

**ΤΕΧΝΟΛΟΓΙΚΟ ΕΚΠΑΙΔΕΥΤΙΚΟ ΙΔΡΥΜΑ
(Τ.Ε.Ι.) ΚΑΛΑΜΑΤΑΣ
ΣΧΟΛΗ ΤΕΧΝΟΛΟΓΙΑΣ ΓΕΩΠΟΝΙΑΣ
ΤΜΗΜΑ ΦΥΤΙΚΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΗΣ**



**ΣΥΜΒΙΩΣΗ ΦΥΤΩΝ-ΜΥΚΟΡΡΙΖΑΣ. Η
ΑΓΡΟΝΟΜΙΚΗ ΑΞΙΑ ΤΟΥ ΦΑΙΝΟΜΕΝΟΥ**

Πτυχιακή εργασία
του σπουδαστή: ΓΙΑΡΙΚΑΝΗ ΑΝΕΣΤΗ

Καλαμάτα, Νοέμβριος 2007

**ΤΕΧΝΟΛΟΓΙΚΟ ΕΚΠΑΙΔΕΥΤΙΚΟ ΙΔΡΥΜΑ
(Τ.Ε.Ι.) ΚΑΛΑΜΑΤΑΣ
ΣΧΟΛΗ ΤΕΧΝΟΛΟΓΙΑΣ ΓΕΩΠΟΝΙΑΣ
ΤΜΗΜΑ ΦΥΤΙΚΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΗΣ**

**ΣΥΜΒΙΩΣΗ ΦΥΤΩΝ-ΜΥΚΟΡΡΙΖΑΣ. Η
ΑΓΡΟΝΟΜΙΚΗ ΑΞΙΑ ΤΟΥ ΦΑΙΝΟΜΕΝΟΥ**

Πτυχιακή εργασία
του σπουδαστή, ΓΙΑΡΙΚΑΝΗ ΑΝΕΣΤΗ
Επιβλέπων Καθηγητής: Dr. Ιωάννης Ξυνιάς

Καλαμάτα, Νοέμβριος 2007

Ευχαριστίες

Με την παράδοση αυτής της πτυχιακής εργασίας ολοκληρώνονται οι σπουδές μου στο Τεχνολογικό Εκπαιδευτικό Ίδρυμα και θα ήθελα να ευχαριστήσω θερμά όλους όσους μου πρόσφεραν την πολύτιμη βοήθεια τους τόσο κατά την διάρκεια των σπουδών μου όσο και κατά την διάρκεια την συγγραφής αυτής της πτυχιακής εργασίας. Η συγγραφή αυτής της πτυχιακής εργασίας ήταν αρκετά δύσκολη καθώς η Ελληνική βιβλιογραφία είναι αρκετά <<φτωχή>> για αυτό το αντικείμενο. Η εργασία πραγματοποιήθηκε από ξενόγλωσσα κείμενα τα οποία μεταφράστηκαν από εμένα. Θα ήθελα να ευχαριστήσω θερμά τους καθηγητές μου:

-Τον κ. Ιωάννη Ξυνιά, επιβλέποντα καθηγητή μου για την πτυχιακή μου εργασία αλλά και για την πρακτική μου άσκηση στο εργαστήριο Γενετικής & Βελτίωσης Φυτών της Σχολής.

-Την κα. Καλλιόπη Παπαδοπούλου, που με βοήθησε στα αρχικά βήματα αυτής της πτυχιακής καθώς και για το υλικό το οποίο μου έδωσε.

-Τον κ. Νεκτάριο Καρβουλάκη, που είχε την ιδέα για το θέμα αυτό.

Τέλος θα ήθελα να ευχαριστήσω τον κ. Λιναρδόπουλο Χρήστο που ήταν δίπλα μου σε όλη την διάρκεια των σπουδών μου, καθώς και όλους τους καθηγητές μου.

ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

ΕΙΣΑΓΩΓΗ.....	III
ΑΝΑΣΚΟΠΗΣΗ ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑΣ	1

ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΠΡΩΤΟ **Η ΣΥΜΒΙΩΤΙΚΗ ΣΧΕΣΗ ΦΥΤΩΝ-ΜΥΚΟΡΡΙΖΑΣ**

1.1. ΓΕΝΙΚΑ ΠΕΡΙ ΣΥΜΒΙΩΤΙΚΩΝ ΣΧΕΣΕΩΝ	3
1.2. ΜΥΚΗΤΕΣ	5
1.3. ΡΙΖΑ.....	8
1.4. ΣΥΜΒΙΩΣΗ ΦΥΤΩΝ-ΜΥΚΟΡΡΙΖΑΣ.....	11
1.5. ΕΙΔΗ ΜΥΚΟΡΡΙΖΑΣ	15

ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΔΕΥΤΕΡΟ **ΕΝΔΟΜΥΚΟΡΡΙΖΑ ΚΑΙ ΕΚΤΟΜΥΚΟΡΡΙΖΑ**

2.1. ΕΝΔΟΤΡΟΦΗ ΜΥΚΟΡΡΙΖΑ	21
2.1.1. Εισαγωγή.....	21
2.1.2. Δομές και αναπτυξιακά στάδια	22
2.2. ΕΚΤΟΜΥΚΟΡΡΙΖΕΣ.....	30
2.2.1. Δομές και αναπτυξιακά στάδια	32
2.2.2. Υφές εδάφους.....	33
2.2.3. Επαφή ρίζας και πολλαπλασιασμός υφών	33
2.2.4. Το Hartig δίκτυο.....	34

ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΤΡΙΤΟ **ΡΥΘΜΙΣΗ ΤΗΣ ΣΥΜΒΙΩΣΗΣ**

