeny dospělých hostitelských rostlin - efekt chůvy (nurse effect).

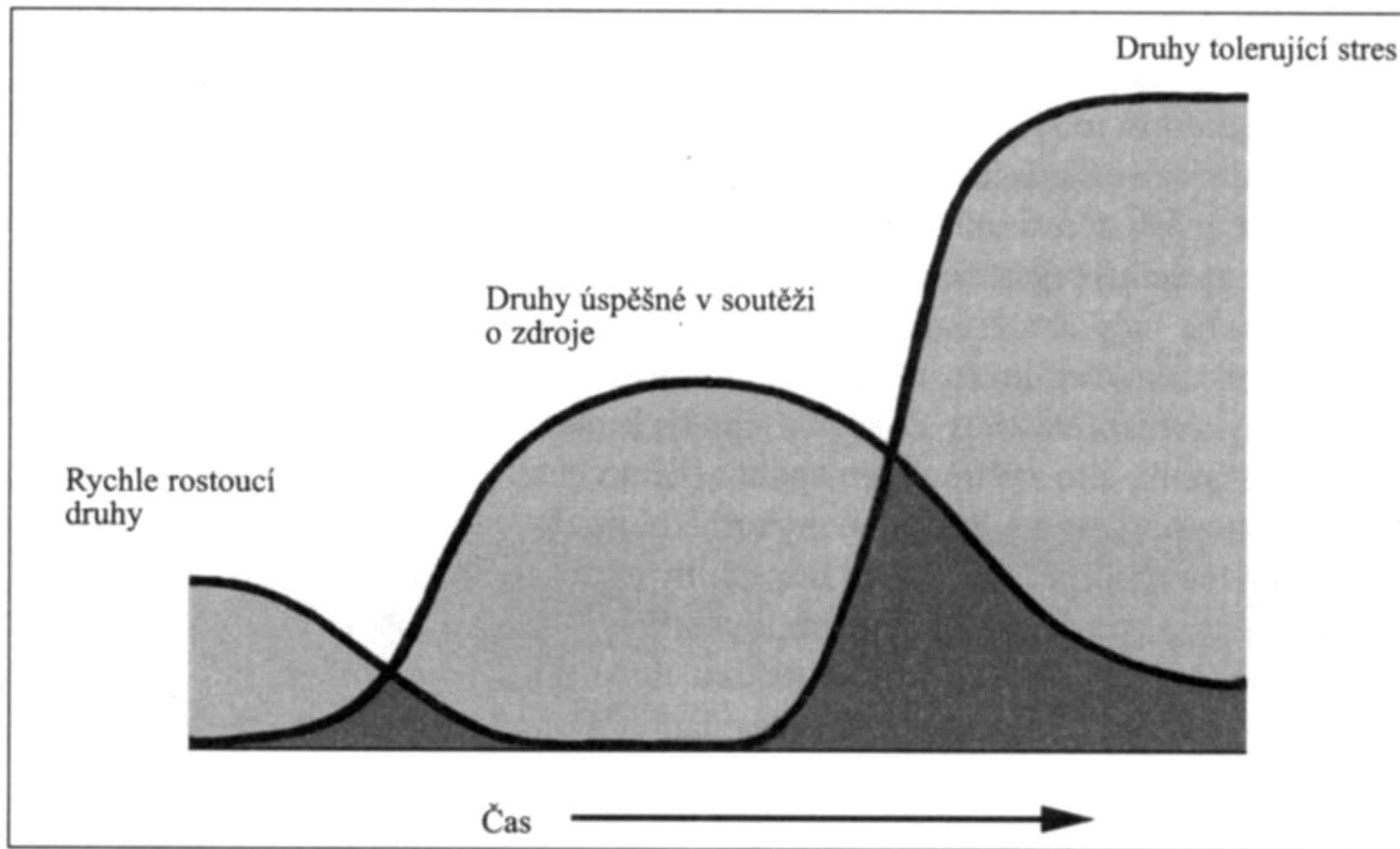


Seedling of *Pinus* colonized by *Suillus bovinus* and grown on natural forest soil in an observation chamber (approx 20 cm across). *Upper arrowhead* shows mycelial strands; *lower arrowhead* shows the advancing hyphal front (DJ. Read, unpubl.)

