



Lesnická  
a dřevařská  
fakulta

# Úvod do problematiky mykorhizních symbióz

**Pavel Cudlín**

*Centrum výzkumu globální změny AV ČR, v.v.i. Na Sádkách  
7, 370 05, České Budějovice*

*[cudlin.p@czechglobe.cz](mailto:cudlin.p@czechglobe.cz)*



evropský  
sociální  
fond v ČR



EVROPSKÁ UNIE



MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,  
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY



OP Vzdělávání  
pro konkurenceschopnost

INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Mendelova  
univerzita  
v Brně



# Obsah

- Úvod do problematiky mykorhizních symbióz
- Ekofyziologický význam mykorhizních symbióz
- Typy mykorhiz, jejich hostitelé, symbioti a rozšíření
- Ektomykorhizní houby
- Výměna látek mezi mykorhizním symbiontem a hostitelskou rostlinou
- Ekologie mykorhizních symbióz
  - Vliv globální změny na mykorhizní symbiózy
  - Funkční morfologie ektomykorhiz
- Vlivy působící na mykorhizní symbiózy

# Úvod do problematiky mykorhizních symbióz

***Mykorhizní symbiózy*** jsou symbiotické asociace mezi houbou (specializovanou na život v půdě nebo v rostlině) a kořenem (nebo jinou částí) rostliny), které jsou primárně odpovědné za transport živin (Brundrett 2004).

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

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* (sítinovité), *Cyperaceae* (šáchorovité) a *Polygonaceae* (rdesnovité) tyto symbiózy většinou netvoří, respektive je v malé míře i tvoří, ale nejsou jimi výrazně ovlivněny.

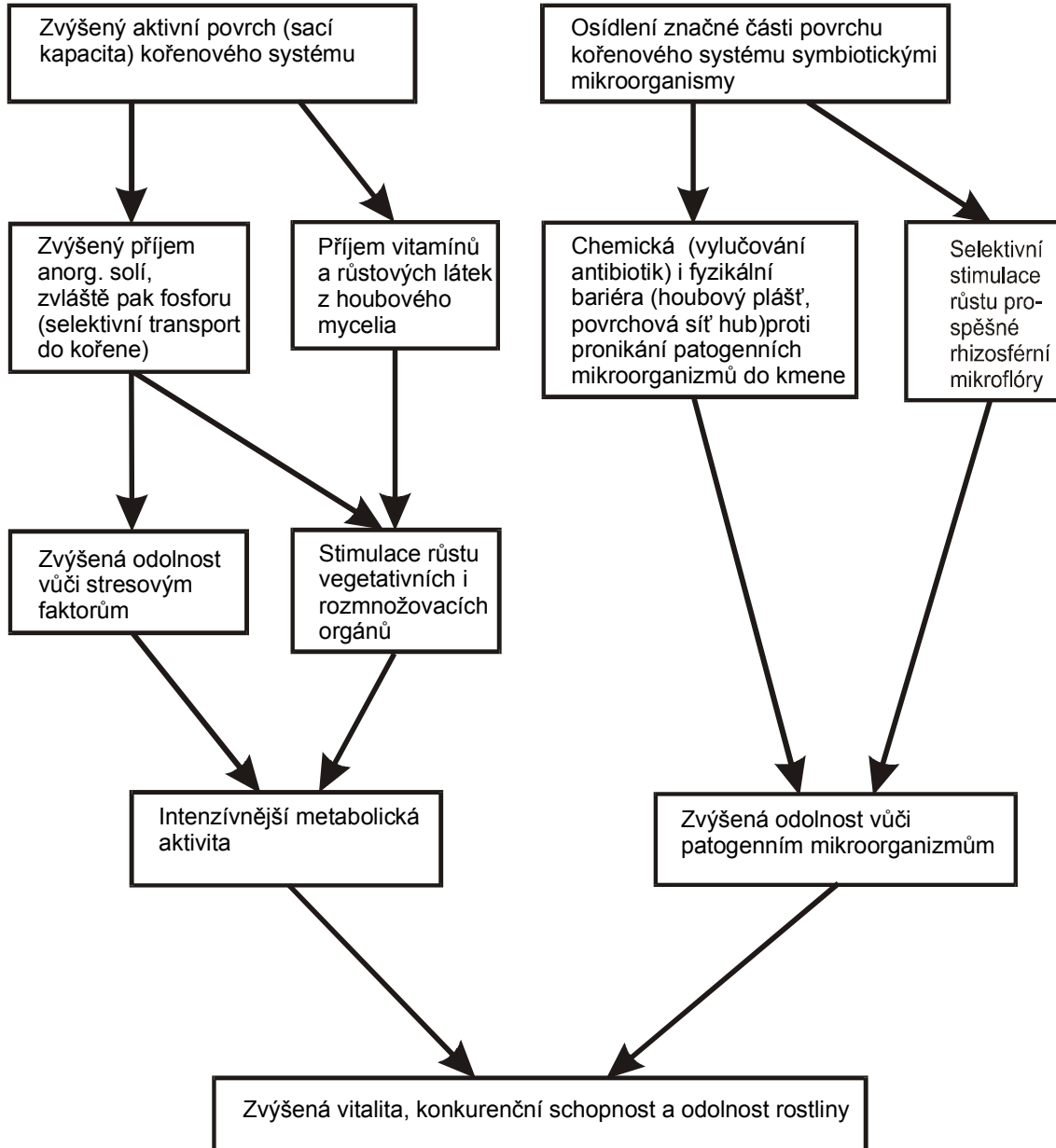
# Ekofyziologický význam mykorhizních symbióz

*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.

# VÝZNAM MYKORHIZNÍ SYMBIÓZY PRO ROSTLINU



- Mykorrhiza má ve srovnání s nemykorrhizním 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 nemykorrhizními velmi rozdílný obsah aminokyselin.
- Nemykorrhizní kořeny akumulovaly arginin a citrullin, naopak rostliny mykorrhizní 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 například 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 uM.
- Jde o enzym, který hraje klíčovou roli při syntéze některých sekundárních metabolitů, například různých fenolických látek, které chrání rostlinu před napadením patogenními mikroorganismy.

- 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.

# Typy mykorhiz, jejich hostitelé, symbionti a rozšíření

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 endomykorhiza

Bryophyta  
Pteridophyta  
Gymnospermae  
Angiospermae

↕  
Phycomycetes

## Ektomykorhiza

Gymnospermae  
Angiospermae

↕  
Basidiomycetes  
Ascomycetes  
Phycomycetes

## Erikoidní endomykorhiza

Ericales

↕  
Ascomycetes

## Monotropoidní ektendomykorhiza

Monotropaceae

↕  
Basidiomycetes

## Orchideoidní endomykorhiza

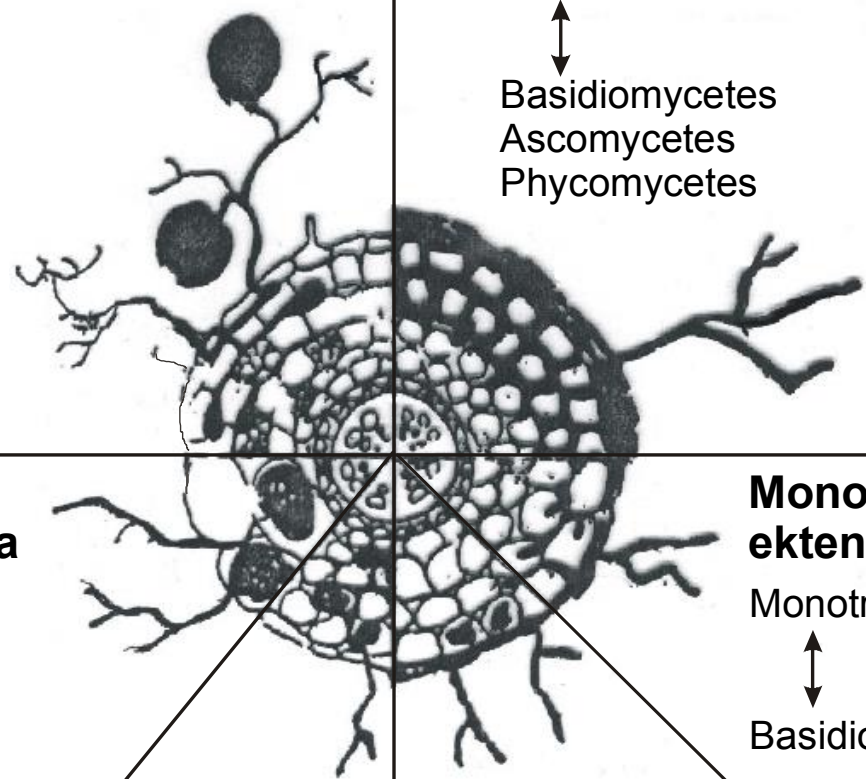
Orchidaceae

↕  
Basidiomycetes

## Arbutoidní ektendomykorhiza

Ericales

↕  
Basidiomycetes

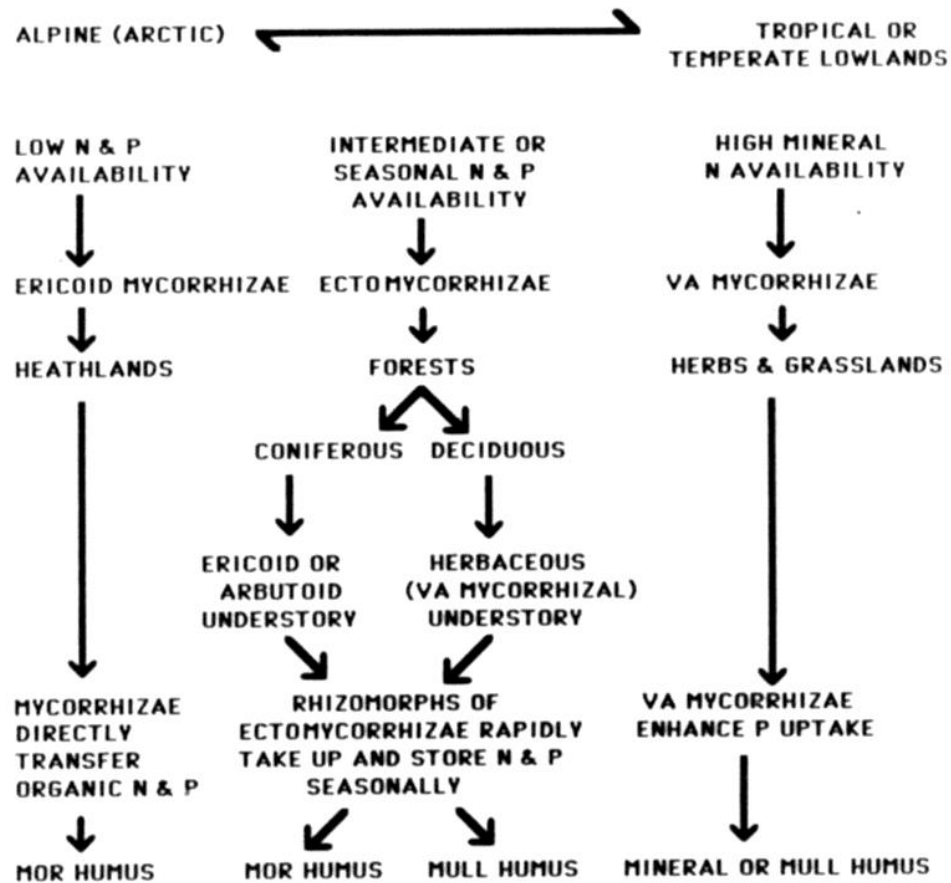


(Gianinnazi-Pearson 1985)