3.1. ΡΥΘΜΙΣΗ ΤΗΣ ΣΥΜΒΙΩΣΗΣ	37
3.1.1. Ρύθμιση της μόλυνσης των φυτών ξενιστών	39
3.1.2. Ρύθμιση από τα χημικά ερεθίσματα	40
3.1.3. Ρύθμιση από τις χημικές ουσίες άμυνας	40
3.1.4. Ρύθμιση από τον έλεγχο της μεταφοράς υδατανθράκων	41
3.2. Η ΣΥΜΒΙΩΤΙΚΗ ΚΑΤΑΣΤΑΣΗ	42
3.2.1. Φάσεις προ-μόλυνσης	43
3.2.2. Αποίκιση των ιστών ξενιστών	43
3.2.3. Αποίκιση από τους κυστο-δενδροειδείς μύκητες	44
3.3. ΑΝΑΛΥΣΗ ΤΗΣ ΑΠΑΝΤΗΣΗΣ ΤΩΝ ΦΥΤΩΝ ΞΕΝΙΣΤΩΝ	46

ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΤΕΤΑΡΤΟ **ΦΥΣΙΟΛΟΓΙΑ ΤΩΝ ΜΥΚΟΡΡΙΖΙΚΩΝ ΜΥΚΗΛΙΩΝ**

4.1. ΚΟΙΝΑ ΧΑΡΑΚΤΗΡΙΣΤΙΚΑ ΤΩΝ ΜΥΚΟΡΡΙΖΙΚΩΝ ΜΥΚΗΤΩΝ.....	50
4.2. ΜΕΤΑΒΟΛΙΣΜΟΣ ΤΟΥ ΑΝΘΡΑΚΑ	50
4.2.1. Μεταφορά του άνθρακα στο ενδομυκορριζικό μυκήλιο	50
4.2.2. Αποθήκευση λιπιδίων και μετακίνηση στις δενδροειδείς μυκορριζες	52
4.3. ΧΡΗΣΙΜΟΠΟΙΗΣΗ & ΜΕΤΑΦΟΡΑ ΑΖΩΤΟΥ ΣΤΙΣ ΕΚΤΟΜΥΚΟΡΡΙΖΕΣ	53
4.3.1. Χρησιμοποίηση αζώτου	53
4.3.2. Μεταφορά του αζώτου στον ξενιστή	53
4.4. ΜΕΤΑΦΟΡΑ ΤΩΝ ΘΡΕΠΤΙΚΩΝ ΣΤΙΣ ΑΛΛΕΣ ΜΥΚΟΡΡΙΖΕΣ	54
4.5. ΜΥΚΗΤΙΑΚΕΣ ΔΙΑΔΙΚΑΣΙΕΣ ΣΕ ΜΙΑ ΛΕΙΤΟΥΡΓΙΚΗ ΜΥΚΟΡΡΙΖΑ	54
4.5.1. Θρεπτική απόκτηση	54
4.5.2. Λήψη και αφομοίωση	55
4.5.3. Δυνατότητα διακίνησης	55

4.5.4. Μεταφορά	56
4.6. ΣΧΕΣΕΙΣ ΥΔΑΤΟΣ ΦΥΤΩΝ	56
4.6.1. Υγρή μεταφορά ύδατος	56
4.6.2. Αντίσταση στο στρες νερού	57
4.7. ΜΥΚΟΡΡΙΖΕΣ ΚΑΙ ΔΟΜΗ ΕΔΑΦΟΥΣ	57
4.8. Ο ΡΟΛΟΣ ΤΗΣ ΚΥΣΤΟ-ΔΕΝΔΡΟΕΙΔΟΥΣ ΜΥΚΟΡΡΙΖΑΣ ΣΤΙΣ ΚΟΙΝΟΤΗ- ΤΕΣ ΤΩΝ ΦΥΤΩΝ	59
4.9. Η ΚΑΤΑΝΟΗΣΗ ΤΩΝ ΜΥΚΟΡΡΙΖΙΚΩΝ ΣΥΜΒΙΩΣΕΩΝ ΜΕ ΤΗΝ ΧΡΗΣΗ ΤΗΣ ΜΟΡΙΑΚΗΣ ΒΙΟΛΟΓΙΑΣ	60
4.9.1. Γονίδια και η έκφρασή τους	62
4.9.2. Γονιδιωματική	65
4.9.3. Γενετική παραλλαγή	65
ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ	66
ΠΕΡΙΛΗΨΗ	66
ΕΥΡΕΤΗΡΙΟ	68
ΠΙΝΑΚΑΣ ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΩΝ ΕΙΚΟΝΩΝ	71
ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ	73

Εισαγωγή

Η παρούσα πτυχιακή εργασία έχει σαν θέμα την συμβιωτική σχέση που αναπτύσσεται στο ριζικό σύστημα των φυτών με ορισμένα μέλη του Βασιλείου των μυκήτων (Βασιδιομύκητες, Ασκομύκητες και Ζυγομύκητες). Αυτή η συμβιωτική στη σχετική βιβλιογραφία αναφέρεται με τον όρο μυκόρριζα. Στη φύση αρκετοί οργανισμοί αναπτύσσουν συμβιωτική σχέση με σκοπό να κερδίσει ο ένας από τον άλλον, κάποιο όφελος, που θα το δώσει ένα πρόσθετο πλεονέκτημα στον αγώνα για επιβίωση. Οι μυκόρριζες συνυπάρχουν με τις ρίζες πολλών φυτών. Αν και είναι αποκλειστικά συμβιωτικοί μικροοργανισμοί δεν είναι ωστόσο αυστηρά εξειδικευμένοι. Έτσι ένα είδος μυκορριζικού μύκητα μπορεί να βρεθεί σε πολλά διαφορετικά είδη φυτών του ίδιου οικοσυστήματος. Από την άλλη όμως πλευρά μπορεί άτομα του ίδιου φυτικού είδους να είναι αποικισμένα με διαφορετικό είδος μυκόρριζας, οι μυκόρριζες βοηθούν τα φυτά να προσλάβουν ανόργανα θρεπτικά στοιχεία κυρίως φώσφορο, από εδάφη χαμηλής γονιμότητας που περιέχουν το στοιχείο αυτό σε δυσδιάλυτη μορφή και ο οποίος δεν μπορεί να προσληφθεί από φυτά που δεν φέρουν μυκόρριζες (Καραγιαννίδης και Μπλαδενοπούλου 1997).