- Ektomykorhizy často tvoří naprostou většinu absorpčního povrchu kořenového systému.
- Protože i povrch mykorhiz je zpravidla kryt hyfovým pláštěm, který bývá velmi kompaktní, musí prakticky veškeré minerální živiny projít přes symbiotickou houbu.
- Fosfát je v hyfovém plášti zčásti ukládán ve formě polyfosfátu a může být do rostlinného organismu uvolněn v případě jeho sezónního nedostatku v prostředí.
- Ektomykorhizní rostliny dokáží v chudých půdách efektivněji získávat kromě fosforu i vápník, a to zvětráváním apatitu.
- Vysoká koncentrace minerálních živin, ať už fosforu nebo dusíku, se tedy obecně projevuje omezením rozvoje a funkce mykorhizní symbiózy.
- V důsledku to znamená, že rostliny jsou hůře vzájemně propojeny, že méně spolupracují a že více soupeří o zdroje.

Mykorhizní symbióza a změny rostlinného společenstva v čase

- Tím, že mykorhizní houby mění v půdě obsah organických látek a stabilizují půdní strukturu, podílejí se na změně půdního prostředí.
- Protože vlastnosti půdy do jisté míry spoluurčují složení rostlinného pokryvu, dochází vlivem změny půdního prostředí i ke změnám ve složení tohoto rostlinného pokryvu.
- Rostlinný pokryv sám o sobě však také mění půdní vlastnosti (například vodní a teplotní režim, dostupnost minerálních živin, chemické vlastnosti rostlinného opadu) i složení společenstva půdních organizmů, včetně mykorhizních hub.
- Sukcesní procesy se tedy projevují i postupnou změnou druhové skladby mykorhizních hub na tomto stanovišti.