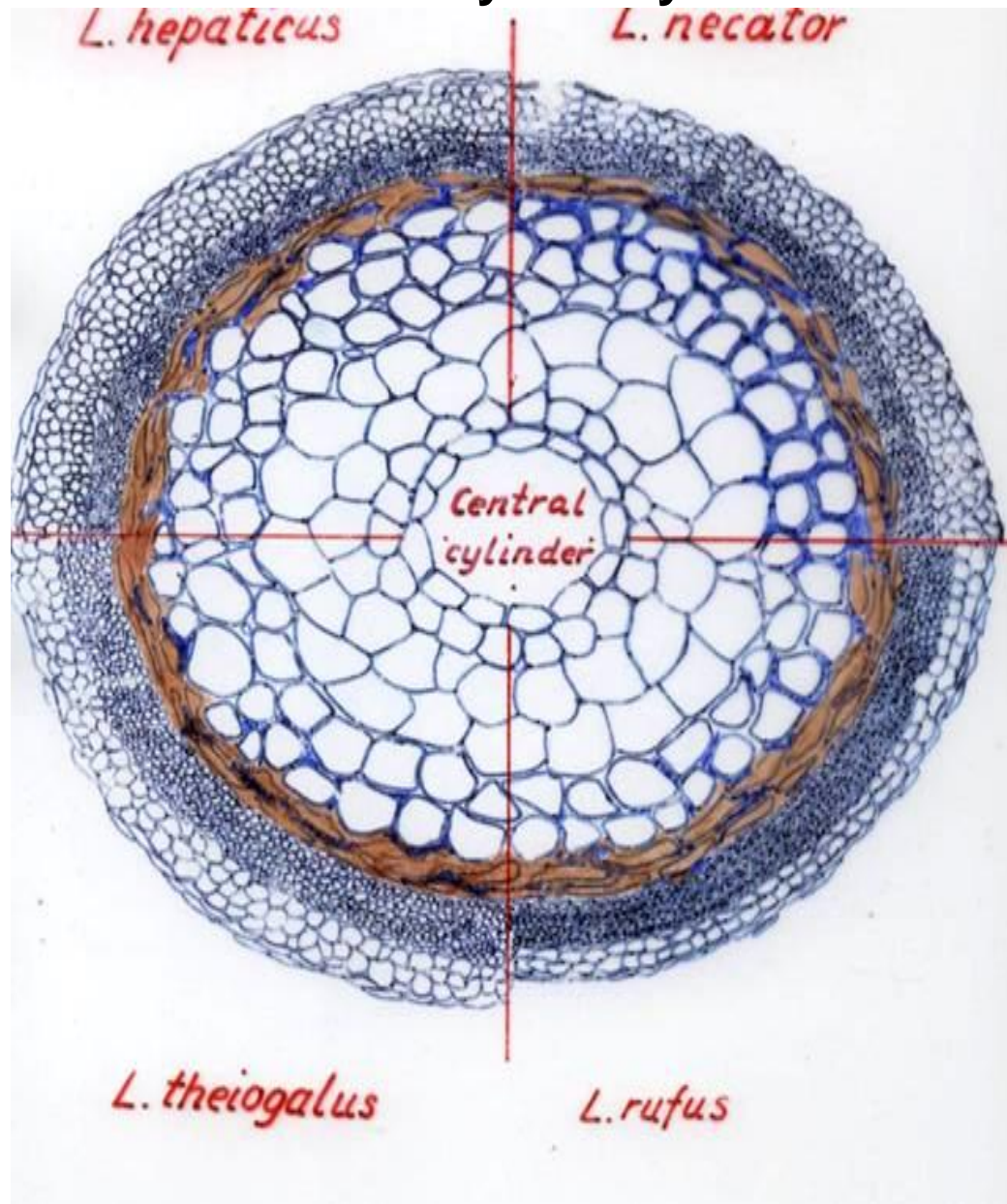
## Rozložení hlavních biomů Země s převažujícím typem mykorhizy (*Read 1991*)

Arctic tundra – ericoid; Northern and temperate forests – ECM; temperate grassland – AM; tropical savannah grassland, dry shrubs, desert – VA; Mediterranean vegetation – mixed ECM, VA, ericoid, arbutoid; tropical rain and seasonal forests – VA, some ecto; Mountains - ericoid

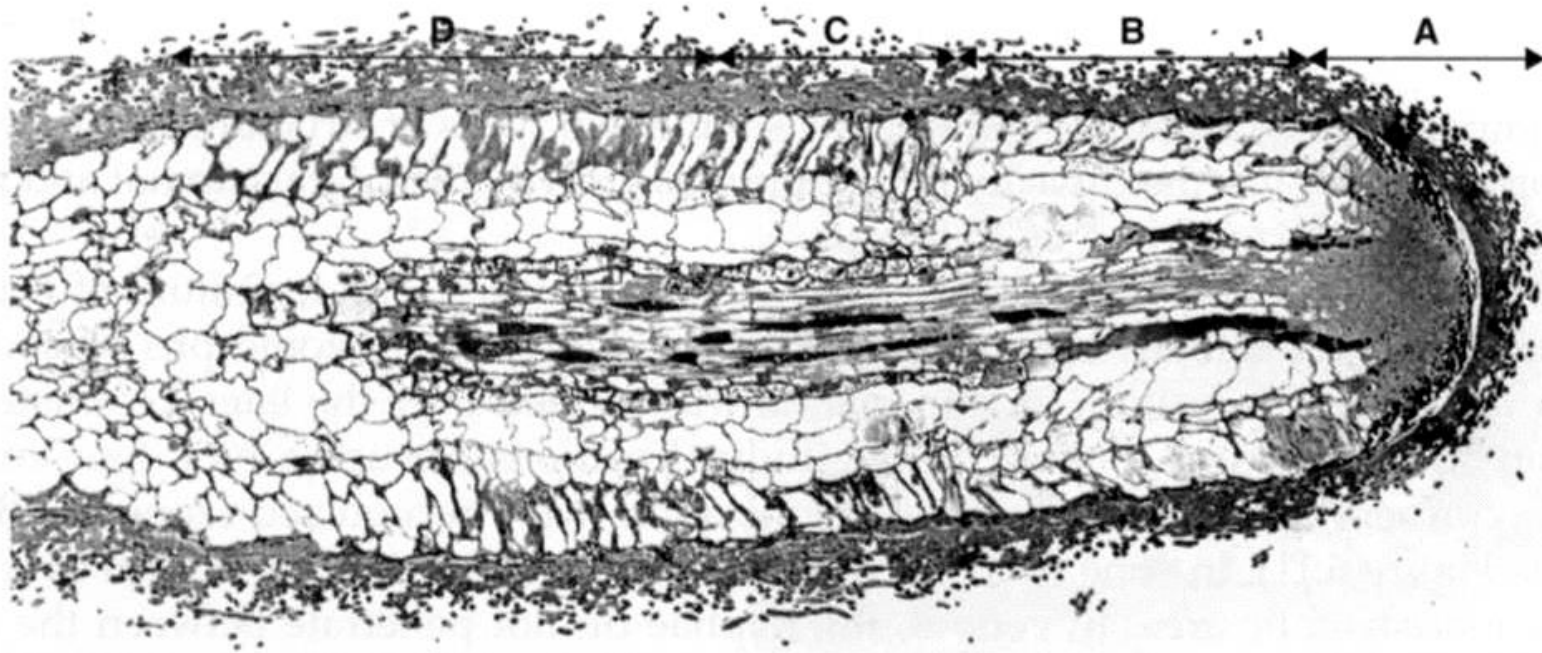


Převažující mykorhizní typy závisejí na typu biomu a dostupnosti živin  
(Read, 1983)