Οι μυκορριζικοί μύκητες προτιμούν μετρίως ελαφρά έως ελαφρά, καλά αεριζόμενα και στραγγιζόμενα εδάφη. Η ιδανική θερμοκρασία για την ανάπτυξη και εξέλιξη τους είναι 20-30 °C . Το pH ασκεί ισχυρή επιρροή στη δράση των μυκορριζικών μυκήτων. Αλλάζοντας το pH (π.χ. ασβέστωση), αλλάζει και η δραστηριότητα τους. Από την άλλη μεριά υπάρχουν είδη μυκορριζικών μυκήτων που προτιμούν όξινο περιβάλλον, όπως *Acaulospora laevis* και *Gigaspora calospora* και και άλλα προτιμούν ουδέτερο αλκαλικόπεριβάλλον, όπως είναι αυτά που ανήκουν στο γένος *Glomus* (Καραγιαννίδης και Μπλαδενοπούλου 1997). Το $CaCO_3$ επηρεάζει έμμεσα την δράση των μυκορριζικών μυκήτων, λόγω της αύξησης του pH του εδάφους. Η αλατότητα του εδάφους μειώνει γενικά την ευνοϊκή επίδραση που έχουν οι μυκόρριζες στην ανάπτυξη των φυτών, με την διαφορά ότι η μείωση της ανάπτυξης των μυκορριζοφόρων φυτών δεν είναι τόσο δραστική όσο στα φυτά που δεν φέρουν μυκόρριζες. Η οργανική ουσία επιδρά έμμεσα μέσω της βελτίωσης της δομής του εδάφους (Καραγιαννίδης και Μπλαδενοπούλου 1997).

Η εργασία αυτή χωρίζεται σε τέσσερα κεφάλαια.

Στο πρώτο κεφάλαιο γίνεται μια εισαγωγή στη συμβιωτική σχέση φυτών-μυκόρριζας, μια σύντομη αναφορά στην μορφολογία των μυκήτων και της ρίζας των φυτών και παρουσιάζονται τα είδη των μυκορριζικών μυκήτων. Το δεύτερο κεφάλαιο είναι αφιερωμένο στους

δύο πιο διαδεδομένους τύπους μυκόρριζας και παρουσιάζονται οι κυριότερες δομές τους. Στο τρίτο κεφάλαιο περιγράφεται ο τρόπος με τον οποίο καθιερώνεται η συμβιωτική κατάσταση μεταξύ φυτών-μυκήτων. Τέλος στο τέταρτο κεφάλαιο παρουσιάζονται μερικές από τις κυριότερες λειτουργίες των μυκορριζικών μυκήτων.



**ΑΝΑΣΚΟΠΗΣΗ
ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑΣ**

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 1^ο

Η ΣΥΜΒΙΩΤΙΚΗ ΣΧΕΣΗ ΦΥΤΩΝ-ΜΥΚΟΡΡΙΖΑΣ

1.1. Γενικά περί συμβιωτικών σχέσεων

Με εξαίρεση κάποιους οργανισμούς, κανένας από τους κατοίκους της γης δεν επιβιώνει από μόνος του στη φύση. Αντίθετα η μεγάλη πλειοψηφία περιβάλλεται ή ακόμα και μολύνεται από άλλες μορφές ζωής. Στην μεγάλη διάρκεια του εξελικτικού χρόνου, αυτοί οι γείτονες επηρεάζουν ο ένας τον άλλον με πολλούς τρόπους. Το αποτέλεσμα είναι η **συνεξέλιξη**, δηλαδή η πορεία κατά την οποία οι αλλαγές σ' ένα είδος προκαλούν αλλαγές σ' ένα άλλο. Η **αλληλεπιδράσεις** λοιπόν μεταξύ διαφόρων οργανισμών στην φύση είναι ένα πολύ συνηθισμένο φαινόμενο. Δημιουργούν διάφορους συσχετισμούς με μέλη του ίδιου ή διαφορετικού γένους.

Οι συσχετισμοί μεταξύ των ειδών του ίδιου γένους ονομάζονται **ενδογενείς συσχετισμοί**, ενώ οι συσχετισμοί μεταξύ οργανισμών από διαφορετικά είδη ονομάζονται **εξωγενείς συσχετισμοί**. Αυτές οι αλληλεπιδράσεις μεταξύ των ειδών μπορεί να είναι θετικές, αρνητικές, ουδέτερες, ή συνδυασμός αυτών, ανάλογα με το αν κάποιος από τους οργανισμούς ωφελείται περισσότερο, λιγότερο ή καθόλου. Έτσι οι αλληλεπιδράσεις διακρίνονται σε α) **θετικές- αρνητικές**, όταν η μια πλευρά κερδίζει και η άλλη χάνει. Τέτοιες αλληλεπιδράσεις αφθονούν στο ζωικό βασίλειο και σε αυτές ανήκουν η θήρευση και ο **παρασιτισμός**. (β) **Θετικές-θετικές** γνωστές και ως **αμοιβαιότητες**, όταν και οι δύο οργανισμοί εκμεταλλεύονται ο ένας τον άλλον με αμοιβαίο όφελος. Η σχέση στην οποία ο ένας οργανισμός επωφελείται και ο άλλος δεν επηρεάζεται καθόλου καλείται **ομοσιτισμός**. (γ) **Αρνητικές-αρνητικές** όταν δύο οργανισμοί ανταγωνίζονται για τους ίδιους πόρους και (δ) **ουδέτερες** όπου δεν επωφελείται κανένας οργανισμός.