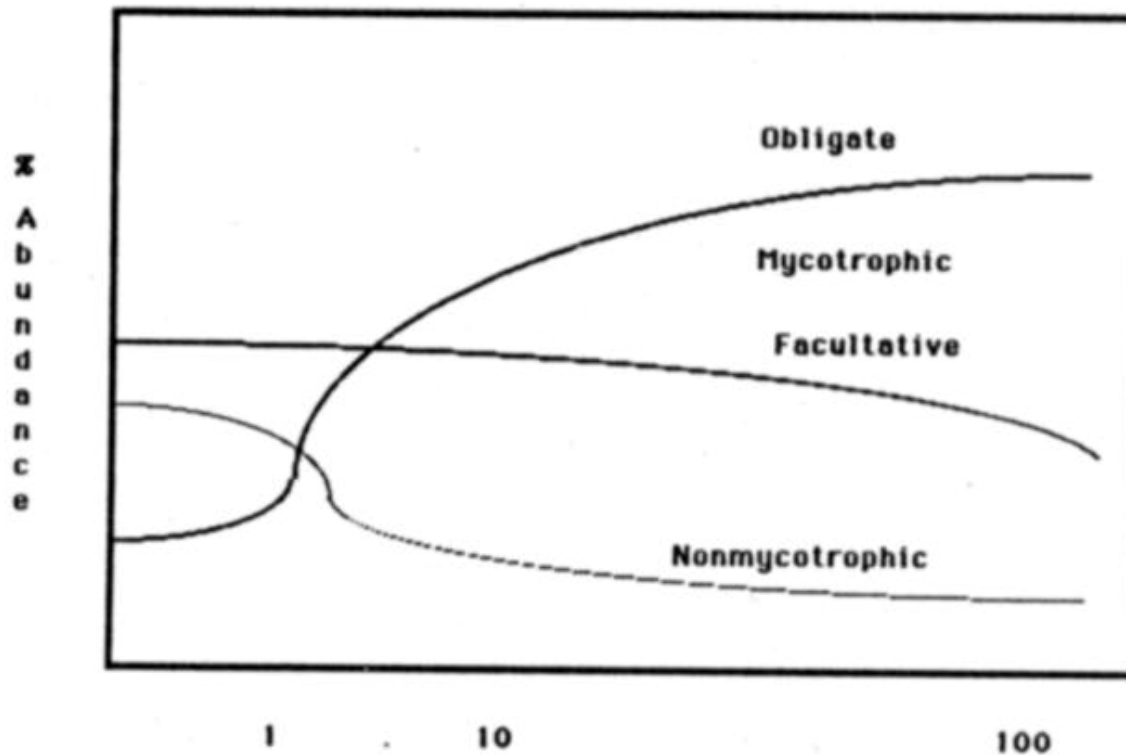
Průběh sukcese rostlinného společenstva

- Některé uměle vzniklé plochy (paseky) představují mladší sukcesní stadia porostu ve stádiu rozpadu.
- Proto pokud je těžba hostitelských dřevin prováděna citlivě a nepoškozuje naráz větší plochy lesa, nemusí poškozovat a redukovat společenstva ektomykorhizních hub, neboť les pak tvoří mozaiku porostů různých vlastností (sekundární listnatý les) a společenstvo ektomykorhizních hub v něm nachází nejrozličnější podmínky a může být velmi bohaté.
- Příčinou přítomnosti různých druhů ektomykorhizních hub v různých sukcesních stádiích ekosystému je s velkou pravděpodobností jejich různá růstová rychlost a různá schopnost soutěžit s ostatními organizmy o obživu.
- Druhy ranných vývojových stádií (*Rhizopogon occidentalis*) jsou schopny rychle růst, ale nedokáží uspět v soutěži o živiny s jinými druhy hub, zejména s druhy pozdních vývojových stádií (*Tomentella sublilacina*), které rostou pomaleji, ale dokáží velmi účinně získávat živiny ze svého prostředí.

Number of species of mycorrhizal fungi, seen as fruitbodies, as a function of stand age

	Source of data									
	A		B		C		D		E	
	stand age	no. of fungi	stand age	no. of fungi	stand age	no. of fungi	stand age	no. of fungi	stand age	no. of fungi
pre-canopy closure	0-10	15	3-5	1	5-15	26	4-13	41	--	--
early canopy closure	10-20	38	ca.10	15	20-30	39	--	--	8-19	30
late canopy closure and thinning stage	20-30	47	ca.20	28	30-50	34	--	--	20-38	22
mature forest	ca.40	36	40-70	29	>70	29	50-80	18	41-55	22

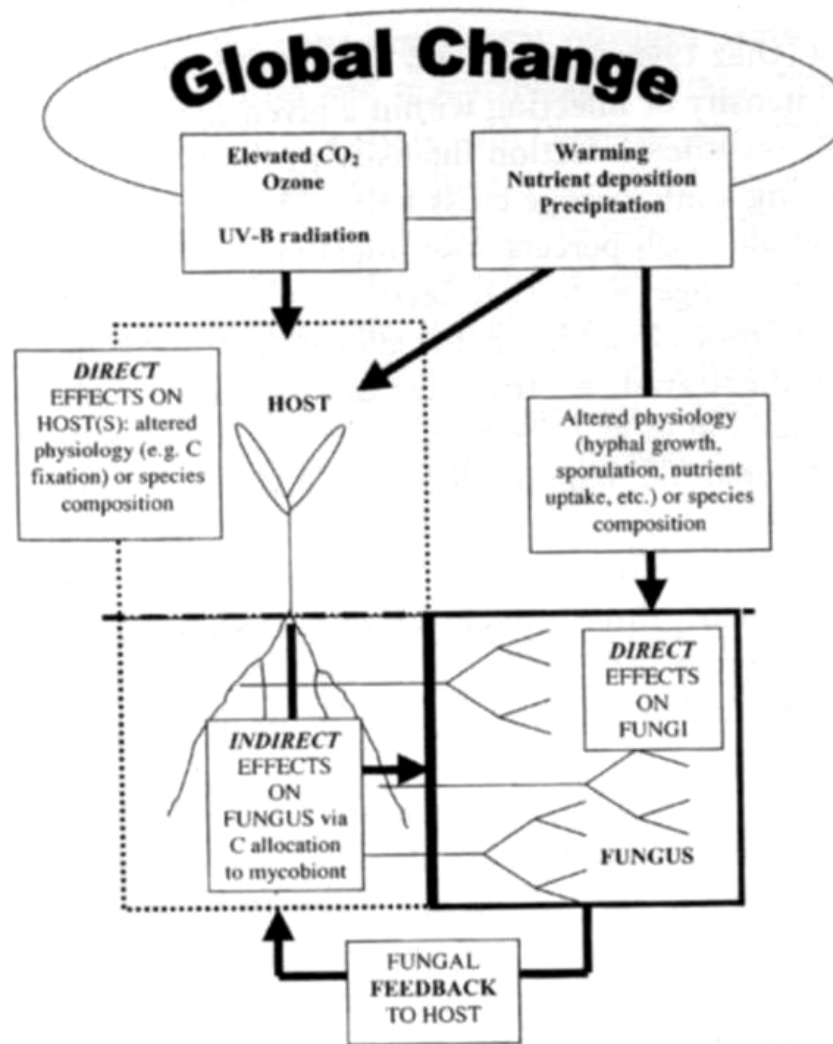
- A: Ricek (1980): 19 stands of *Picea abies*, FRG, followed from 1966-1979;
 B: Bendiksen (1981): 8 stands of *Picea abies*, Norway, followed from 1978-1980;
 C: Hintikka (1988): 25 stands of *Pinus sylvestris*, Finland, 1975-1977;
 D: Termorshuizen & Schaffers (1987a): 35 stands of *Pinus sylvestris*, The Netherlands, 1986-1987;
 E: Jansen (own observations): 25 stands of *Pseudotsuga menziesii*, The Netherlands, 1986-1989.



