

**Katedra fyziologie rostlin Přírodovědecké fakulty
Univerzity Karlovy v Praze**



Interakce v rhizosféře erikoidně mykorhizních rostlin

Martin Vohník

Disertační práce

2006

OBSAH

ÚVOD DO DISERTAČNÍ PRÁCE	II
1. ČÁST I: EKOFYZIOLOGIE ERIKOIDNÍ MYKORHIZY A DSE-ASOCIACE NA KOŘENOVÉM SYSTÉMU SPOLEČNÉHO HOSTITELE	IV
1.1. ČÁST I: Úvod	V
1.2. ČLÁNEK 1: Morphological diversity and proportions of ericoid mycorrhiza and DSE-association in roots of European rhododendrons	X
1.3. ČLÁNEK 2: In vitro interaction between dark septate endophytic <i>Phialocephala fortinii</i> and ericoid mycorrhizal <i>Rhizoscyphus ericae</i> and its effect on the growth and colonization rates of <i>Vaccinium myrtillus</i>	XI
1.4. ČLÁNEK 3: The inoculation with <i>Oidiodendron maius</i> and <i>Phialocephala fortinii</i> alters phosphorus and nitrogen uptake, foliar C:N ratio and root biomass distribution in <i>Rhododendron cv. Azurro</i>	XII
1.5. ČÁST I: Diskuse	XIII
2. ČÁST II: KOLONIZAČNÍ POTENCIÁL <i>MELINIOMYCES VARIABILIS</i> A VYBRANÝCH EKTOMYKORHIZNÍCH A SAPROTOROFNÍCH HUB V KOŘENECH TYPICKY ERM A ECM ROSTLIN	XVIII
2.1. ČÁST II: Úvod	XIX
2.2. ČLÁNEK 4: An ascomycete <i>Meliniomyces variabilis</i> isolated from a sporocarp of <i>Hydnotrya tulasnei</i> (Pezizales) intracellularly colonizes roots of ecto- and ericoid mycorrhizal host plants	XXVIII
2.3. ČLÁNEK 5: Interactions between <i>Cenococcum geophilum</i>, <i>Geomyces pannorum</i>, <i>Meliniomyces variabilis</i> and roots of <i>Rhododendron</i> and <i>Vaccinium</i>	XXIX
2.4. ČÁST II: Diskuse	XXX
3. ČÁST III: INTERAKCE MEZI ERIKOIDNĚ MYKORHIZNÍMI A DSE HOUBAMI A KRYTENKAMI	XXXIII
3.1. ČÁST III: Úvod	XXXIV
3.2. ČLÁNEK 6: Testate Amoebae vs. Mycorrhizal Fungi: A Possible Novel Interaction in Mycorrhizosphere of Ericaceous Plants?	XXXVII
3.3. ČÁST III: Diskuse	XXXVIII
SHRNUTÍ	XLI
SUMMARY	XLII
CITOVANÁ LITERATURA	XLIII

Úvod do disertační práce

Tuto disertační práci (DP) jsem vypracoval v rámci doktorského studia Fyziologie rostlin na **Katedře fyziologie rostlin PŘF UK**. Vlastní práce probíhala v období 2004-2006 na **Oddělení mykorhizních symbióz BÚ AVČR v Průhonicích**. Mým školitelem byl **Mgr. Miroslav Vosátka, CSc.** a konzultantkou **Doc. RNDr. Jana Albrechtová, PhD.**

Tato DP je rozdělena do tří částí:

- Část I:** Ekofyziologie erikoidní mykorhizy a DSE-asociace na kořenovém systému společného hostitele
- Část II:** Kolonizační potenciál *Meliniomyces variabilis* a vybraných ektomykorhizních a saprotrofních hub v kořenech typicky erikoidně mykorhizních a ektomykorhizních rostlin
- Část III:** Interakce mezi erikoidně mykorhizními a DSE houbami a krytenkami

Tyto tři části, ač se zabývají samonosnými tématy, jsou vzájemně spjaty jednak svým **vznikem**, jednak **fenomémem širokého spektra půdních (mykorhizních nebo pravděpodobně mykorhizních) hub, kolonizujících mykorhizosféru vřesovcovitých rostlin**. Každá část je opatřena úvodem, relevantními manuskripty/publikacemi a diskusí výsledků. Tato DP tedy má alternativní formu (oproti klasické ve smyslu dokumentu “Žádost o povolení obhajoby disertační práce”). Popis experimentálních metod a postupů, konkrétní výsledky, poděkování a finanční podpora jsou uvedeny samostatně v rámci jednotlivých manuskriptů/publikací. Je mou milou povinností poděkovat také nadaci “Nadání Josefa, Marie a Zdeňky Hlávkových” za částečné financování nákladů, spojených se zahraničními prezentacemi dosažených výsledků.

Část I této DP se při argumentaci opírá o tři původní práce:

- Článek 1:** Vohník, M., Albrechtová, J., Vosátka, M. Morphological diversity and proportions of ericoid mycorrhiza and DSE-association in roots of European rhododendrons. (manuskript)
- Článek 2:** Vohník, M., Albrechtová, J., Vosátka, M. In vitro interaction between dark septate endophytic *Phialocephala fortinii* and ericoid mycorrhizal *Rhizoscyphus ericae* and its effect on the growth and colonization rates of *Vaccinium myrtillus*. (manuskript)
- Článek 3:** Vohník, M., Albrechtová, J., Vosátka, M. 2005. The inoculation with *Oidiodendron maius* and *Phialocephala fortinii* alters phosphorus and nitrogen uptake, foliar C:N ratio and root biomass distribution in *Rhododendron* cv. Azurro. *Symbiosis* 40: 87-96

Část II této DP se při argumentaci opírá o dvě původní práce:

Článek 4: Vohník, M., Fendrych, M., Kolařík, M., Gryndler, M., Hršelová, H., Albrechtová, J., Vosátka, M. An ascomycete *Meliniomyces variabilis* isolated from a sporocarp of *Hydnotrya tulasnei* (Pezizales) intracellularly colonizes roots of ecto- and ericoid mycorrhizal host plants. (manuskript)

Článek 5: Vohník, M., Fendrych, M., Albrechtová, J., Vosátka, M. Interactions between *Cenococcum geophilum*, *Geomyces pannorum*, *Meliniomyces variabilis* and roots of *Rhododendron* and *Vaccinium*. (manuskript přijat k publikaci v časopisu *Folia Microbiologica*)

Část III této DP se při argumentaci opírá o jednu původní práci:

ČLÁNEK 6: Vohník, M., Burdíková, Z., Albrechtová, J., Vosátka, M. Testate Amoebae vs. Mycorrhizal Fungi: A Possible Novel Interaction in Mycorrhizosphere of Ericaceous Plants? (manuskript)

Předkládaná DP je sepsána v českém jazyce se shrnutím v angličtině. S radostí využívám pravděpodobně poslední příležitosti užít svého mateřského jazyka při sepisování práce tohoto formátu a rozsahu. Věřím, že takto bude má práce srozumitelnější českému čtenáři, který v současné době nemá k dispozici českých textů, zabývajících se zkoumanou problematikou. Doufám, že dostatečnou znalost angličtiny, která je jazykem současné vědy, jsem prokázal např. při sepisování manuskriptů výše uvedených vědeckých článků.

Cítím již v úvodu potřebu určitým způsobem vysvětlit a snad i ospravedlnit poněkud širší záběr mé DP. Proč vysvětlit? Protože její původní, vědeckou radou oboru Fyziologie rostlin schválený koncept počítal pouze se současnou Částí I. Při její realizaci však přede mnou často vyvstávaly zajímavé skutečnosti a nutkové otázky, které přesahovaly rámec původního konceptu. Tyto otázky jsem mohl ignorovat, nebo se pokusit je zodpovědět. Proč ospravedlnit? Protože jsem zvolil druhou možnost. A to s vědomím, že tak budu muset část času a energie investovat mimo původní koncept. Je na jiných, aby objektivně zhodnotili, do jaké míry byla tato volba správná. Subjektivně mohu říci, že mne naplňovala pocity štěstí i zklamání, radosti i smutku, zdaru i zmaru - jak by vědecká práce nejspíš měla činit. A jak ostatně činí.