Εικόνα 1. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αμοιβαιότητας ή αλληλεπίδραση μεταξύ μιας μέλισσας και ενός φυτού.

Οι αμοιβαιότητες μπορεί να συμβούν τυχαία, αλλά η αλληλεπίδραση των συμπεριφορικών και δομικών προσαρμογών που εμφανίζονται στους “**συνεταίρους**” σίγουρα δεν είναι τυχαία. Είναι αποτέλεσμα της συνεξέλιξης των χαρακτηριστικών, μια διαδικασία που χρησιμεύει στη σταθεροποίηση της συνεργασίας και την ενδυνάμωση των ωφελειών και των δύο συνεργατών. Σε ορισμένες περιπτώσεις, οι συνεργάτες ενοποιούνται τόσο καλά, ώστε συμπεριφέρονται σαν ένας οργανισμός. Χωρίς αυτές τις αλληλεπιδράσεις τα εννέα δέκατα των σημερινών ειδών δε θα υπήρχαν (Burnie 2002).

Οι μακροπρόθεσμοι εξωγενείς συσχετισμοί, ανεξάρτητα από τις επιπτώσεις τους, ονομάζονται **συμβιώσεις**. Οι συμβιωτικοί συσχετισμοί είναι συχνά πολύπλοκοι και εξειδικευμένοι και προσφέρουν κάποια πλεονεκτήματα τουλάχιστον για τον έναν από τους δύο συμμετέχοντες.

Αυτά τα πλεονεκτήματα μπορεί να είναι:

- ✓ καταφύγιο
- ✓ προστασία, (συμπεριλαμβανομένου της ικανότητας απόκρισης έναντι των αρπακτικών)
- ✓ ζωτικός χώρος
- ✓ φυσική υποστήριξη
- ✓ παροχή σημαντικών θρεπτικών ουσιών
- ✓ μεταφορά

Μέσα από μία συμβιωτική σχέση επωφελούνται αμοιβαία και οι δύο οργανισμοί. Αντίθετα στην περίπτωση όπου ένας οργανισμός έχει εγκατασταθεί σε έναν άλλον και δεν του προσφέρει τίποτα, παρά μόνο τον εκμεταλλεύεται για να καλύψει τις θρεπτικές ή άλλες ανάγκες του με σκοπό την επιβίωση του, τότε δεν υπάρχει συμβίωση αλλά παρασιτισμός. Το **παράσιτο** είναι ο οργανισμός που επιβιώνει σε βάρος του άλλου οργανισμού, που ονομάζετε **ξενιστής** και συχνά ζει μέσα στο σώμα του ξενιστή. Το παράσιτο βλάπτει με κάποιον τρόπο την βιολογική ανάπτυξη του ξενιστή. Μερικά παράσιτα έχουν ένα είδος ξενιστή, άλλα πολλά έχουν δύο ή περισσότερους και ζουν με διαφορετικό τρόπο μέσα σε κάθε ξενιστή. Κατά τη διάρκεια της ζωής τους τα παράσιτα παράγουν πολύ μεγάλο αριθμό απογόνων. Αυτή η προσαρμογή είναι ζωτικής σημασίας ειδικά όταν οι πιθανότητες να βρεθεί νέος ξενιστής είναι λίγες. Μερικά παράσιτα σκοτώνουν τους ξενιστές τους, αλλά αυτή η κατάληξη δεν είναι συνηθισμένη. Αντίθετα το παράσιτο και ο ξενιστής συνηθίζουν ο ένας τον άλλον, και τα είδη των ξενιστών, αν και εξασθενούν, συνεχίζουν να επιβιώνουν.

Στα φυτά η ανάπτυξη συμβιωτικών σχέσεων με έναν άλλον οργανισμό (έντομο, βακτήριο, μύκητα) είναι κάτι το συνηθισμένο. Μάλιστα ορισμένοι επιστήμονες υποστηρίζουν ότι δύο από τα σημαντικότερα οργανίδια του φυτικού κυττάρου τα μιτοχόνδρια και οι χλωροπλάστες προήλθαν από ελεύθερα προκαρυωτικούς οργανισμούς που βρήκαν στέγη μέσα σε μεγαλύτερα ετερότροφα βακτήρια. Μια από τις πιο γνωστές συμβιώσεις που αναπτύσσουν τα φυτά είναι αυτή ανάμεσα σε φυτά του γένους *Fabaceae* (ψυχανθή φυτά) με

βακτήρια του γένους *Rhizobium* και *Bradyrhizobium* που συνήθως καλούνται **ριζόβια** ή **αζωτοβακτήρια**. Τα βακτήρια εισέρχονται και εγκαθίστανται στα ριζικά τριχίδια των ριζών των φυτών αυτών. Στα σημεία της ρίζας όπου είναι εγκατεστημένα τα βακτήρια σχηματίζονται **κονδυλώματα** γνωστά σαν **φυμάτια**. Σε αυτήν τη σχέση το φυτό εφοδιάζει το βακτήριο τόσο με ενέργεια (ενώσεις άνθρακα), όσο και με ένα εξαιρετικά ρυθμιζόμενο από πλευράς οξυγόνου περιβάλλον, κατάλληλο για την ανάπτυξη αλλά και τον πολλαπλασιασμό του. Το βακτήριο από την μεριά του τροφοδοτεί το φυτό με άζωτο που δεσμεύει από την ατμόσφαιρα (**αζωτοδέσμευση**) σε μορφή που να μπορεί να χρησιμοποιηθεί από το φυτό ώστε να παραχθούν αμινοξέα και πρωτεΐνη. Μια άλλη συμβιωτική σχέση είναι αυτή του περιδίουφουτου *Azola* που αναπτύσσεται στο νερό, και του κυανοβακτηρίου *Anabaena* που δεσμεύει άζωτο και ζει σε κοιλότητες των σύνθετων φύλλων του (Καραμπέτσος 1999).