A model of succesion derival from Janos (1980) using the mycorrhizal proposed by Stahl (1900)

Mykorrhizní houby a globální ekosystém

- Samotné zvyšování teploty může mít pozitivní vliv na kolonizaci kořenů ektomykorrhizními houbami v laboratorních podmínkách.
- V tomto případě dochází i ke změnám počtu mykorrhiz různých typů, což svědčí o různé citlivosti různých druhů hub na změnu teploty.
- Zhruba dvojnásobek současné hodnoty vzdušné koncentrace oxidu uhličitého má hluboký vliv také na složení společenstva ektomykorrhizních hub .
- Zvýšená koncentrace oxidu uhličitého ve vzduchu se v tomto směru projevila podstatně hlouběji a rychleji (již po 3 letech) než například dlouhodobé minerální hnojení.



Diagrammatic representation of the effects of different global change factors on the mycorrhizal symbiosis

- Rostliny *Quercus robur* (dubu letního) reagovaly na zvýšení koncentrace CO₂ mnohem rychlejším růstem, pokud byly kolonizovány ektomykorhizní houbou *Laccaria laccata* (lakovkou obecnou).
- Podobně ve sterilních podmínkách *in vitro* stimuluje zvýšená koncentrace oxidu uhličitého v atmosféře (600 ppm) několikanásobně tvorbu ektomykorhiz *Pisolithus tinctorius* (měcháčem písečným) u *Pinus sylvestris* (borovice lesní).
- Některá z výše uvedených pozorování naznačují, že s rostoucí teplotou může vzrůstat také závislost rostlinstva na mykorhizní symbióze a může vzrůstat i ukládání organických látek v půdě.
- Je však možné předpokládat i opačný vliv, protože ektomykorhizní houby mohou totiž za určitých podmínek i zvyšovat v některých případech uvolňování uhlíku z půdních organických látek.

Response matrix^a of the different mycorrhizal fungal types (arbuskular mycorrhizal fungi (AMF), ecto-mycorrhizal fungi (EMF) and ericoid mycorrhizae to various global change factors

	Parameter	AMF	EMF	Ericoid mycorrhizae	Plant growth
Elevated CO ₂	% Infection	+/0 ^b	+/0 ^c	?	+ ^{b,e}
	Hyphal length	+/0 ^d	+/0 ^e	?	
Nitrogen deposition	% Infection	+/0/- ^f	+/0/- ^g	0/- ^h (few studies)	+/0/- ^{f,g,h,i}
	Hyphal length	+/0/- ⁱ	+/0/- ^j	?	
	Fruit bodies		- ^k		
Altered precipitation		+/0 ^m	+/0 ⁿ	+/- ^o	
Warming		+/0 ^p	0/- ^q	- ^r	
Ozone	% Infection	0/- ^s (few studies)	0/- (few studies) ^t	?	0/- ^{s,t,u}
	Hyphal length	?	- (few studies) ^u	?	
UV radiation	% Infection	0/- (few studies) ^v	0 (few studies) ^w	?	0/- ^{v,w}

- Se zvyšováním koncentrace oxidu uhličitého v atmosféře spojené oteplování má za následek změny ve vodním režimu rozsáhlých území celé planety.
- Mykorrhizní houby by pak mohly sehrát významnou úlohu při udržení rostlinných porostů v podmínkách snižující se dostupnosti vody, protože mykorrhizní rostliny jsou schopny získávat vodu z půdy účinněji než rostliny nemykorrhizní.
- S rostoucí dostupností dusíku přicházejícího z atmosférických polutantů klesá druhová diverzita ektomykorrhizních hub. Zřejmě to souvisí se změnou poměru dostupných minerálních živin a organického uhlíku v rostlinné biomase.