Abych učinil všem mi známým požadavkům zadost, prohlašuji, že jsem tuto DP ani její podstatnou část nepředložil k získání jiného nebo stejného akademického titulu. Prohlášení spoluautorů jsou připojena ve zvláštní příloze, která není součástí DP.

RNDr. Martin Vohník

V Průhonicích, 20. 12. 2006

1. ČÁST I:

Ekofyziologie erikoidní mykorhizy a DSE-asociace na kořenovém systému společného hostitele



Rhododendron ferrugineum kvetoucí v létě 2005 pod konečnou stanicí *Tramway du Mont Blanc*

1. 1. Část I: Úvod

Mykorhiza je jednou z nejvýznamnějších symbióz v rostlinné říši. Vznikla současně s přechodem rostlin na souš a odhaduje se, že je rozšířena až u 80 procent vyšších rostlin (např. Smith a Read 1997). Obecné schéma její funkce, tedy transport asimilátů z hostitelské rostliny do symbiotické houby a minerálních živin z houby do rostliny, bylo postupně rozšířeno o vliv mykorhiz na vodní provoz rostlin, zvýšenou toleranci hostitelských rostlin k vysokým koncentracím těžkých kovů a jiným (a-)biotickým stresovým faktorům, ochranu hostitelských rostlin před půdními patogeny apod. Některé studie dokazují, že druhové složení mykorhizních hub může přímo ovlivňovat druhové složení rostlin na stanovištích (např. van der Heijden a kol. 1998).

Diverzita mykorhiz je vysoká: z morfologicko-funkčního hlediska rozlišujeme několik typů endomykorhiz [z nichž arbuskulární mykorhiza (AM) představuje vůbec nejrozšířenější typ mykorhizy], dále ektomykorhizu (EcM) a několik typů ektendomykorhiz. Mezi endomykorhizní typy symbióz patří i erikoidní mykorhiza (ErM), vyskytující se u zástupců čeledi *Ericaceae*. Zvláštním typem asociace kořenů vyšších rostlin a vláknitých půdních hub je tzv. DSE-asociace, pojmenovaná podle hub (*dark septate endophytes*), které ji tvoří (Jumpponen a Trappe 1998). Na rozdíl od původních představ (např. Melin 1922) je v současné době akceptováno, že i tento typ asociace může mít, alespoň za určitých okolností, charakter symbiotický, tedy prospěšný pro oba zúčastněné partnery (Jumpponen 2001, Mandyam a Jumpponen 2005).

Během ontogeneze hostitelské rostliny nezřídka dochází k výměně nebo alespoň posunu od jednoho mykorhizního typu k jinému. Kupříkladu semenáčky některých listnatých stromů (olší, eukalyptů apod.) jsou převážně AM, kdežto dospělé rostliny jsou převážně EcM. Často je také jedna mykorhiza (ve smyslu kořene kolonizovaného symbiotickými houbami) tvořena větším počtem různých houbových symbiontů, což je zřejmé zejména v případě EcM, ale i AM. U EcM existuje časová plasticita složení houbových symbiontů na jednotlivém kořenovém systému. Tzv. *early stages* mykobionti jsou v souvislosti s vývojem habitatu, ve kterém hostitelská rostlina roste, nahrazováni tzv. *late stages* mykobionty.

Na přirozených stanovištích se vyskytují rostliny i houby stejných či různých mykorhizních preferencí souběžně a vzájemně spolu interagují. Na kořenech jednotlivých mykorhizních rostlin pak můžeme nalézt (i) pouze jeden mykorhizní typ nebo (ii) souběžně několik mykorhizních typů (AM + EcM, EcM + ektendomykorhiza, AM + DSE-asociace apod.). Uvědomíme-li si však skutečnost, že DSE houby jsou rozšířeny kosmopolitně a mají schopnost kolonizovat kořeny většiny vyšších rostlin, nezbývá než konstatovat, že varianta (i) je méně pravděpodobná. Příkladem rostlin, u kterých bylo pozorováno více různých typů mykorhiz, jsou zástupci čeledi *Ericaceae*, na/v jejichž kořenech byly kromě typické ErM pozorovány i DSE-asociace, AM a EcM.

Na kořenech vřesovcovitých rostlin odebraných z přirozených stanovišť se vyskytuje především ErM. Přítomnost DSE-asociace je dokumentována spořeji, což dle mého názoru může mít několik důvodů (viz diskuse Část I). Přesto se zdá, že DSE jsou v přírodě s kořeny

vřesovcovitých běžně asociování (viz http://www.k-state.edu/biology/bio/faculty/jumpponen/species_table.htm)

Přítomnost AM u vřesovcovitých je dokumentována zejména prací Chaurasia a kol. (2005), zabývající se mykobionty kořenů Himalájských rododendronů. Ačkoliv autoři v kořenech našli jen vezikuly (byť v hojně míře: řádově desítky vezikul na cm^{-1} , uváděná kolonizace 28 – 42% kořenové délky), označili pozorovanou kolonizaci za AM. Ta je však charakterizována zejména přítomností arbuskulí (např. Smith a Smith 1990). Autoři se pouze okrajově zmiňují o očekávatelné přítomnosti ErM, naproti tomu uvádějí přítomnost DS hyf u dvou druhů rododendronů. Netroufám si odhadnout ekofyziologický význam takto vysokého výskytu vezikul v kořenech vřesovcovitých. Může jít např. o projev efektu chůvy (*nurse effect*), způsobeného okolními AM rostlinami, možná o záměnu kořenů rododendronů s okolními rostlinami. Z vlastní zkušenosti vím, že kořeny rododendronů jsou často propleteny s kořeny sousedících AM rostlin, což velmi ztěžuje jejich identifikaci. Ta se pak většinou opírá o morfologii kořenů – zejména o přítomnost/nepřítomnost kořenových vlásků, velikost kořenů apod. Poměrně malý vzorek kořenů himalájských rododendronů, který jsem měl možnost zkoumat, byl téměř 100% kolonizován DSE, v kořenech evropských rododendronů se vyskytuje ErM a DSE, byť jsou tyto kořeny často obklopeny AM hyfami (viz Článek 1). AM symbiózu u *Ericaceae* nicméně dokládá i práce Urcelay (2002), který popisuje výskyt AM (vezikuly i arbuskuly), DSE (mikrosklerocia) a ErM (hyfová klubíčka) u *Gaultheria poeppiggi* DC v centrální Argentině.

EcM u vřesovcovitých je dokumentována např. prací Dighton a Coleman (1992), kteří zkoumali typy mykorhizních asociací u *Rhododendron maximum* L., nebo studií Smith a kol. (1995), kteří zkoumali, zdali mohou vřesovcovité rostliny *Gaultheria shallon* Pursh a *Rhododendron macrophyllum* G. Don sdílet společné mykobionty s koniferami *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco a *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg. (viz Část II).

Část I této disertační práce je zaměřena na interakce ErM a DSE-asociace (popř. hub, které tyto asociace tvoří) na/v kořenech společné hostitelské rostliny, proto se o obou typech na tomto místě zmíním podrobněji.

Souhrnný popis anatomie, morfologie a ekofyziologie ErM podávají např. Read (1983), Read (1996), Smith a Read (1997), Perroto a kol. (2002) nebo Cairney a Meharg (2003). Fundamentální náhled do problematiky ErM lze získat z monumentální série “*The biology of mycorrhiza in the Ericaceae*”, která vycházela v časopisu *New Phytologist* v letech 1973 – 1998 (Abuarghub a Read 1988, 1988b, Bajwa a Read 1985, Bajwa a kol. 1985, Bradley a kol. 1982, Kerley a Read 1995, 1997, 1998, Leake a Read 1989, 1989b, Leake a kol. 1990, Pearson a Read 1973, 1973b, Shaw a Read 1989, Shaw a kol. 1990, Stribley a Read 1974, 1974b, 1976, 1980 a Stribley a kol. 1975). Zdá se, že roky 1973 a 1998 ohraničovaly jakousi zlatou éru výzkumu ErM, ve třetím tisíciletí zejména experimentální zkoumání ErM skomírá. Z chudého výčtu publikací např. Sokolovski a kol. (2002) zjistili, že rhizodermální buňky *Calluna vulgaris* (L.) Hull. jeví

zvýšenou kapacitu pro příjem aminokyselin, jsou-li kolonizovány typickou ErM houbou *Rhizoscyphus* (dříve *Hymenoscyphus*) *ericae* (Read) Zhuang & Korf.