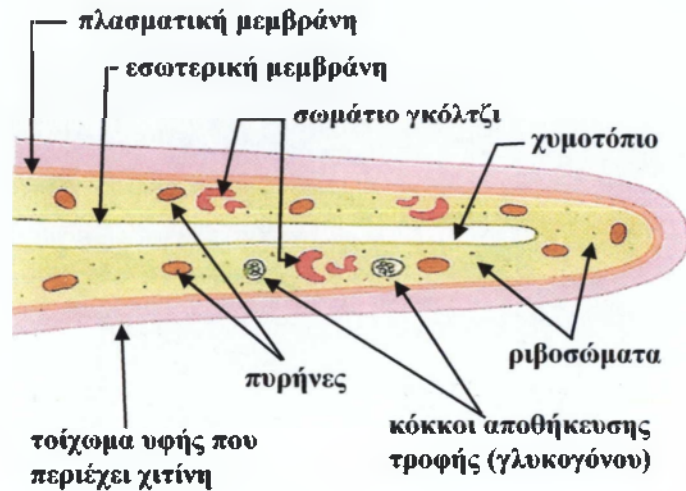
Τέλος μια σπουδαία συμβιωτική σχέση που αναπτύσσουν τα φυτά, είναι αυτή με ορισμένους μύκητες στην περιοχή τις ρίζας, μια κατάσταση γνωστή σαν **μυκητόρριζα** ή **μυκόρριζα**.

1.2. Μύκητες

Οι διάφορες μούχλες που αναπτύσσονται στα τρόφιμα καθώς επίσης και ταμανιτάρια που αναπτύσσονται στα λιβάδια και στα δάση, είναι χαρακτηριστικά είδη μυκήτων. Οι μύκητες θεωρούνται ως η δεύτερη πολυπληθέστερη μετά τα έντομα, ομάδα οργανισμών στη βίωση (Ζερβάκης 1998). Ο αριθμός των καταγεγραμμένων ειδών σε όλο τον κόσμο ξεπερνά τις 90.000 (Grand Larousse Τόμος .9^{ος}, 2001), ενώ συντηρητικοί υπολογισμοί εκτιμούν πως το συνολικό μέγεθος των υπαρχόντων ειδών ξεπερνά το 1,5 εκατομμύριο. Στην Ελλάδα έως σήμερα έχουν καταγραφεί περίπου 2.500 είδη μυκήτων, από τα οποία περισσότεροι από 900 ανήκουν στους μακρομύκητες - μύκητες με χαρακτηριστικές μακροσκοπικά ορατές σαρκώδεις καρποφορίες, ταμανιτάρια (Ζερβάκης 1998).

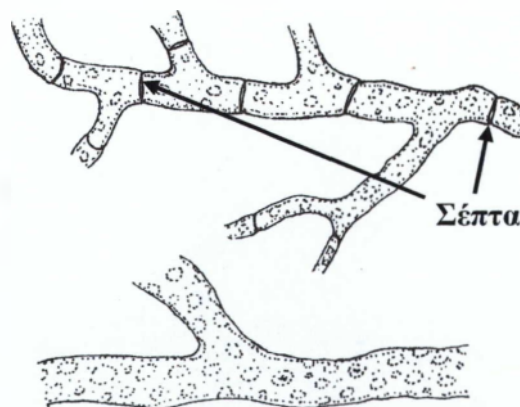
Οι μύκητες αποτελούν ένα άθροισμα ετερότροφων οργανισμών, διαθέτουν συμπαγή κυτταρικά τοιχώματα και στερούνται κίνησης (εκτός από ορισμένα είδη που διαθέτουν αναπαραγωγικά όργανα με δυνατότητα κίνησης). Το σώμα των μυκήτων, όπως και όλων των κατώτερων οργανισμών (φύκη, λειχήνες), δεν διαφοροποιείται σε ρίζες, βλαστούς, φύλλα κ.τλ. και λέγεται **Θαλλός** (Ηλιόπουλος 1999). Ο θαλλός αποτελείται από λεπτές νηματοειδείς σωληνώδεις δομές που καλούνται **υφές**. Οι υφές διακλαδίζονται προς όλες τις κατευθύνσεις συνήθως ακτινωτά, και δημιουργούν το βλαστικό σώμα ή αλλιώς **μυκήλιο** (Ζερβάκης, 1998).

Η διάμετρος των υφών ποικίλει από 1-100 μm (συνήθως 2-10 μm) (Ηλιόπουλος 1999). Οι υφές αποτελούνται συνήθως από διάφανη κυτταρικά τοιχώματα από **χιτίνη**, **κυτταρίνη** ή και από τα δυο και περικλείουν το **πρωτόπλασμα**. Το πρωτόπλασμα περιβάλλεται από την πρωτοπλασματική μεμβράνη που είναι λιποπρωτεϊνικής σύστασης (Ηλιόπουλος 1999). Μέσα στο