# Ektomykorhizy



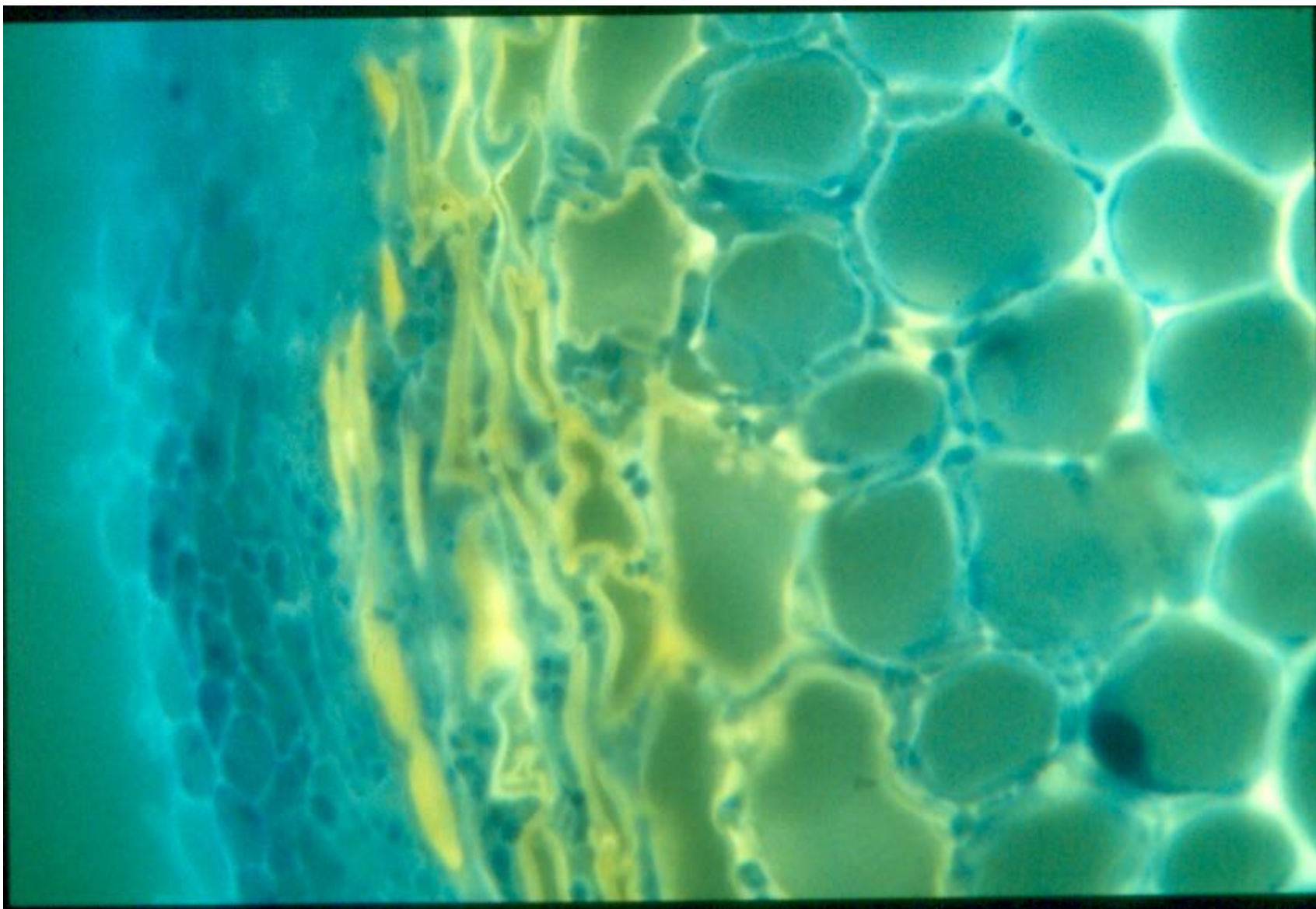
Srovnávací schéma příčných řezů čtyř druhů rodu *Lactarius*

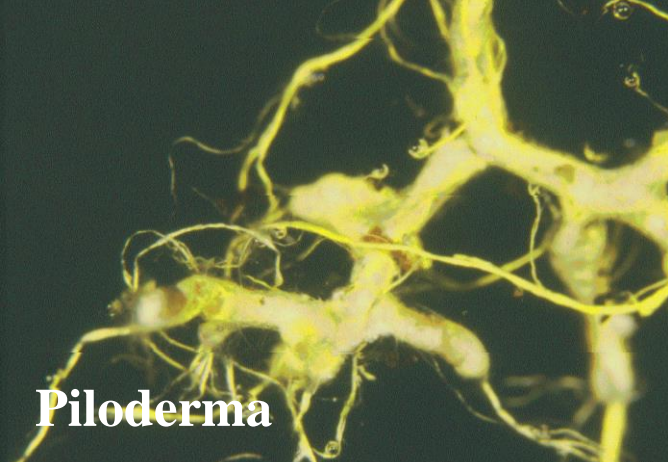


Podélný řez ektomykorhizou *Eucalyptus pilularis*+*Pisolithus arrhizus*

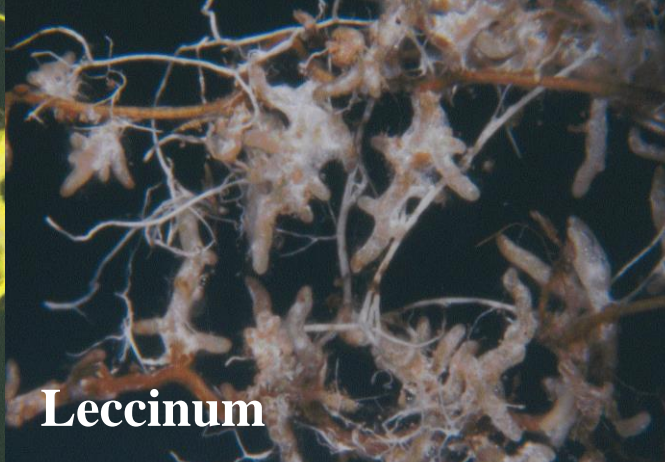


Příčný řez ektomykorhizou *Picea abies*+*Lactarius necator*, zvětšeno 650 x





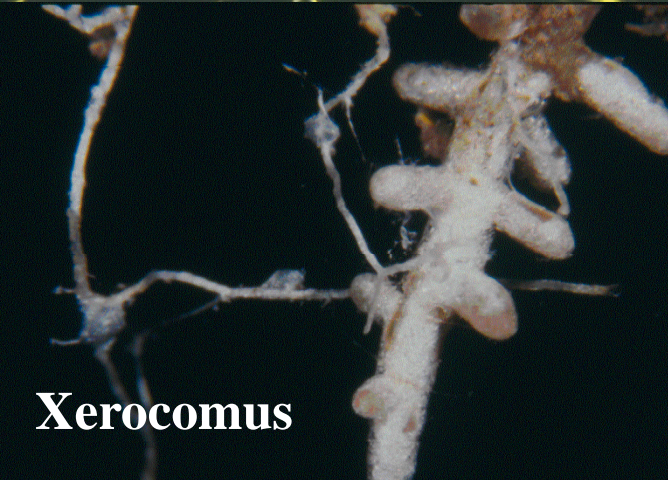
**Piloderma**



**Leccinum**



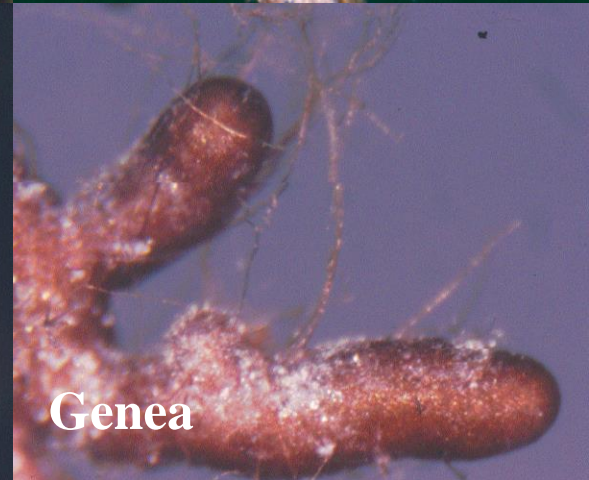
**Gomphidium**



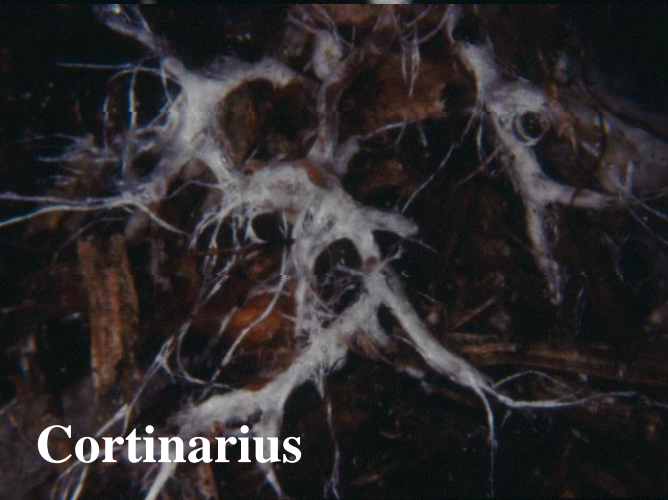
**Xerocomus**



**Lactarius**



**Genea**



**Cortinariarius**



**Inocybe**



**Russula** *Agerer (2014)*

## Variabilita ECM morfotypů u smrku ztepilého



Ektomykorhizy smrku ztepilého tvořené houbou holubinkou hlínožlutou  
(*Russula ochroleuca*)



Starší ektomykorhizy smrku ztepilého tvořené houbou holubinkou hlínožlutou  
(*Russula ochroleuca*)



Ektomykorhizy smrku ztepilého tvořené houbou *Amphinema byssoides*



## Ektomykorhizy smrku obecného



# Ektomykorhizní houby

- Většinou jsou za ektomykorhizní houby považovány takové houby, které tvoří plodnice v blízkosti určitých druhů rostlin a 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 geophilum*), 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, nebo pomocí umělých syntéz mykorhiz.



## **Pomocí polymorfizmu délek restričních fragmentů DNA (RFLP) a metodou its PCR 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*)i
  - 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.
- Bylo to dokumentováno pokusem, při němž byly ektomykorhizní a kontrolní rostliny borovice *Pinus densiflora* inkubovány v atmosféře obsahující oxid uhličitý značený radioaktivním uhlíkem  $^{14}\text{C}$ .
- 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 obrátem uhlíku, zatímco arbuskulární mykorhizní symbióza je charakteristická pro prostředí, kde je tento obrat rychlý.