Srovnání ErM a DSE-asociace zejména z hlediska vykonané experimentální práce vyznívá jednoznačně v neprospěch DSE-asociace. Současné publikované práce se sice často studiem nejhojněji zkoumané DSE houby *Phialocephala fortinii* Wang & Wilcox zabývají, většinou však z mykologicko-populačně genetického pohledu (např. Grünig a kol. 2001, 2004), bez zkoumání její asociace s kořeny vyšších rostlin. Souhrn základních (a často i jediných) informací o DSE-asociaci lze získat z přehledových článků Jumpponen a Trappe (1998), Jumpponen (2001) a Mandyam a Jumpponen (2005). Jumpponen (2001) navrhuje, aby byla DSE-asociace považována za mutualistickou, tedy i mykorhizní. Činí tak na základě výčtu několika prací, které dokázaly určitou prospěšnost *P. fortinii* vůči inokulované hostitelské rostlině, a také na základě konceptu tzv. *mutualisticko - parazitického kontinua* (např. Johnson a kol. 1997).

Z hlediska náhledu na mykorhiznost DSE-asociace je existence mutualisticko – parazitického kontinua důležitá, proto se u něj krátce pozastavím. Dle tohoto konceptu mohou i mykorhizní houby za určitých okolností působit na svého hostitele neutrálně či negativně, tj. paraziticky. Např. ve vztahu *sink - source* je mykorhizní houba, resp. její mycelium za ideálních podmínek pro rostlinu jak *sink* (putují k ní uhlíkaté produkty fotosyntézy), tak *source* (putují od ní roztoky především minerálních živin), přičemž oba projevy jsou vyvážené. Analogicky je i rostlina za normálních podmínek pro houbové mycelium *sink* i *source*. Vlivem vnitřních nebo vnějších faktorů může u mykorhizní houby převážet, byť i dočasně, projev *sinku*, houba pak začíná na rostlině parazitovat. Tato možnost platí i z pohledu rostliny, např. minimálně ranná vývojová stádia orchidejí jsou příkladem parazitizmu hostitelské rostliny na její “mykorhizní” houbě. Předpokládá se však (snad s výjimkou orchideoidní mykorhizy, ale viz Cameron a kol. 2006), že se jedná pouze o oscilace z normálního stavu. Je zřejmé, že mykorhiznost houby, stojící např. na pomezí mykorhiza – parazitismus, prakticky nelze vyvrátit, pouze potvrdit.

Je třeba uvést, že pozitivní vliv DSE na hostitelské rostliny může být zprostředkovaný, tedy nemykorhizní, jak ostatně uvádí i Mandyam a Jumpponen (2005). DSE houby mohou např. mineralizovat organický substrát v rhizosféře a zpřístupňovat ho tak rostlinám, což může vést k jejich zlepšenému růstu. Takové houby je příhodné nazývat jako rostlině prospěšné (*a beneficial associate*), spíše než mykorhizní. Tento výraz lze použít i v případě, kdy houba přímo kolonizuje kořeny rostlin. Např. Newsham (1999) prokázal, že DSE *Phialophora graminicola* (Deacon) Walker kolonizuje kořeny trávy *Vulpia ciliata* ssp. *ambigua* (Le Gall) Stace & Auquier a podporuje její růst a příjem živin. Autor ji označil právě jako “*a beneficial associate of P. graminicola*“, nikoliv jako houbu mykorhizní. V ideálním případě by rozhodnutí o mykorhiznosti měl předcházet důkaz o obousměrném vyváženém toku látek mezi houbou a její hostitelskou rostlinou, toho však, pokud je mi známo, nebylo v případě DSE-asociace dosaženo. Alternativně lze uvažovat o mykorhiznosti v případě, že zkoumaná houba tvoří v kořeni morfologické struktury, které se toku látek obvykle účastní a které jsou pro jednotlivé typy mykorhiz charakteristické (viz

Článek 4 a 5). Takové struktury ale doposud nebyly u DSE-asociace s definitivní platností nalezeny (viz diskuse k Článku 1).

DSE-asociace byla v minulosti označována různými názvy, např. i termínem pseudomykorhiza. Protože jsem tento název v minulosti sám (nejspíš nesprávně) používal, cítím povinnost na závěr úvodu o DSE-asociaci vyjasnit jeho původ a správné použití. Termín *pseudomycorrhiza* (PSM) použil na začátku minulého století Melin pro houbami kolonizované kořeny konifer, jejichž morfologie, nikoliv však anatomie, připomínala EcM. V PSM kořenech chyběla zejména Hartigova síť, tedy fyziologicky aktivní rozhraní (*interface*) mezi rostlinou a EcM houbou. Takové kořeny byly kolonizovány především agregátem hub zvaným *Mycelium radicans atrovirens* (MRA). Již Melin (1922) uvádí, že houby MRA tvořící PSM měly na kolonizované konifery negativní vliv. Přívlástek pseudomykorhizní tak nabyly i fyziologického, byť negativního, rozměru. S postupujícím časem a s rostoucím zájmem o houby asociované s kořeny rostlin byli zástupci komplexu MRA izolováni i z kořenů ne-EcM rostlin, kde jejich negativní působení nebylo (alespoň relativně vůči EcM-PSM rostlinám) zřejmé. Řada autorů začala používat termín PSM pro všechny kořeny kolonizované MRA. Tento termín tak byl používán v souvislosti se specifickou skupinou hub, které kolonizují kořeny, spíše než s morfologickou strukturou popsanou Melinem.

S rozvojem molekulárních technik se ukázalo, že hlavním zástupcem MRA je *P. fortinii*, tedy typická DSE houba. Pravděpodobně díky anatomii a morfologii ektomykorhiz se přitom označení DSE používá spíše v souvislosti s tmavými přepážkovanými hyfami, vnitrobuněčně kolonizujícími kořeny především ne-EcM rostlin. Je také třeba si uvědomit, že taxonomická identita řady zástupců MRA byla pomocí molekulárních metod určena až zpětně. *P. fortinii* tak může být řazena jak do MRA (zejména pokud je asociována s kořeny EcM rostlin), tak mezi DSE (zejména pokud je asociována s kořeny jiných rostlin). Pokud navíc specifickým způsobem modifikuje kořeny typicky EcM rostlin, může být považována za houbu pseudomykorhizní.

Trend (snad nesprávného) používání termínu PSM se změnil s prací Jumpponen a Trappe (1998) a Jumpponen (2001). Zejména Jumpponen (2001) poukazuje na možný mykorhizní charakter asociací, vzniklých mezi kořeny a DSE. Používání termínu PSM však evokuje spíše negativní účinek asociovaných hub, navíc je díky svému původnímu (ve smyslu Melin 1922) užití matoucí. Proto se v současné době pro asociaci kořenů a DSE používá termín DSE-asociace, a to zejména je-li od DSE houby "očekáván" pozitivní (nebo alespoň neutrální) efekt na hostitelskou rostlinu. Termín PSM by pak měl být používán ve smyslu Melina, tedy ve smyslu původním. PSM je tak možno považovat za specifický podtyp DSE-asociace. Příklad používání termínu PSM výstižně ilustruje (nejen terminologickou) náročnost zkoumání (ne-)mykorhizních hub, asociovaných s rhizosférou/s kořeny mykorhizních rostlin. Excelentní historický přehled tohoto zkoumání podává Summerbell (2005b), který také publikoval několik původních experimentálních prací na dané téma (např. Summerbell 1987, 1989 a 2005).

Na kořenech vřesovcovitých rostlin se ErM a DSE mohou vyskytovat samostatně, nebo společně. Přestože jsou vřesovcovité rostliny považovány za primárně ErM, současná přítomnost

obou asociací u nich byla zjištěna mikroskopicky (např. Urcelay 2002, Rains a kol. 2003, Peterson a kol. 2004, Cázares a kol. 2005), i za použití molekulárních technik (Hambleton a Currah 1997, Midgley a kol. 2004, Bougoure a Cairney 2005). Není však zřejmé, je-li společný výskyt pravidlem, nebo výjimkou. Také ekofyziologický význam tohoto soužití zůstává nejasný. Teoreticky se projev interakce ErM a DSE-asociace může pohybovat kdekoliv v rámci již zmíněného mutualisticko-parazitického kontinua.