Εικόνα 2. Γενική δομή του άκρου μιας υφής

κυτταρόπλασμα υπάρχουν πυρήνες οι οποίοι περιβάλλονται από διπλή πυρηνική μεμβράνη, που συνδέεται με το **ενδοπλασματικό δίκτυο** πάνω στο οποίο υπάρχουν τα **ριβωσώματα** που είναι υπεύθυνα για την σύνθεση των πρωτεϊνών. Μέσα στο κυτταρόπλασμα υπάρχουν και άλλα οργανίδια. Οι υφές των περισσότερων μυκήτων χωρίζονται εσωτερικά σε κύτταρα με εγκάρσια διαφράγματα που λέγονται **σέπτα** (*septa*). Τα σέπτα έχουν στο μέσο τους μια οπή η οποία χρησιμεύει στο να επικοινωνούν τα κυτταροπλάσματα γειτονικών κυττάρων. Το μυκήλιο που φέρει σέπτα λέγεται **πολυκύτταρο** και είναι χαρακτηριστικό των αποκαλούμενων **ανώτερων** μυκήτων (Ασκομύκητες, Βασιδιομύκητες, Δευτερομύκητες). Αντίθετα το μυκήλιο που δεν έχει σέπτα ονομάζεται **κνυοκύτταρο** και χαρακτηρίζει μερικές ομάδες μυκήτων που καλούνται **κατώτεροι** μύκητες (Ωμομύκητες, Ζυγομύκητες κ.α.) (Ηλιόπουλος 1999).



Εικόνα 3. Σχηματική παράσταση μυκηλιακών υφών με σέπτα (πάνω) και χωρίς σέπτα (κάτω)

Οι υφές εκκρίνουν ένα περιβάλλον τοίχωμα που αποτελείται από διάφορους πολυσακχαρίτες **μυκητιακή χιτίνη, χιτανόζη, κυτταρίνη, β-γλυκάνες, γλυκογόνο, γαλακτοζαμίνη, πολυμερή λακτόζης** καθώς επίσης **πρωτεΐνες και λιπίδια** (Χριστίας 1999). Η χιτίνη φαίνεται να αποτελεί το κύριο συστατικό του κυτταρικού τοιχώματος. Η χημική σύσταση του οποίου διαφέρει για κάθε κατηγορία μυκήτων. Επίσης επηρεάζεται και από άλλους παράγοντες όπως από τη θρέψη, το pH και τη θερμοκρασία (Χριστίας 1999).

Το μυκήλιο των μυκήτων διαφοροποιείται σε ειδικές δομές μερικές από τις οποίες είναι:

Ριζόμορφα (rhizomorphs). Τα ριζόμορφα είναι νημάτια που σχηματίζονται από μυκηλιακές υφές. Τα νημάτια είναι πολύ συμπαγή και οι υφές δεν διακρίνονται εύκολα.

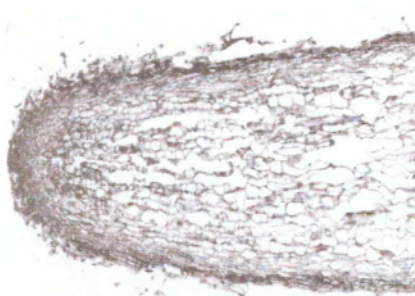
Απρεσσόρια (appressoria). Τα απρεσσόρια ή πλάκες συγκράτησης, είναι δισκοειδείς δομές και παράγονται συνήθως στις άκρες των υφών και έχουν σαν σκοπό να προσδέσουν την υφή σταθερά στην εφυμενίδα των φύλλων.

Σωλήνες Μόλυνσης (infection pegs). Είναι υφές που αναπτύσσονται από το κέντρο της πλάκας πρόσδεσης, τρυπούν το κυτταρικό τοίχωμα των φυτικών κυττάρων, ή τον εξωσκελετό των εντόμων και εισέρχονται στο κυτταρόπλασμα.

Μυζητήρες (haustoria). Όταν ο σωλήνας μόλυνσης φτάσει κυτταρόπλασμα αρχίζει και διογκώνεται και σχηματίζει μια δομή γνωστή σαν μυζητήρα. Οι μυζητήρες έχουν διάφορα σχήματα από τα οποία τα πιο χαρακτηριστικά είναι: τα σφαιροειδή, ροπαλοειδή και **δενδροειδή (arbuscular)**. Η ανάπτυξη των μυζητήρων μέσα στο κύτταρο των ξενιστών έχει σαν στόχο να αυξήσει την επιφάνεια πρόσληψης θρεπτικών συστατικών.

Στολόνια. Είναι εναέριες οριζόντιες υφές, που συνδέουν δυο ριζόμορφα.

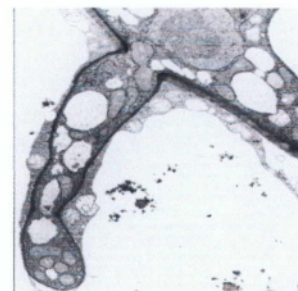
Αναστομώσεις. Είναι γεφυρώσεις των κορυφών δυο υφών, τα τοιχώματα των οποίων διαλύονται στο σημείο επαφής και επέρχεται επικοινωνία μεταξύ του πρωτοπλάσματος τους.



Εικόνα 4. Φωτονιογραφία επιμήκουσ τομής ριζόμορφου



Εικόνα 5. Απρεσσόριο του *Alternaria alternata*



Εικόνα 6. Μυζητήρας του *Phytophthora infestans*

Σε αρκετούς μύκητες το μυκήλιο οργανώνεται σε ειδικές δομές που θυμίζουν ιστούς. Όλα τα είδη ιστών που σχηματίζονται από το μυκήλιο ονομάζονται *πλεκτέγχυμα*. Το πλεκτέγχυμα διακρίνεται σε α) στο *προσέγχυμα* και β) στο *ψευδοπαρέγχυμα* (Χριστίας 1999).