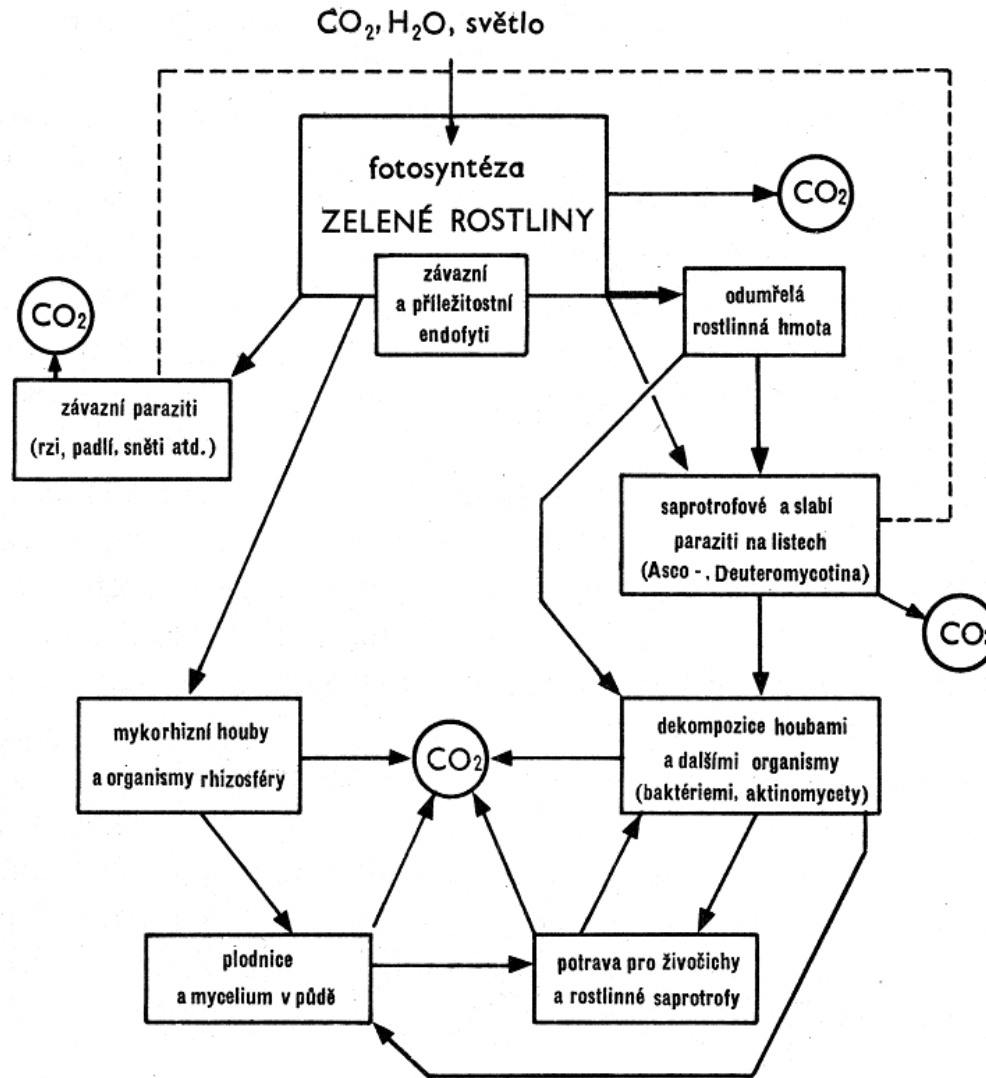
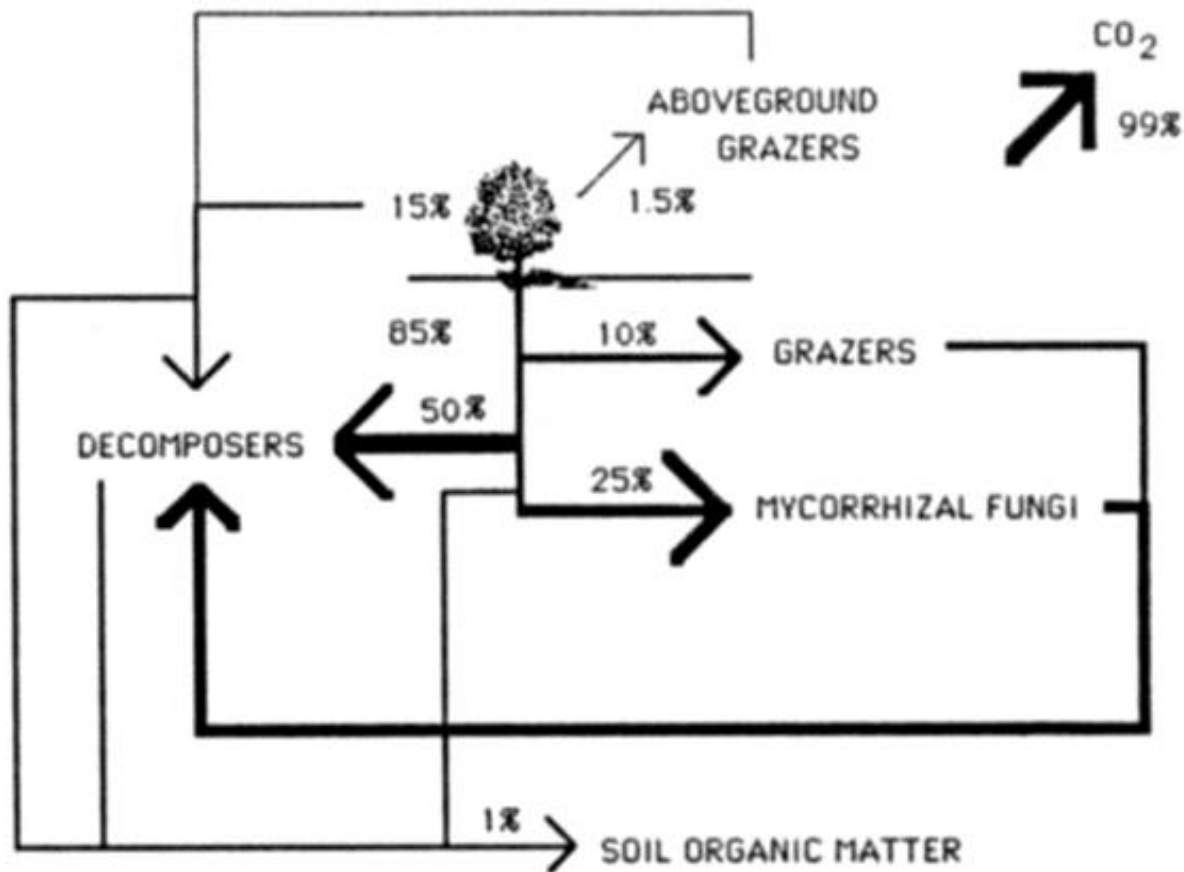


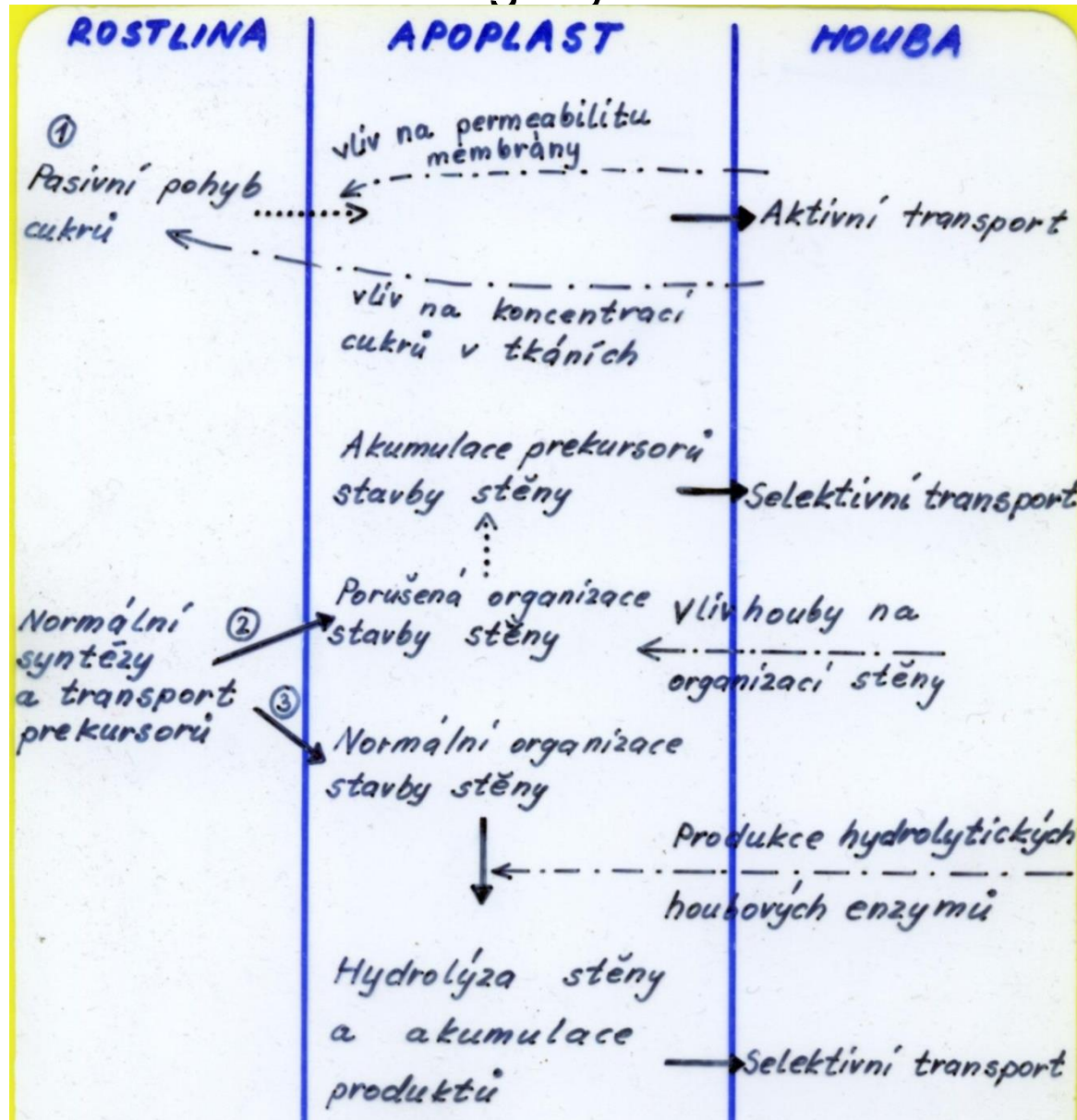
Schéma vztahu zelených rostlin k heterotrofním organismům v rámci koloběhu uhlíku (Harley a Smith 1983).