Výsledky mé předchozí práce (Vohník a kol. 2003) dokladují neutrální vliv kolonizace kořenů houbou *P. fortinii* na růst *Rhododendron* cv. Belle-Heller. Mé jiné nepublikované experimenty naznačovaly, že některé kmeny *P. fortinii* v kombinaci s některými ErM houbami ovlivňují fyziologické parametry (biomasa, příjem živin) hostitelských rostlin pozitivně, naproti tomu jiné kmeny *P. fortinii* v kombinaci se stejnými ErM houbami působí negativně. Má nepublikovaná pozorování kořenů vřesovcovitých rostlin z přirozených stanovišť přitom naznačovala, že současný výskyt ErM a DSE-asociace je spíše pravidlem, než výjimkou. Část I této disertační práce si proto kladla následující cíle:

- 1. Dokumentovat případný souběžný výskyt ErM a DSE-asociace v kořenech evropských rododendronů s důrazem na sledování a porovnání morfologických struktur, charakteristických pro obě asociace.**
- 2. Pokusit se nalézt morfologické struktury DSE-asociace, které by mohly představovat fyziologicky aktivní rozhraní mezi DSE a jejich hostitelskými rostlinami.**
- 3. Kvantifikovat výskyt ErM a DSE-asociace v kořenech evropských rododendronů v závislosti na zeměpisné šířce.**

Tyto cíle jsou zpracovány v Článku 1 této DP.

- 4. Sledovat interakce mezi ErM a DSE-asociací, popř. houbami, které tyto asociace tvoří, s důrazem na jejich vliv na růstové parametry hostitelských rostlin.**

Tento cíl je zpracován v Článcích 2 a 3 této DP.

Shrnutí

Tato DP se zabývá vybranými interakcemi, probíhajícími v rhizosféře erikoidně mykorhizních rostlin. Zkoumané vztahy zahrnují: (i) interakce mezi erikoidně mykorhizními (ErM) houbami a tmavými přepážkovanými endofytickými (DSE) houbami; (ii) interakce mezi vřesovcovitými rostlinami a ErM houbami, ektomykorhizními (EcM) houbami a houbami s dosud nevyjasněným mykorhizním statutem; (iii) interakce mezi ErM a DSE houbami a půdními krytenkami. Hlavní poznatky, dosažené v rámci DP, jsou následující:

- ErM a DSE-asociace jsou současně přítomny v kořenech všech zkoumaných rododendronů napříč evropským kontinentem, ačkoliv jejich proporce se liší zejména v závislosti na zeměpisné šířce. Kolonizace DSE houbami je negativně korelována s kolonizací ErM houbami. DSE houby tvoří v kořenech rododendronů morfologické struktury, velmi podobné strukturám tvořeným ErM houbami. To podstatně ztěžuje morfologické rozlišení ErM a DSE-asociace.
- V *in vitro* podmínkách má DSE-asociace na růst vřesovcovité rostliny neutrální až negativní vliv, zatímco ErM má vliv neutrální až pozitivní. Tento vliv je korelován s proporcemi DSE a ErM kolonizace v kořenech rostliny. ErM houby mají alespoň v *in vitro* podmínkách schopnost zmírňovat negativní vliv DSE hub.
- V *ex vitro* podmínkách mají ErM houby na růst a příjem živin vřesovcovitou rostlinou pozitivní vliv, který může být ovlivněn přítomností DSE houby. Efekt DSE-asociace je proměnlivý od pozitivního po neutrální až negativní, zejména v závislosti na zkoumaném izolátu DSE houby. Pozitivní vliv DSE houby nemusí být úměrný jejímu kolonizačnímu potenciálu.
- *Meliniomyces variabilis*, houba náležící do tzv. *Rhizoscyphus ericae* – agregátu, má schopnost tvořit struktury morfologicky shodné s ErM. Tato houba také dokáže intracelulárně kolonizovat typicky EcM hostitelské rostliny (*Picea abies*, *Pinus sylvestris*), aniž by se toto negativně odrazilo na jejich růstu. *M. variabilis* také může kolonizovat plodnice EcM houby *Hydnotrya tulasnei*, což svědčí o rozmanitosti životního stylu této houby.
- Vřesovcovité rostliny, vyskytující se často v podrostu typicky EcM rostlin, mohou být ovlivňovány i EcM houbami, i když tyto s nimi mykorhizu netvoří. Příkladem je *Cenococcum geophilum*, podporující růst a rozvoj kořenů u těchto rostlin. Mechanismem je pravděpodobně tvorba rostlinných hormonů (IAA) některými kmeny EcM hub.
- Kořeny vřesovcovitých rostlin mohou být vnitrobuněčně kolonizovány i houbami, které nejsou běžně považovány za ErM, přičemž morfologie takové kolonizace připomíná ErM. Příkladem je půdní saprotrofní houba *Geomyces pannorum*, jejíž vliv na kolonizovanou rostlinu je v *in vitro* podmínkách negativní.
- Schránky pravděpodobně mrtvých půdních krytenek jsou pravidelně asociovány s mykorhizními kořeny vřesovcovitých rostlin. ErM a DSE houby jsou schopny tyto schránky kolonizovat a využívat jako zdroj živin pro svůj růst. Typická DSE houba *P. fortinii* tvoří v prázdných schránkách typická mikrosklerocia, tedy útvary charakteristické pro DSE-asociaci v kořenech vyšších rostlin.

Summary

This doctoral dissertation focuses on selected interactions, which take place in the rhizosphere of ericoid mycorrhizal (ErM) plants. These include (i) interactions between ErM fungi and dark septate endophytic (DSE) fungi; (ii) interactions among ericaceous plants and ErM and EcM fungi, and fungi with yet unresolved mycorrhizal status; (iii) interactions among ErM and DSE fungi and soil testate amoebae. Main findings achieved in the frame of the doctoral dissertation are:

- **Ericoid mycorrhiza and DSE-association simultaneously occur in roots of all screened European *Rhododendron* species across the continent. However, their proportions differ depending mainly on latitude. DSE-colonization is negatively correlated with ErM colonization in roots of all screened rhododendrons. DSE fungi form intracellular structures, which morphologically resemble ericoid mycorrhiza.**
- **Colonization with selected DSE strains has neutral to negative influence on the growth of ericaceous plants in vitro, whereas the effect of the typical ErM fungus *Rhizoscyphus ericae* is neutral to positive. Effects of both types of fungi on the growth of host plants are correlated with the level of ErM and DSE colonization. ErM fungi can alter the negative effect of DSE fungi when present in the same root system in vitro.**
- **ErM fungus *Oidiiodendron maius* increases the growth and nutrient uptake by ericaceous plants, which can be strain-specifically altered by the presence of a DSE fungus. The effect of DSE-association is variable and strain specific, ranging from positive to neutral to negative. Positive effect of the DSE fungus does not need to be connected with its colonization potential.**
- ***Meliniomyces variabilis*, a fungus with affinities to the *Rhizoscyphus ericae* – aggregate, forms intracellular structures resembling ErM in ericaceous roots. In addition, *M. variabilis* intracellularly colonizes ectomycorrhizal host plants (*Picea abies*, *Pinus sylvestris*) without causing a negative effect on their growth. *M. variabilis* can also colonize sporocarps of an EcM fungus *Hydnotrya tulasnei*, which illustrates its variable life-style.**
- **EcM fungi can indirectly affect ericaceous plants, often growing under the canopy formed by EcM plants, even without forming mycorrhizal association. For example, *Cenococcum geophilum* can support the growth and formation of roots and hence also overall growth of ericaceous plants, likely by producing phytohormones (IAA) in their rhizosphere.**
- **Roots of ericaceous plants can be intracellularly colonized by fungi, which are to date not regarded as their mycorrhizal associates. *Geomyces pannorum*, a soil-borne saprotrophic fungus, forms structures resembling ErM in roots of its ericaceous hosts, but apparently depresses their growth in vitro.**
- **Shells of probably withered soil testate amoebae are regularly associated with mycorrhizal roots of ericaceous plants. ErM and DSE fungi can colonize the shells and use them as a sole source of nutrients for their growth. Within the shells, the typical DSE fungus *P. fortinii* forms microsclerotia, which are a diagnostic character for DSE-association, formed in roots of most of higher plants.**