Η μονογονική και αμφιγονική αναπαραγωγή περιλαμβάνουν την παραγωγή καρποφοριών που φέρουν *σπόρια*. Ένα σπόριο συνήθως αποτελείται από έναν ή περισσότερους πυρήνες, που περιβάλλονται από κυτταρόπλασμα και καλύπτονται από ένα λεπτό τοίχωμα. Οι μύκητες δεν μπορούν να διαφοροποιηθούν φυλετικά καθώς τα μυκήλια τους δεν έχουν ορατές φυλετικές διαφορές και «οι γαμέτες» που παράγουν δεν είναι σπέρματα και ωάρια αλλά απλοί γονικοί πυρήνες. Οι μύκητες ταξινομούνται σε τέσσερα φύλα με βάση κυρίως τη μέθοδο της αναπαραγωγής τους. Έτσι διακρίνονται τα εξής φύλλα:

Ζυγομύκητες: Μύκητες με κοινοκυτταρικές υφές, μονογονικής και αμφιγονικής αναπαραγωγής.

Ασκομύκητες: Μύκητες με πολυκυτταρικές υφές, μονογονικής και αμφιγονικής αναπαραγωγής.

Βασιδιομύκητες: Μύκητες με πολυκυτταρικές υφές, που αναπαράγονται κυρίως αμφιγονικά, με το σχηματισμό βασιδίων που φέρουν βασιδιοσπόρια.

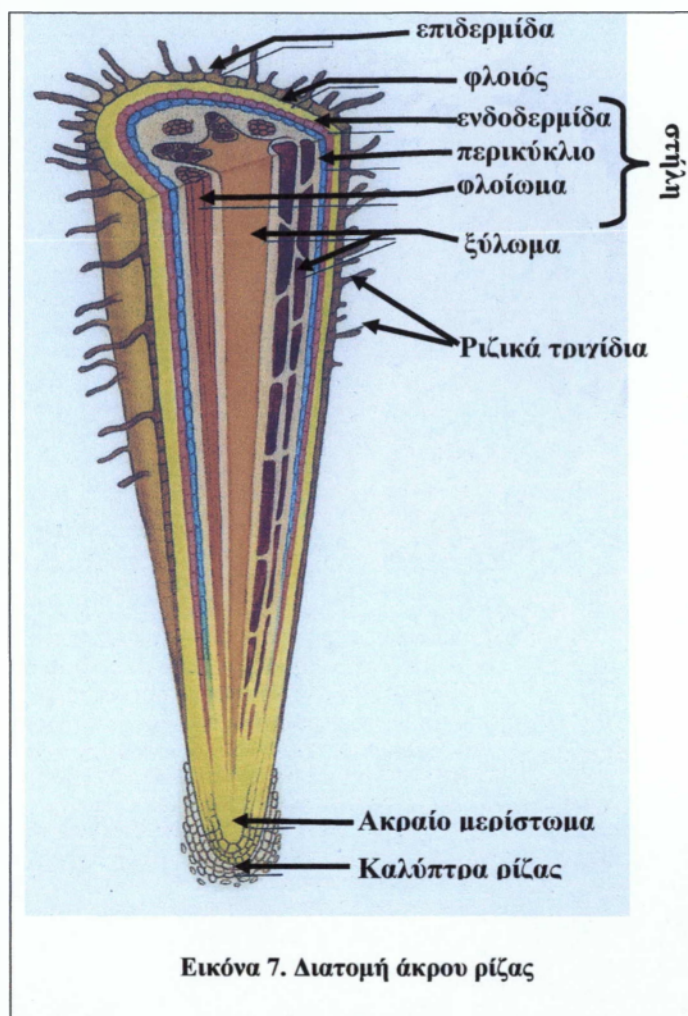
Δευτερομύκητες: Ατελείς μύκητες με πολυκυτταρικές υφές, στους οποίους η αμφιγονική αναπαραγωγή είναι άγνωστη.

Οι άριστες θερμοκρασίες ανάπτυξης για τους περισσότερους μύκητες κυμαίνονται μεταξύ 25°C και 30°C. Οι περισσότεροι μύκητες ευνοούνται από ελαφρά όξινο pH αλλά γενικά προτιμούν επίπεδα τιμών 4-7. Με βάση τις τροφικές τους απαιτήσεις και τις οικολογικές τους προσαρμογές, οι μύκητες χωρίζονται σε: α) *σαπροφυτικούς*, β) *βιοτροφικούς* ή *παρασιτικούς* και γ) στους *συμβιωτικούς* (Ζερβάκης 1998).

1.3. Ρίζα

Η ρίζα είναι το θεμελιώδες βλαστικό όργανο των τραχεοφύτων, ιδιαίτερα αναπτυγμένο στα σπερματοφύτα (αγγειόσπερμα, γυμνόσπερμα). Η κυριότερη λειτουργία της είναι να στηρίζει σταθερά το φυτό στο έδαφος και να απορροφά νερό και μεταλλικά άλατα από το έδαφος. Άλλες δυο λειτουργίες της ρίζας είναι η αποταμίευση οργανικών ουσιών και η αγωγή του νερού και των αλάτων που απορροφώνται από το έδαφος (Καραμπέτσος 1996).

Σε μια τυπική ρίζα εξωτερικά, στην άκρη υπάρχει μια διαφοροποιημένη ζώνη η *καλύπτρα*. Πρόκειται για μία ομάδα κυττάρων που προστατεύουν το **ακραίο μερίστωμα** της αναπτυσσόμενης ρίζας από την τριβή με τα σωματίδια του εδάφους και την επίθεση από επιβλαβείς οργανισμούς. Τέλος, βοηθούν την αναπτυσσόμενη ρίζα στην διείσδυση της στο έδαφος. Η καλύπτρα αποτελείται από ζωντανά παρεγχυματικά κύτταρα με περιορισμένη διάρκεια ζωής (συνήθως από 4 έως 9 ημέρες), τα οποία ανανεώνονται συνεχώς από το *προμερίστωμα* του *αρχέφυτρου*. Η μεριστωματική περιοχή διακρίνεται σε τρεις ζώνες α) στο *πρωτόδερμα*, β) στο *θεμελιώδες μερίστωμα* και γ) το *προκάμβιο*. Το