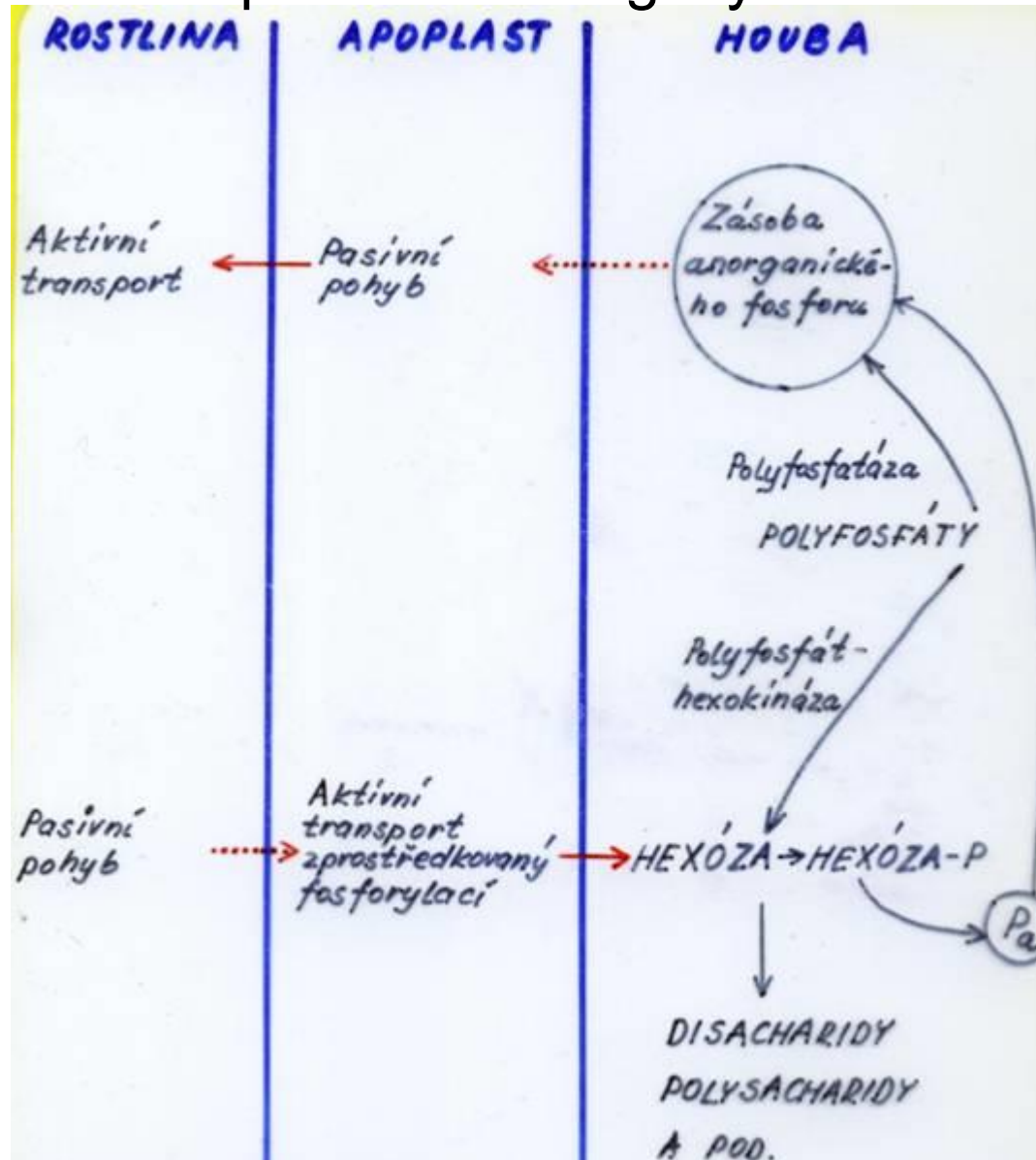
Alokace uhlíku (čisté primární produkce) v terestrických ekosystémech (Harley, 1971).

- 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, ektomykorhizní 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 Hartingovy sítě

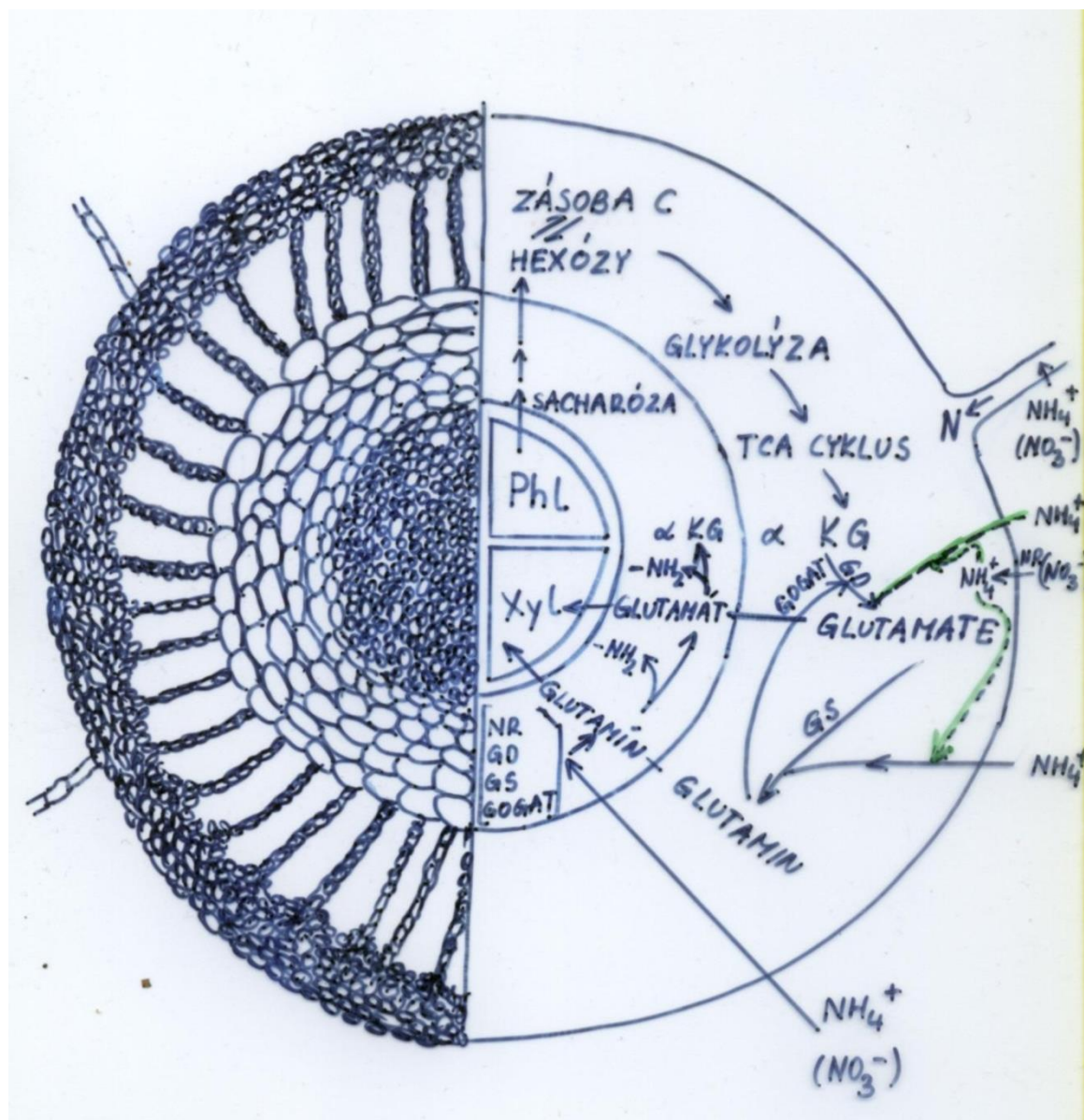


# Schéma výměny fosforu a cukrů mezi rostlinou a houbou pomocí Hartingovy sítě





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



# Ekologie mykorhizních symbióz

- Mykorhizní symbiózy jsou trojstranné interakce mezi rostlinou, houbou a půdou, takže jejich struktura a funkce je významně ovlivňována environmentálními a edafickými faktory (Brundrett 2004)
- Mykorhizní symbióza zvyšuje počet rostlinných druhů, které mohou spolu koexistovat na jedné lokalitě (van der Heiden 2003).
- Druhy silně závislé a druhy málo závislé či nezávislé na mykorrhizní symbióze představují odlišné funkční skupiny.

## Klíčení spór

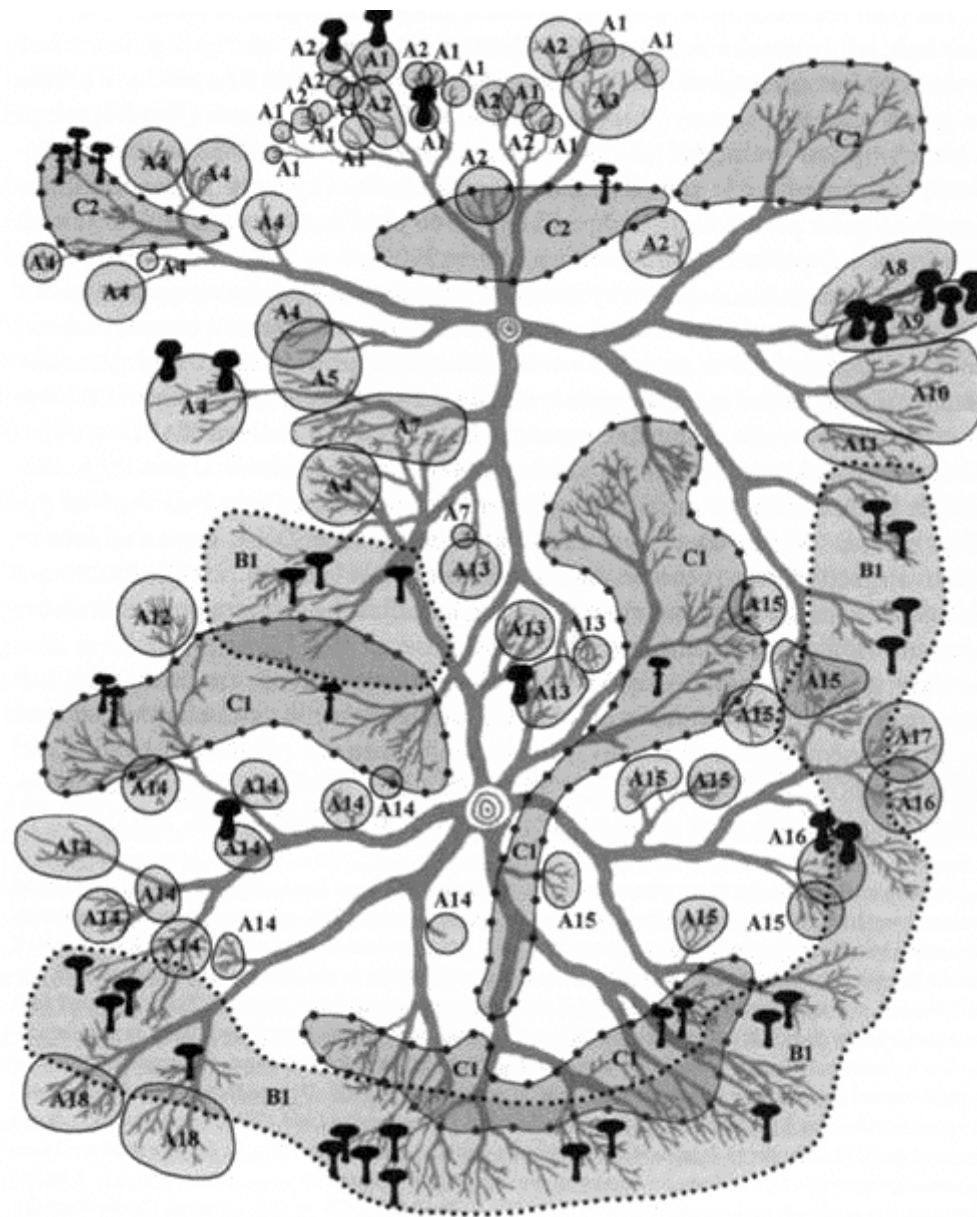
- Klíčení bazidiospor některých hub rodu *Suillus* (klouzek) je spouštěno chemickými podněty v blízkosti kořene hostitelské rostliny (Fries et al. 1987), kde může být podpořeno kořenovými exudáty.
- Při sukcesním vývoji určitého stanoviště se vždy objevují určité druhy mykorrhizních hub, které jsou posléze 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 mykorhizních hub usměrněn k jeho povrchu řadou organických látek přítomných v kořenových exudátech 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 klíčení 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 (*Gryndler et al. 2004*).