Citovaná literatura

- Abuarghub SM, Read DJ. 1988a. The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. XI. The distribution of nitrogen in soil of typical upland Callunetum with special reference to the "free" amino acids. *New Phytologist* 108: 425-431.
- Abuarghub, SM, Read DJ. 1988b. The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. XII. Quantitative analysis of individual „free“ amino acids in relation to time and depth in the soil profile. *New Phytologist* 108: 433-441.
- Addy HD, Hambleton S, Currah RS. 2000. Distribution and molecular characterization of the root endophyte *Phialocephala fortinii* along an environmental gradient in the boreal forest of Alberta. *Mycological Research* 104: 1213-1221.
- Addy HD, Piercey MM, Currah RS. 2005. Microfungal endophytes in roots. *Canadian Journal of Botany* 83: 1-13.
- Ahlich K, Sieber TN. 1996. The profusion of dark septate endophytic fungi in non-ectomycorrhizal fine roots of forest trees and shrubs. *New Phytologist* 132: 259-270.
- Allen TR, Millar T, Berch SM, Berbee ML. 2003. Culturing and direct DNA extraction find different fungi from the same ericoid mycorrhizal roots. *New Phytologist* 160: 255-272.
- Altschul SF, Madden TL, Schaffer AA, Zhang J, Zhang Z, Miller W, Lipman DJ. 1997. Gapped BLAST and PSI-BLAST: a new generation of protein database search programs. *Nucleic Acids Res* 25: 3389-3402.
- Bajwa R, Read DJ. 1985. The biology of mycorrhiza in the Ericaceae: IX. Peptides as nitrogen sources for mycorrhizal and non-mycorrhizal plants. *New Phytologist* 101: 459-467.
- Bajwa, R., Abuarghub, S., Read, D. J. 1985. The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. X. The utilization of proteins and the production of proteolytic enzymes by mycorrhizal plants. *New Phytologist* 101: 469-486.
- Baláz M, Vosátka M. 2001. A novel inserted membrane technique for studies of mycorrhizal extraradical mycelium. *Mycorrhiza* 11: 291-296.
- Barrow JR, Aaltonen RE. 2001. Evaluation of the internal colonization of *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt. roots by dark septate fungi and the influence of host physiological activity. *Mycorrhiza* 11: 199-205.
- Barrow JR. 2003. Atypical morphology of dark septate fungal root endophytes of *Bouteloua* in arid southwestern USA rangelands. *Mycorrhiza* 13: 239-247.
- Berch SM, Allen TR, Berbee ML. 2002. Molecular detection, community structure and phylogeny of ericoid mycorrhizal fungi. *Plant and Soil* 244: 55-66.
- Bergero R, Perotto S, Girlanda M, Vidano G, Luppi AM. 2000. Ericoid mycorrhizal fungi are common root associates of a Mediterranean ectomycorrhizal plant (*Quercus ilex*). *Molecular Ecology* 9: 1639-1649.
- Bonfante-Fasolo P. 1980. Occurrence of a basidiomycete in living cells of mycorrhizal hair roots of *Calluna vulgaris*. *Transactions of British Mycological Society* 75: 320-325.
- Bonkowski M, Cheng W, Griffiths BS, Alphei J, Scheu S. 2000. Microbial-faunal interactions in the rhizosphere and effects on plant growth. *European Journal of Soil Biology* 36: 135-147.
- Bonkowski M, Jentschke G, Scheu S. 2001. Contrasting effects of microbial partners in the rhizosphere: interactions between Norway Spruce seedlings (*Picea abies* Karst.), mycorrhiza (*Paxillus involutus* (Batsch) Fr.) and naked amoebae (protozoa). *Applied Soil Ecology* 18: 193-204.
- Bonkowski M. 2004. Protozoa and plant growth: the microbial loop in soil revisited. *New Phytologist* 162: 617-631.
- Bougoure DS, Cairney JW. 2005a. Fungi associated with hair roots of *Rhododendron lochia* (Ericaceae) in an Australian tropical cloud forest revealed by culturing and culture-independent molecular methods. *Environmental Microbiology* 7(11): 1743-1754.
- Bougoure DS, Cairney JW. 2005b. Assemblages of ericoid mycorrhizal and other root-associated fungi from *Epacris pulchella* (Ericaceae) as determined by culturing and direct DNA extraction from roots. *Environmental Microbiology* 7(6): 819-827.
- Bradley R, Burt AJ, Read DJ. 1982. The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. VIII. The role of mycorrhizal infection in heavy metal resistance. *New Phytologist* 91: 197-209.
- Brundrett M, Bougher N, Dell B, Grove T, Malajczuk N. 1996. *Working with mycorrhizas in forestry and agriculture*. ACIAR Monograph 32, Canberra. 374 pp.
- Brundrett MC. 2002. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytologist* 154: 275-304.
- Cairney JW. 2000. Evolution of mycorrhiza systems. *Naturwissenschaften* 87: 467-475.
- Cairney JW, Ashford AE. 2002. Biology of mycorrhizal associations of epacrids (Ericaceae). *New Phytologist* 154: 305-326.
- Cairney JW, Meharg AA. 2003. Ericoid mycorrhiza: a partnership that exploits harsh edaphic conditions. *European Journal of Soil Science* 54: 735-740.
- Cázares E, Trappe JM, Jumpponen A. 2005. Mycorrhiza-plant colonization patterns on a subalpine glacier forefront as a model system of primary succession. *Mycorrhiza* 15: 405-416.
- Chaurasia B, Pandey A, Palni LMS. 2005. Distribution, colonization and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi associated with central Himalayan rhododendrons. *Forest Ecology and Management* 207: 315-324.