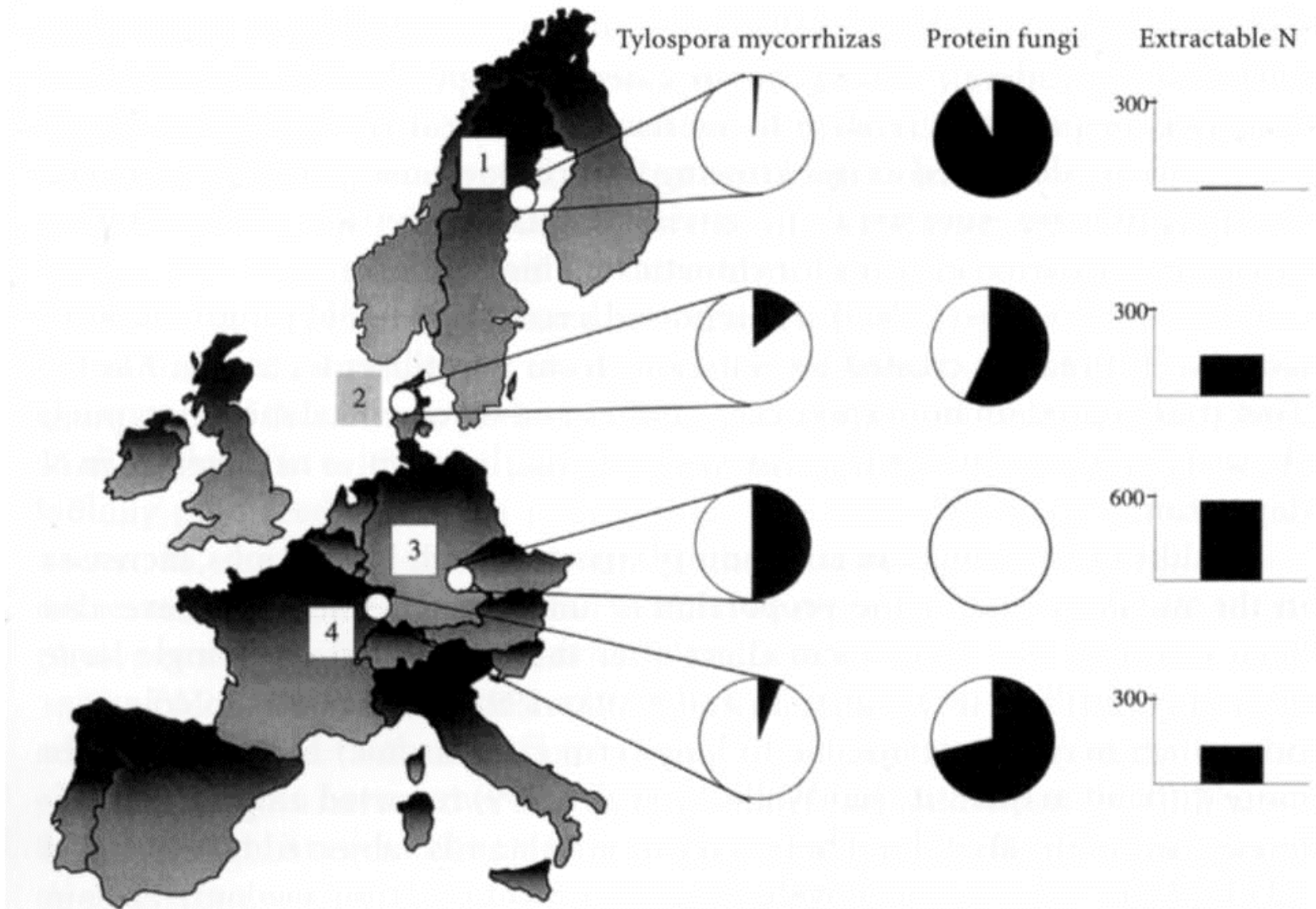
# Proměna kořene po navázání kontaktu s mykorrhizní houbou

- 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.



# 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.



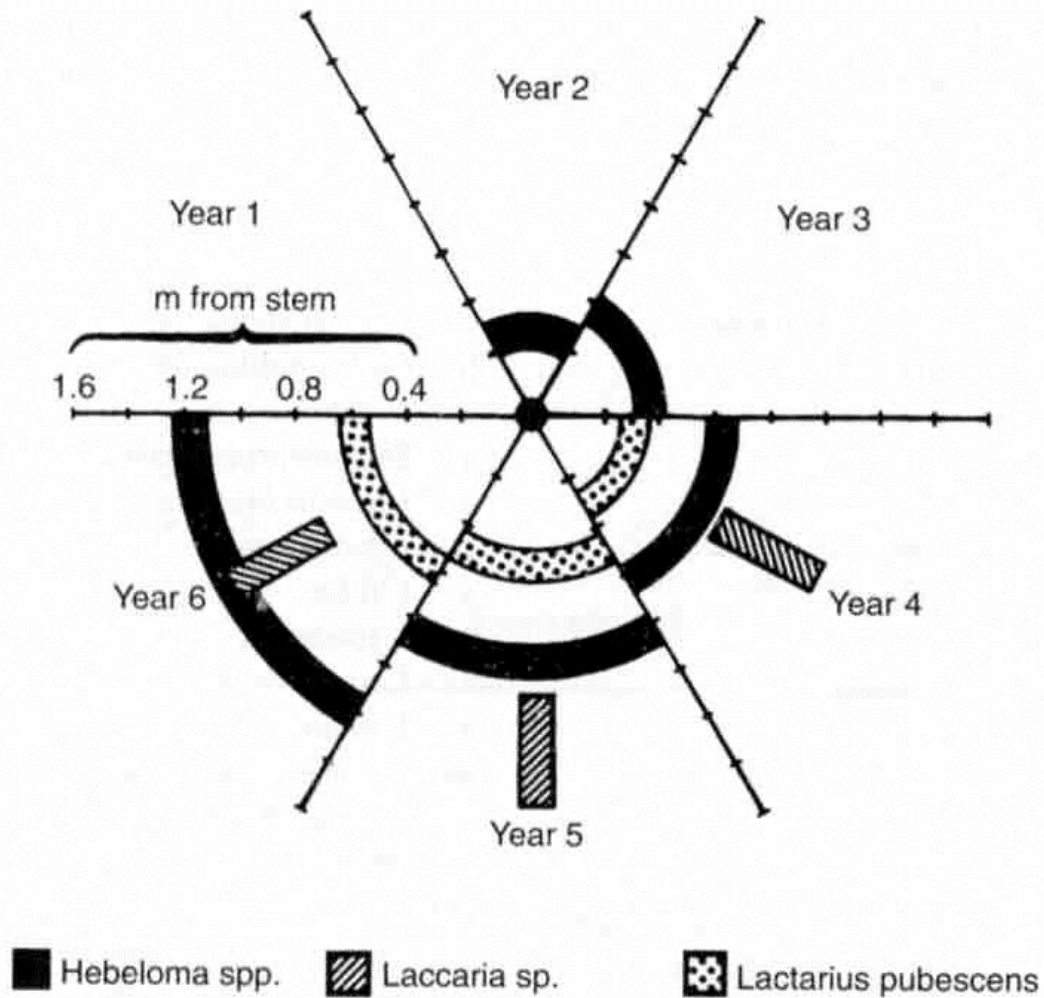
Analýza ECM společenstev smrku ztepilého na evropském klimatickém gradientu (*Read 2003*).

# Mykorhizní symbióza omezuje vzájemné soutěžení rostlin

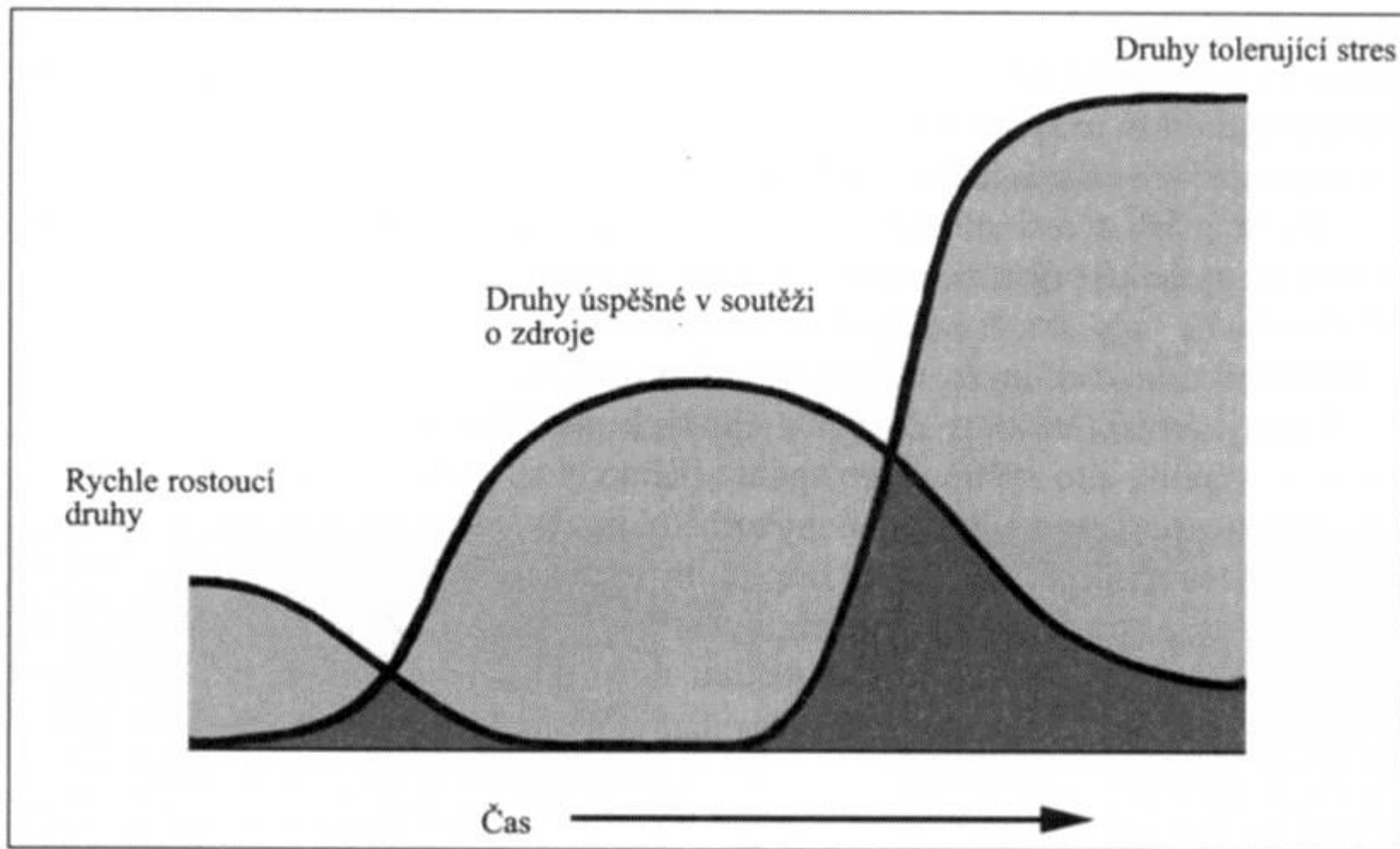
- Protože jsou mykorhizní houby často málo selektivní ve výběru rostlinného partnera, mohou propojovat sítě hyf hostitelské rostliny různých druhů, různých velikostí a různých vývojových stadií.
- V přítomnosti mykorhizních hub se snižuje kompetice neboli soutěžení rostlin o zdroje.
- To se projevuje zejména na růstu a přežívání semenáčků, které jsou prostřednictvím ektomykorhizních hub vlastně zásobovány nejen minerálními živinami, ale i organickými látkami a energií.
- Proto také ektomykorhizní 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).