- Couture M, Fortin JA, Dalpé Y. 1983. *Oidiodendron griseum* Robak: An endophyte of ericoid mycorrhiza in *Vaccinium* spp. *New Phytologist* 95: 375-380.
- Cudlín P. 1991. Epifluorescent microscopy for identification of ectomycorrhiza. *Methods in Microbiology* 23: 365-368.
- Currah RS, Tsuneda A, Murakami S. 1993a. Conidiogenesis in *Oidiodendron periconioides* and ultrastructure of ericoid mycorrhizas formed with *Rhododendron brachycarpum*. *Canadian Journal of Botany* 71: 1481-1485.
- Currah RS, Tsuneda A, Murakami S. 1993b. Morphology and ecology of *Phialocephala fortinii* in roots of *Rhododendron brachycarpum*. *Canadian Journal of Botany* 71: 1639-1644.
- Dalpé Y. 1986. Axenic synthesis of ericoid mycorrhiza in *Vaccinium angustifolium* Ait. by *Oidiodendron* species. *New Phytologist* 103: 391-396.
- Dalpé Y. 1989. Ericoid mycorrhizal fungi in the Myxotrichaceae and Gymnoascaceae. *New Phytologist* 113: 523-527.
- Dalpé Y. 1991. Statut endomycorhizien du genre *Oidiodendron*. *Canadian Journal of Botany* 69: 1712-1714.
- Dighton J, Coleman DC. 1992. Phosphorus relations of roots and mycorrhizas of *Rhododendron maximum* L. in the southern Appalachians, North Carolina. *Mycorrhiza* 1: 175-184.
- Domsch KH, Gams W, Anderson, T. 1980. Compendium of Soil Fungi. Academic Press, New York.
- Dostálková A. 1981. *Rhododendrony (Rhododendrons)*. Academia, Prague. 155 pp.
- Douglas GC, Heslin MC, Reid C. 1989. Isolation of *Oidiodendron maius* from *Rhododendron* and ultrastructural characterization of synthesized mycorrhizas. *Canadian Journal of Botany* 67: 2206-2212.
- Duclos JL, Fortin JA. 1983. Effect of glucose and active charcoal on *in vitro* synthesis of ericoid mycorrhiza with *Vaccinium* ssp. *New Phytologist* 94: 95-102.
- Duddridge JA, Read DJ. 1982. Ultrastructural analysis of the development of mycorrhizas in *Rhododendron ponticum*. *Canadian Journal of Botany* 60: 2345-2356.
- Eccher T, Noé N. 2002. Influence of ericoid endomycorrhizae inoculated *in vitro* on rooting and early growth of micropropagated plants of *Vaccinium corymbosum*. *Acta Horticulturae* 574: 373-378.
- Ehrenberger, F., Gorbach, S. 1973. *Methoden der organischen Elementar- und Spurenanalyse*. Verlag Chemie, Weinheim.
- Fitter AH, Garbaye J. 1994. Interactions between mycorrhizal fungi and other soil organisms. *Plant and Soil* 159: 123-132.
- Francis R, Read DJ. 1994. The contribution of mycorrhizal fungi to the determination of plant community structure. *Plant and Soil* 159: 11-25.
- Frank B. 1885. On the root-symbiosis-based nutrition of certain trees via underground fungi (v němčině). *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 3: 128-145.
- Gay G. 1990. Effect of the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma hiemale* on adventitious root formation in derooted *Pinus halepensis* shoot hypocotyls. *Canadian Journal of Botany* 68: 1265-1270.
- Gianni C, Caretta G, Romano C. 2003. Skin infection due to *Geomyces pannorum* var. *pannorum*. *Mycoses* 46: 430-432.
- Gilbert D, Amblard C, Bourdier G, Francez AJ. 1998. The microbial loop at the surface of a peatland: structure, function, and impact of nutrient input. *Microbial Ecology* 35: 83-93.
- Gilbert D, Amblard C, Bourdier G, Francez AJ. 1998b. Short-term effect of nitrogen enrichment on the microbial communities of a peatland. *Hydrobiologia* 373/374: 111-119.
- Gilbert D, Mitchell EAD, Amblard C, Bourdier G, Francez AJ. 2003. Population dynamics and food preferences of the testate amoeba *Nebela tinctoria major-bohemica-collaris* complex (Protozoa) in a Sphagnum peatland. *Acta Protozoologica* 42: 99-104.
- Grünig CR, Sieber TN, Holdenrieder O. 2001. Characterisation of dark septate endophytic fungi (DSE) using inter-simple-sequence-repeat-anchored polymerase chain reaction (ISSR-PCR) amplification. *Mycological Research* 105: 24-32.
- Grünig CR, McDonald BA, Sieber TN, Rogers SO, Holdenrieder O. 2004. Evidence for subdivision of the root-endophyte *Phialocephala fortinii* into cryptic species and recombination within species. *Fungal Genetics and Biology* 41: 676-687.
- Hall TA. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucl Acids Symp Ser* 41:95-98.
- Hambleton S, Currah RS. 1997. Fungal endophytes from the roots of alpine and boreal Ericaceae. *Canadian Journal Botany* 75: 1570-1581.
- Hambleton S, Egger KN, Currah RS. 1998. The genus *Oidiodendron*: species delimitation and phylogenetic relationship based on nuclear ribosomal DNA analysis. *Mycologia* 90: 854-869.
- Hambleton S, Sigler L. 2005. *Meliniomyces*, a new anamorph genus for root-associated fungi with phylogenetic affinities to *Rhizoscyphus ericae* (= *Hymenoscyphus ericae*), *Leotiomyces*. *Studies in Mycology* 53: 1-27.
- Hartley SE, Amos L. 1999. Competitive interactions between *Nardus stricta* L. and *Calluna vulgaris* (L.) Hull: the effect of fertilizer and defoliation on above- and below-ground performance. *Journal of Ecology* 87: 330-340.

- Haselwandter K, Read DJ. 1980. Fungal associations of roots of dominant and sub-dominant plants in high-alpine vegetation systems with special reference to mycorrhiza. *Oecologia* 45: 57-62.
- Hashimoto Y, Hyakumachi, M. 2001. Effects of isolates of ectomycorrhizal fungi and endophytic *Mycelium radicans atrovirens* that were dominant in soil from disturbed sites on growth of *Betula platyphylla* var. *japonica* seedlings. *Ecological Research* 16: 117-125.
- Horton TR, Cázares E, Bruns TD. 1998. Ectomycorrhizal, vesicular-arbuscular and dark septate fungal colonization of bishop pine (*Pinus muricata*) seedlings in the first 5 months of growth after wildfire. *Mycorrhiza* 8: 11-18.
- Hutton BJ, Dixon KW, Sivasithamparam K. 1994. Ericoid endophytes of Western Australian heaths (Epacridaceae). *New Phytologist* 127: 557-566.
- Ingham ER, Massicotte HB. 1994. Protozoan communities around conifer roots colonized by ectomycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 5: 53-61.
- Jansa J, Vosátka M. 2000. In vitro and post vitro inoculation of micropropagated Rhododendrons with ericoid mycorrhizal fungi. *Applied Soil Ecology* 15: 125-136.
- Johansson M. 2000. The influence of ammonium nitrate on the root growth and ericoid mycorrhizal colonization of *Calluna vulgaris* from Danish heathlands. *Oecologia* 123: 418-424.
- Johansson M. 2001. Fungal associations of Danish *Calluna vulgaris* roots with special reference to ericoid mycorrhiza. *Plant and Soil* 231: 225-232.
- Johnson NC, Graham JH, Smith FA. 1997. Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytologist* 135: 575-585.
- Jones MD, Smith SE. 2004. Exploring functional definitions of mycorrhizas – are mycorrhizas always mutualisms? *Canadian Journal of Botany* 82: 1089-1109.
- Jumpponen A, Trappe JM. 1998(a). Dark septate endophytes: a review of facultative biotrophic root-colonizing fungi. *New Phytologist* 140: 295-310.
- Jumpponen A, Trappe JM. 1998(b). Performance of *Pinus contorta* inoculated with two strains of root endophytic fungus, *Phialocephala fortinii*: effects of synthesis system and glucose concentration. *Canadian Journal of Botany* 76: 1205-1213.
- Jumpponen A, Mattson KG, Trappe JM. 1998. Mycorrhizal functioning of *Phialocephala fortinii* with *Pinus contorta* on glacier forefront soil: interactions with soil nitrogen and organic matter. *Mycorrhiza* 7: 261-265.
- Jumpponen A. 2001. Dark septate endophytes – are they mycorrhizal? *Mycorrhiza* 11: 207-211.
- Kaldorf M, Renker C, Fladung M, Buscot F. 2004. Characterisation and spatial distribution of ectomycorrhizas colonizing aspen clones released in an experimental field. *Mycorrhiza* 14: 295-306.
- Kerley SJ, Read DJ. 1995. The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. XVIII. Chitin degradation by *Hymenoscyphus ericae* and transfer of chitin-nitrogen to the host plant. *New Phytologist* 131: 369-375.
- Kerley SJ, Read DJ. 1997. The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. XIX. Fungal mycelium as a nitrogen source for the ericoid mycorrhizal fungus *Hymenoscyphus ericae* and its host plant. *New Phytologist* 136: 691-701.
- Kerley SJ, Read DJ. 1998. The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. XX. Plant and mycorrhizal necromass as nitrogenous substrates for ericoid mycorrhizal fungus *Hymenoscyphus ericae* and its host. *New Phytologist* 139: 353-360.
- Klironomos JN, Hart MM. 2001. Animal nitrogen swap for plant carbon. *Nature* 410: 651-652.
- Kolařík M, Kubátová A, Pažoutová S, Šrůtka P. 2004. Morphological and molecular characterization of *Geosmithia putterillii*, *G. pallida* comb. nov. and *G. flava* sp. nov., associated with subcorticolous insects. *Mycological Research* 108: 1053-1069.
- Lacourt I, Girlanda M, Perotto S, Del Pero M, Zuccon D, Luppi AM. 2001. Nuclear ribosomal sequence analysis of *Oidiodendron*: towards a redefinition of ecologically relevant species. *New Phytologist* 149: 565-576.
- Leake JR, Read DJ. 1989. The biology of mycorrhiza in the Ericaceae: XIII. Some characteristics of the extracellular proteinase activity of the ericoid endophyte *Hymenoscyphus ericae*. *New Phytologist* 112: 69-76.
- Leake JR, Read DJ. 1989b. The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. XV. The effect of mycorrhizal infection on calcium uptake by *Calluna vulgaris* (L.) Hull. *New Phytologist* 113: 535-544.
- Leake JR, Shaw G, Read DJ. 1990. The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. XVI. Mycorrhiza and iron uptake in *Calluna vulgaris* (L.) Hull in the presence of two calcium salts. *New Phytologist* 114: 651-657.
- Mandyam K, Jumpponen A. 2005. Seeking the elusive function of the root-colonising dark septate endophytic fungi. *Studies in Mycology* 53: 173-189.
- Martino E, Turnau K, Girlanda M, Bonfante P, Perotto S. 2000. Ericoid mycorrhizal fungi from heavy metal polluted soils: their identification and growth in the presence of zinc ions. *Mycological Research* 104: 338-344.
- McLean, C. B., Lawrie, A. C. 1996. Patterns of root colonization in epacridaceous plants collected from different sites. *Annals of Botany* 77: 405-411.

- Mejías JA, Arroyo J, Ojeda F. 2002. Reproductive ecology of *Rhododendron ponticum* (Ericaceae) in relict Mediterranean populations. *Botanical Journal of the Linnean Society* 140: 297-311.
- Melin E. 1922. On the mycorrhizas of *Pinus sylvestris* L. and *Picea abies* Karst. *Journal of Ecology* 9: 254-257.
- Midgley DJ, Chambers SM, Cairney WG. 2004. Distribution of ericoid mycorrhizal endophytes and root-associated fungi in neighbouring Ericaceae plants in the field. *Plant and Soil* 259: 137-151.
- Mitchell DT, Read DJ. 1981. Utilization of inorganic and organic phosphates by the mycorrhizal endophytes of *Vaccinium macrocarpon* and *Rhododendron ponticum*. *Transactions of the British Mycological Society* 76: 255-260.
- Montecchi A, Sarafini M. 2000. Funghi ipogei d' Europa. Associazione Micologica Bresadola, Trento, 714 pp.
- Moore-Pankhurst S, Englander L. 1981. A method for the synthesis of mycorrhizal association between *Pezizella ericae* and *Rhododendron maximum* seedlings growing in a defined medium. *Mycologia* 73: 994-997.
- Moyersoen B, Becker P, Alexander IJ. 2001. Are ectomycorrhizas more abundant than arbuscular mycorrhizas in tropical heath forests? *New Phytologist* 150: 591-599.
- Murashige T, Skoog F. 1962. A revised medium for rapid growth and bio-assays with tobacco tissue cultures. *Physiologia Plantarum* 15: 473-497.
- Newsham KK. 1999. *Phialophora graminicola*, a dark septate fungus, is a beneficial associate of the grass *Vulpia ciliata* ssp. *ambigua*. *New Phytologist* 144: 517-524.
- Newton AC, Haigh JM. 1998. Diversity of ectomycorrhizal fungi in Britain: a test of the species-area relationship, and the role of host specificity. *New Phytologist* 138: 619-627.
- Niemi K, Häggman H. 2002. *Pisolithus tinctorius* promotes germination and forms mycorrhizal structures in Scots pine somatic embryos in vitro. *Mycorrhiza* 12: 263-267.
- Niemi K, Vuorinen T, Ernstsén A, Häggman H. 2002. Ectomycorrhizal fungi and exogenous auxins influence root and mycorrhiza formation of Scots pine hypocotyl cuttings in vitro. *Tree Physiology* 22: 1231-1239.
- Nylund JE. 1988. The regulation of ectomycorrhiza formation – carbohydrate and hormone theories revised. *Scandinavian Journal of Forestry Research* 3: 465-470.
- Ogden CG, Hedley RH. 1980. An atlas of freshwater testate amoebae. Oxford University Press, Oxford. 222 pp.
- Ohki T, Masuya H, Yonezawa M, Usuki F, Narisawa K, Hashiba T. 2002. Colonization process of the root endophytic fungus *Heteroconium chaetospora* in roots of Chinese cabbage. *Mycoscience* 43: 191-194.
- Pearson V, Read DJ. 1973. The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. I. The isolation of the endophyte and synthesis of mycorrhiza in aseptic culture. *New Phytologist* 72: 371-379.
- Pearson V, Read DJ. 1973b. The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. II. The transport of carbon and phosphorus by the endophyte and the mycorrhiza. *New Phytologist* 72: 1325-1331.
- Perotto S, Girlanda M, Martino E. 2002. Ericoid mycorrhizal fungi: some new perspectives on old acquaintances. *Plant and Soil* 244: 41-53.
- Peterson RL, Massicotte, HB, Melville, LH. 2004. *Mycorrhizas: Anatomy and Cell Biology*. NRC Research Press, Ottawa. 173 pp.
- Piercey MM, Thormann MN, Currah RS. 2002. Saprobic characteristics of three fungal taxa from ericacean roots and their association with the roots of *Rhododendron groenlandicum* and *Picea mariana* in culture. *Mycorrhiza* 12: 175-180.
- Rains KC, Nadkarni NM, Bledsoe CS. 2003. Epiphytic and terrestrial mycorrhizas in a lower montane Costa Rican cloud forest. *Mycorrhiza* 13: 257-264.
- Read DJ, Haselwandter K. 1981. Observations on the mycorrhizal status of some alpine plant communities. *New Phytologist* 88: 341-352.
- Read DJ. 1996. The structure and function of the ericoid mycorrhizal root. *Annals of Botany* 77: 365-374.
- Read DJ. 1998. Plants on the web. *Nature* 396: 22.
- Read DJ, Perez-Moreno J. 2003. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems – a journey towards relevance? *New Phytologist* 157: 475-492.
- Read DJ, Leake JR, Perez-Moreno J. 2004. Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes. *Canadian Journal of Botany* 82: 1243-1263.
- Redecker D, Kodner R, Graham LE. 2000. Glomalean fungi from the Ordovician. *Science* 289: 1920-1921.
- Redecker D. 2002. Molecular identification and phylogeny of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil* 244: 67-73.
- Rice AV, Currah RS. 2001. Physiological and morphological variation in *Oidiodendron maius*. *Mycotaxon* 79: 383-396.
- Richard C, Fortin J-A, Fortin A. 1971. Protective effect of an ectomycorrhizal fungus against the root pathogen *Mycelium radialis atrovirens*. *Canadian Journal of Forest Research* 1: 246-251.
- Richard C, Fortin J-A. 1975. Protective role of *Suillus granulatus* against *Mycelium radialis atrovirens* on seedlings of *Pinus resinosa*. *Canadian Journal of Forest Research* 5: 452-456.