# 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.



Sukcese modelových zástupců ektomykorhizních hub v březovém porostu (*Last et al. 1983*).



Průběh sukcese rostlinného společenstva (*Gryndler et al. 2004*)

- 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.

# Vliv environmentální změny na mykorhizní symbiózy

- Samotné zvyšování teploty může mít pozitivní vliv na kolonizaci kořenů ektomykorhizními houbami v laboratorních podmínkách.
- V tomto případě dochází i ke změnám počtu mykorhiz 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 ektomykorhizních 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.



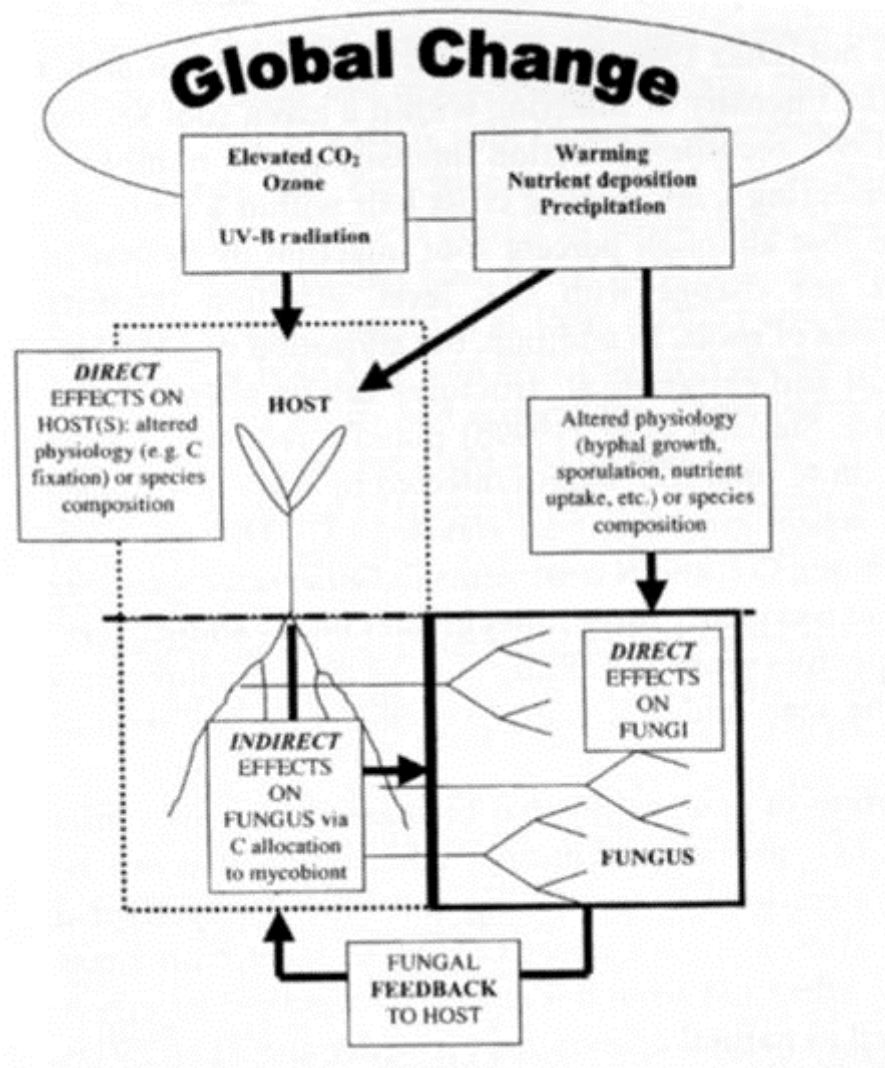


Schéma vlivu jednotlivých faktorů globální změny na mykorhizní symbiózy (*Rillig et al. 2003*).

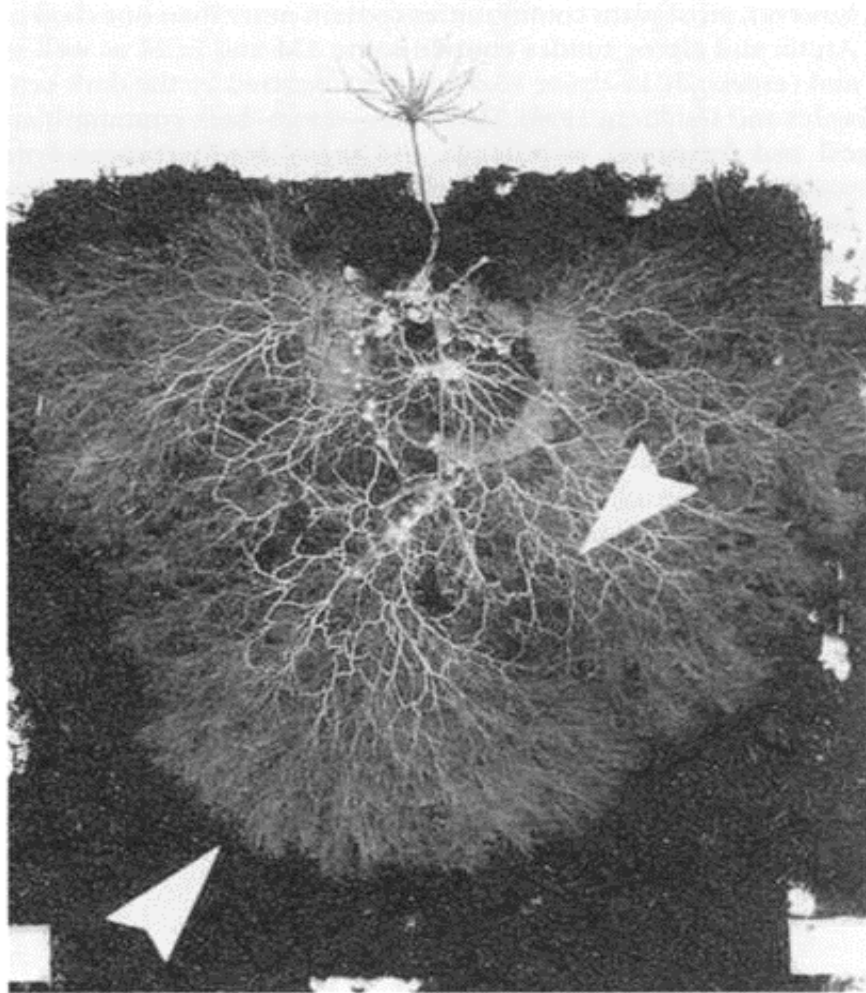
- Rostliny *Quercus robur* (dubu letního) reagovaly na zvýšení koncentrace CO<sub>2</sub> mnohem rychlejším růstem, pokud byly kolonizovány ektomykorhizní houbou *Laccaria laccata* (lakovkou obecnou).
- Podobně ve sterilních podmínkách *in vitro* stimuluje zvýšená koncentrace oxidu uhličitého v atmosféře (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.

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

Vlivu jednotlivých faktorů globální změny na různé typy mykorhizních symbióz (*Rillig et al. 2003*).

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

## Funkční morfologie ektomykorhiz



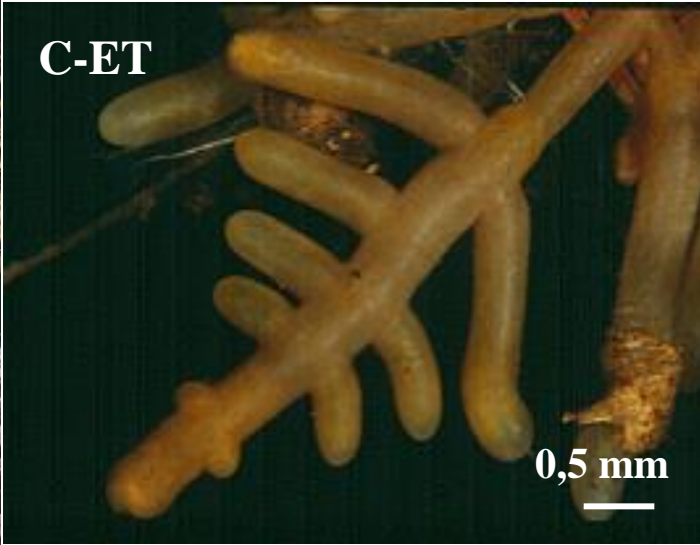
Semenáčky *Pinus* kolonizované houbou *Suillus bovinus*, rostoucí v lesní půdě (Read 1991).