- Rudawska ML, Kieliszewska-Rokicka B. 1997. Mycorrhizal formation by *Paxillus involutus* strains in relation to their IAA-synthesizing activity. *New Phytologist* 137: 509-517.
- Ruotsalainen AL, Väre H, Vestberg M. 2002. Seasonality of root fungal colonization in low-alpine herbs. *Mycorrhiza* 12: 29-36.
- Ruotsalainen AL, Kytöviita MM. 2004. Mycorrhiza does not alter low temperature impact on *Gnaphalium norvegicum*. *Oecologia* 140: 226-233.
- Schadt CW, Mullen RB, Schmidt SK. 2001. Isolation and phylogenetic identification of a dark-septate fungus associated with the alpine plant *Ranunculus adoneus*. *New Phytologist* 150: 747-755.
- Schild DE, Kennedy A, Stuart MR. 1988. Isolation of symbiont and associated fungi from ectomycorrhizas of Sitka Spruce. *European Journal of Forest Pathology* 18: 51-61.
- Setaro S, Weiß M, Oberwinkler F, Kottke I. 2005. Sebaciales form ectendomycorrhizas with *Cavendishia nobilis*, a member of the Andean clade of Ericaceae, in the mountain rain forest of southern Ecuador. *New Phytologist* 169: 355-365.
- Seviour RJ, Willing RR, Chilvers GA. 1973. Basidiocarps associated with ericoid mycorrhizas. *New Phytologist* 72: 381-385.
- Shaw G, Read DJ. 1989. The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. XIV. Effects of iron and aluminium on the activity of acid phosphatase in the ericoid endophyte *Hymenoscyphus ericae* (Read) Korf and Kernan. *New Phytologist* 113: 529-533.
- Shaw G, Leake JR, Baker AJM, Read DJ. 1990. The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. XVII. The role of mycorrhizal infection in the regulation of iron uptake by ericaceous plants. *New Phytologist* 115: 251-258.
- Simard SW, Perry DA, Jones MD, Myrold DD, Durall DM, Molina R. 1997. Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field. *Nature* 388: 579-582.
- Smith, SE, Smith FA. 1990. Tansley Review No. 20: Structure and function of the interfaces in biotrophic symbioses as they relate to nutrient transport. *New Phytologist* 114: 1-38.
- Smith JE, Molina R, Perry DA. 1995. Occurrence of ectomycorrhizas on ericaceous and coniferous seedlings grown in soils from the Oregon Coast Range. *New Phytologist* 129: 73-81.
- Smith SE, Read DJ. 1997. *Mycorrhizal Symbiosis*. Second Edition. Academic Press. London. 605 pp.
- Sokolovski SG, Meharg AA, Maathuis FJM. 2002. *Calluna vulgaris* root cells show increased capacity for amino acid uptake when colonized with the mycorrhizal fungus *Hymenoscyphus ericae*. *New Phytologist* 155: 525-530.
- Stoyke G, Currah RS. 1991. Endophytic fungi from the mycorrhizae of alpine ericoid plants. *Canadian Journal of Botany* 69: 347-352.
- Stoyke G, Egger KN, Currah RS. 1992. Characterization of sterile endophytic fungi from the mycorrhizae of subalpine plants. *Canadian Journal of Botany* 70: 2009-2016.
- Stoyke G, Currah RS. 1993. Resynthesis in pure culture of a common subalpine fungus-root association using *Phialocephala fotinii* and *Menziesia ferruginea* (Ericaceae). *Arctic and Alpine Research* 25: 189-193.
- Stribley DP, Read DJ. 1974. The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. III. Movement of carbon-14 from host to fungus. *New Phytologist* 73: 731-741.
- Stribley DP, Read DJ. 1974b. The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. IV. The effect of mycorrhizal infection on uptake of ¹⁵N from labelled soil by *Vaccinium macrocarpon* Ait. *New Phytologist* 73: 1149-1155.
- Stribley DP, Read DJ, Hunt R. 1975. The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. V. The effect of mycorrhizal infection, soil type and partial soil-sterilization (by gamma-irradiation) on growth of cranberry (*Vaccinium macrocarpon* Ait.). *New Phytologist* 75: 119-130.
- Stribley DP, Read DJ. 1976. The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. VI. The effect of mycorrhizal infection and concentration of ammonium nitrogen on growth of cranberry (*Vaccinium macrocarpon* Ait.) in sand culture. *New Phytologist* 77: 63-72.
- Stribley DP, Read DJ. 1980. The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. VII. The relationship between mycorrhizal infection and the capacity to utilize simple and complex organic nitrogen sources. *New Phytologist* 86: 365-371.
- Summerbell RC. 1987. The inhibitory effect of *Trichoderma* species and other soil microfungi on formation of mycorrhiza by *Laccaria bicolor* in vitro. *New Phytologist* 105: 437-448.
- Summerbell RC. 1989. Microfungi associated with the mycorrhizal mantle and adjacent microhabitats within the rhizosphere of black spruce. *Canadian Journal of Botany* 67: 1085-1095.
- Summerbell RC. 2005. Root endophyte and mycorrhizosphere fungi of black spruce, *Picea mariana*, in a boreal forest habitat: influence of site factors on fungal distributions. *Studies in Mycology* 53: 121-145.
- Summerbell RC. 2005b. From Lamarckian fertilizers to fungal castles: recapturing the pre-1985 literature on endophytic and saprotrophic fungi associated with ectomycorrhizal root systems. *Studies in Mycology* 53: 191-256.
- Tedersoo L, Hansen K, Perry BA, Kjøller R. 2006. Molecular and morphological diversity of peizizalean ectomycorrhiza. *New Phytologist* 170: 581-596.

- Urcelay C. 2002. Co-occurrence of three fungal root symbionts in *Gaultheria poeppigii* DC in Central Argentina. *Mycorrhiza* 12: 89-92.
- Usuki F, Junichi AP, Kakishima M. 2003. Diversity of ericoid mycorrhizal fungi isolated from hair roots of *Rhododendron obtusum* var. *kaempferi* in a Japanese red pine forest. *Mycoscience* 44: 97-102.
- Usuki F, Narisawa K. 2005. Formation of structures resembling ericoid mycorrhizas by the root endophytic fungus *Heteroconium chaetospora* within roots of *Rhododendron obtusum* var. *kaempferi*. *Mycorrhiza* 15: 61-64.
- van der Heijden MGA, Klironomos JN, Ursic M, Moutoglis P, Streitwolf-Engel R, Boller T, Wiemken A, Sanders IR. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396: 69.
- Vargas R. 1990. Avances en microbiología de suelos: los protozoarios y su importancia en la mineralización del nitrógeno. *Agronomía Costarricense* 14: 121-134.
- Villarreal-Ruiz L, Anderson IC, Alexander IJ. 2004. Interaction between an isolate from *Hymenoscyphus ericae* aggregate and roots of *Pinus* and *Vaccinium*. *New Phytologist* 164: 183-192.
- Vohník M, Lukančič S, Bahor E, Regvar M, Vosátka M, Vodnik D. 2003. Inoculation of *Rhododendron* cv. Belle-Heller with two strains of *Phialocephala fortinii* in two different substrates. *Folia Geobotanica* 38: 191-200.
- Vohník M, Albrechtová J, Vosátka M. 2005. The inoculation with *Oidiodendron maius* and *Phialocephala fortinii* alters phosphorus and nitrogen uptake, foliar C:N ratio and root biomass distribution in *Rhododendron* cv. Azurro. *Symbiosis* 40: 87-96.
- Vrålstad T, Fossheim T, Schumacher T. 2000. *Piceirhiza bicolorata* – the ectomycorrhizal expression of the *Hymenoscyphus ericae* aggregate? *New Phytologist* 145: 549-563.
- Vrålstad T, Schumacher T, Taylor FS. 2002. Mycorrhizal synthesis between fungal strains of the *Hymenoscyphus ericae* aggregate and potential ectomycorrhizal and ericoid hosts. *New Phytologist* 153: 143-152.
- Vrålstad T, Myhre E, Schumacher T. 2002(b). Molecular diversity and phylogenetic affinities of symbiotic root-associated ascomycetes of the Helotiales in burnt and metal polluted habitats. *New Phytologist* 155:131-148.
- Vrålstad T. 2004. Are ericoid and ectomycorrhizal fungi part of a common guild? *New Phytologist* 164:7-10.
- Walker JF, Miller OK, Lei T, Semones S, Nilsen E, Clinton BD. 1999. Suppression of ectomycorrhizae on canopy tree seedlings in *Rhododendron maximum* L. (Ericaceae) thickets in the southern Appalachians. *Mycorrhiza* 9: 49-56.
- Weiß M, Selosse M-A, Rexer K-H, Urban A, Oberwinkler F. 2004. *Sebacinales*: a hitherto overlooked cosm of heterobasidiomycetes with a broad mycorrhizal potential. *Mycological Research* 108: 1003-1010.
- Wurzburger N, Bledsoe CS. 2001. Comparison of ericoid and ectomycorrhizal colonization and ectomycorrhizal morphotypes in mixed conifer and pygmy forests on the northern California coast. *Canadian Journal of Botany* 79: 1202-1210.
- Xiao G, Berch SM. 1995. The ability of known ericoid mycorrhizal fungi to form mycorrhizae with *Gaultheria shallon*. *Mycologia* 87: 467-470.
- Yu T, Nassuth A, Peterson RL. 2001. Characterization of the interaction between the dark septate fungus *Phialocephala fortinii* and *Asparagus officinalis* roots. *Canadian Journal of Microbiology* 47: 741-753.