C-ET = Contact ET

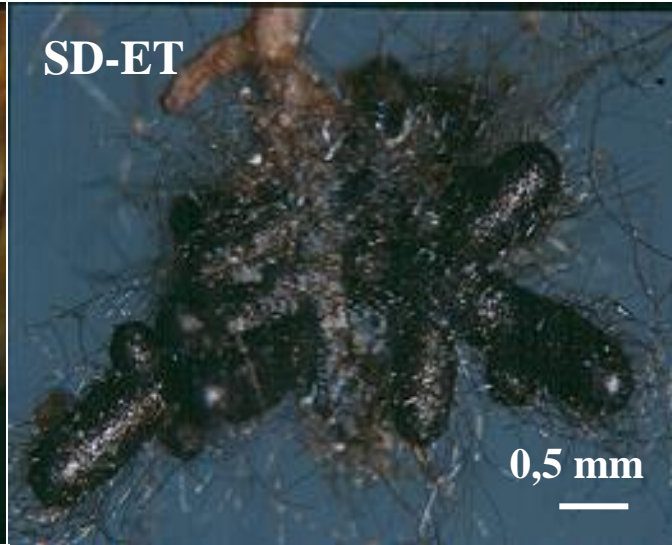
SD-ET = Short Distance ET

# Exploration types

C-ET



SD-ET



MDf-ET



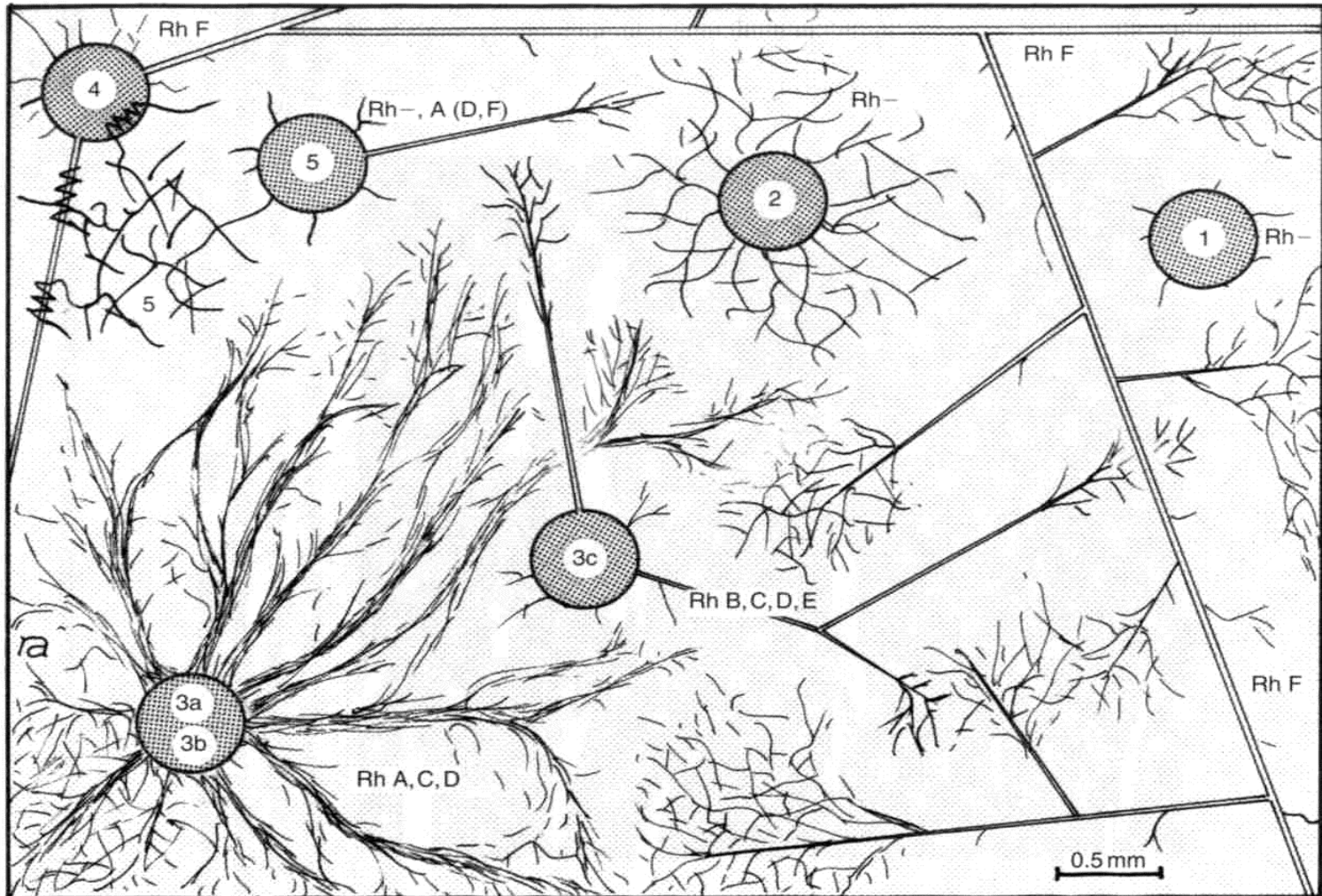
LD-ET



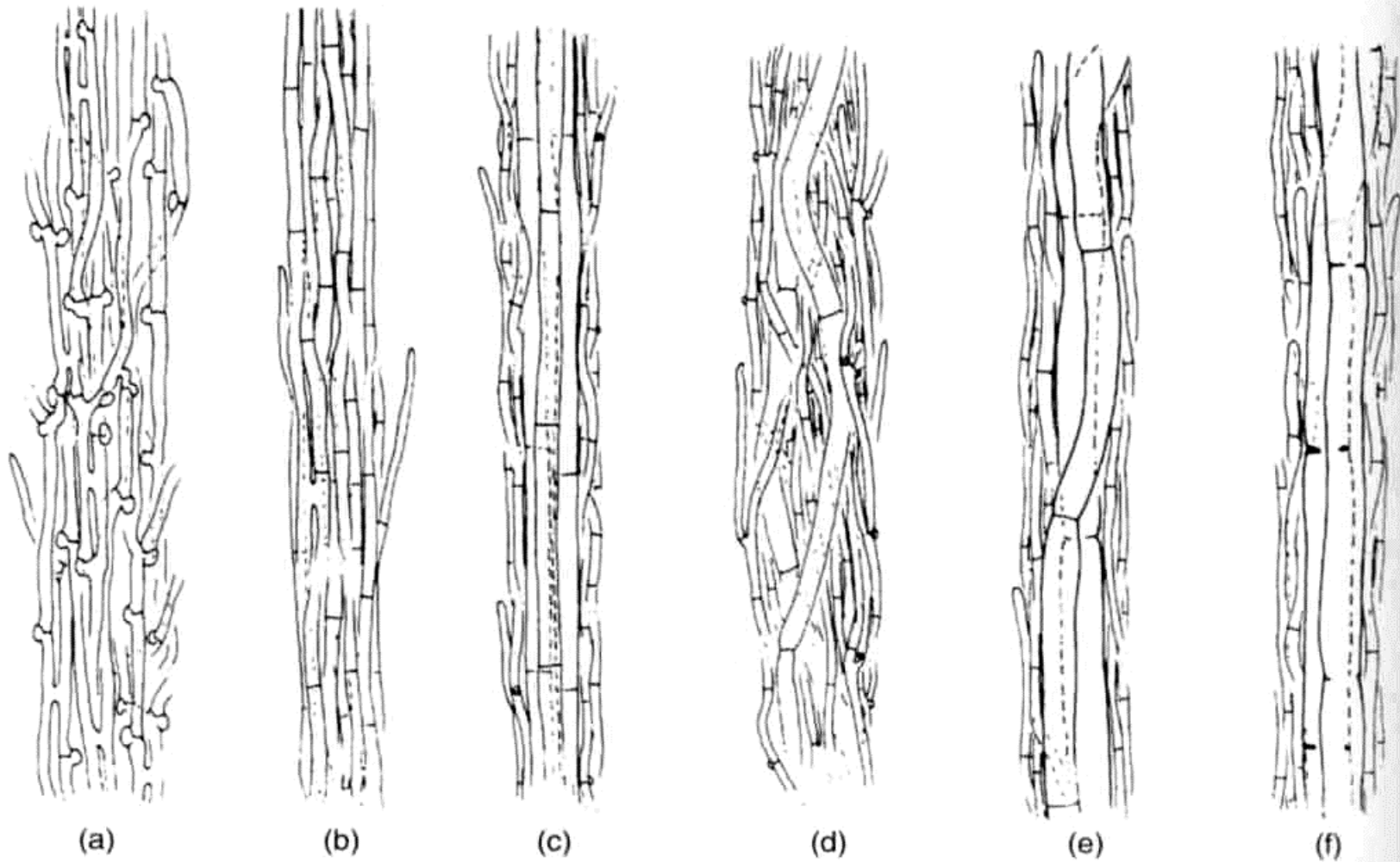
*Agerer, 2014*

MDf-ET = Medium Distance ET (fringe subtype)

LD-ET = Long Distance ET



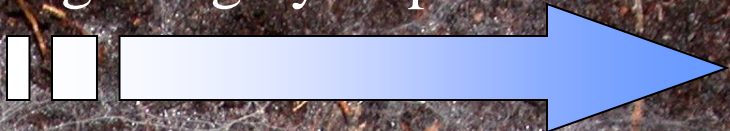
Schematický nákres různých strategií EKM hub kolonizovat půdu pomocí příčného řezu ektomykorhizou a extramatrickálním myceliem (Agerer 2001)



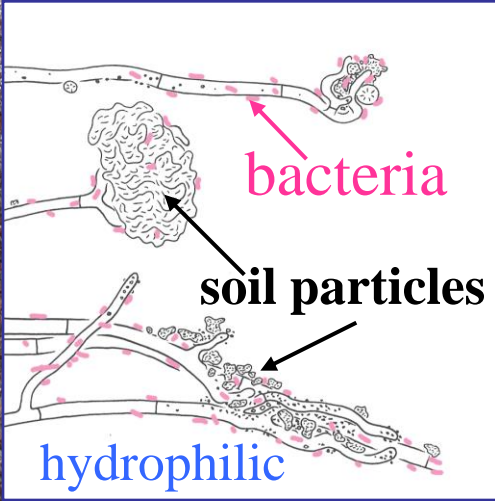
Typy organizace houbových rhizomorf (Agerer 1991); a – *Dermocybe cinnamomea*, b – *Laccaria amethystina*, c – *Thelephora terrestris*, d – *Cortinarius variegatus*, e – *Tricholoma saponaceum*, f – *Paxillus involutus*



migrating hydrophilic front



hydrophobic



synthesized **ECM** on peat substrate in a flat rootbox