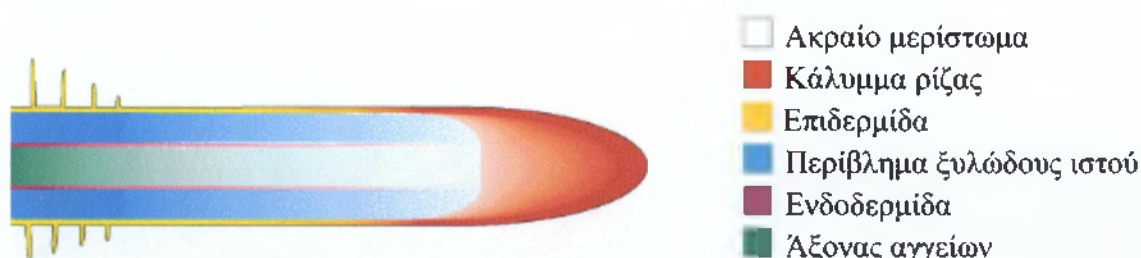
Εικόνα 7. Διατομή άκρου ρίζας

ακραίο μερίστωμα αποτελείται από μια περιοχή που είναι γνωστή ως *ανενεργός περιοχή*. Στη συνέχεια ακολουθούν η *ζώνη κυτταρικής διαίρεσης*, η *ζώνη επιμήκυνσης* και τέλος η *ζώνη ωρίμανσης*.

Τα κύτταρα που αποθέτονται με τη δραστηριότητα του ακραίου μεριστώματος αποτελούν την πρωτογενή ανάπτυξη. Η εξωτερική στοιβάδα των κυττάρων αυτών αποτελεί την *επιδερμίδα*. Πολλές ρίζες γυμνοσπέρμων άλλα και πολλών αγγειόσπερμων, ιδιαίτερα μονοκότυλων, σχηματίζουν ένα ειδικό τύπο υποδερμικό ιστό, την *εξωδερμίδα*, η οποία αντιπροσωπεύει ένα μονοκυτταρικό ή σπανιότερα πολυκυτταρικό στρώμα, κάτω ακριβώς από την επιδερμίδα. Κάποια από τα επιδερμικά κύτταρα στη ζώνη της διαφοροποίησης αναπτύσσουν κάποιες λεπτές τρίχες, που καλούνται *ριζικά τριγύδια*. Κάτω από την επιδερμίδα υπάρχει ένα παχύ στρώμα από παρεγχυματικά κύτταρα, ο *φλοιός*. Η εσωτερική περιμετρος του φλοιού είναι συνδεδεμένη με μια στοιβάδα κυττάρων που είναι γνωστή ως *ενδοδερμίδα* και χαρακτηρίζεται από την παρουσία της *ταινίας του Caspary*. Οι πρωτοπλάστες των ενδοδερμικών κυττάρων προσκολλώνται σταθερά σε αυτήν την ταινία. Επειδή η ενδοδερμίδα αποτελεί ένα συνεχή κολεό και η ταινία Caspary είναι αδιαπέραστη στο νερό,

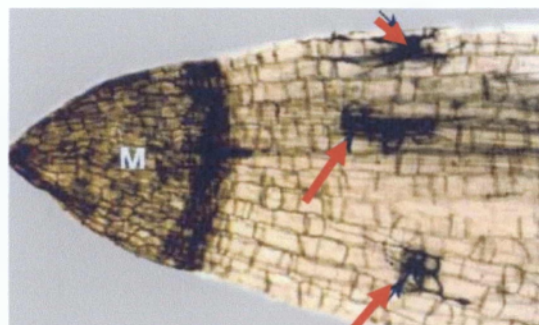
όλες οι ουσίες που εισέρχονται ή εξέρχονται από τον κεντρικό κύλινδρο πρέπει να εισέλθουν στον πρωτοπλάστη των ενδοδερμικών κυττάρων. Αυτό γίνεται είτε διασχίζοντας την πλασματική μεμβράνη, είτε μέσω των πολυάριθμων πλασμοδεσμάτων που ενώνουν τους πρωτοπλάστες των γειτονικών κυττάρων του πρωτογενούς φλοιού και του κεντρικού κυλίνδρου. Ακριβώς μέσα στην ενδοδερμίδα υπάρχει μια ακόμα στοιβάδα κυττάρων που αποτελούν το **περικύκλιο**.

Κατά την έναρξη της δευτερογενούς αύξησης οι προκαμβιακές ζώνες, καθώς και τα κύτταρα του περικυκλίου που βρίσκονται έξω από το πρωτοξύλωμα μετατρέπονται σε **κάμβιο**. Έτσι δημιουργείται ένας **καμβιώδης δακτύλιος** (Καραμπέτσος 1996). Στην συνέχεια ο δακτύλιος αυτός δραστηριοποιείται και παράγει το **ξύλωμα** προς τα εσωτερικά και το **φλοιώμα** προς τα εξωτερικά. Η ενδοδερμίδα και το περικύκλιο αποτελούν το όριο ενός κυλινδρικού πυρήνα αγγειακού ιστού, τη **στήλη**, που περικλείει το ξύλωμα και το φλοιώμα.



Εικόνα 8. Επιμήκης διατομή ρίζας

Το σύνολο των ριζών αποτελεί το **ριζικό σύστημα**. Στα φυτά διακρίνονται 2 τύποι ριζικών συστημάτων α) το **πασσαλώδες ριζικό σύστημα** και β) το **θυσσανώδες ριζικό σύστημα**. Στο πασσαλώδες ριζικό σύστημα υπάρχει μια κύρια πασσαλώδες ρίζα που κατευθύνεται προς τα κάτω και από την οποία διακλαδίζονται οι μικρότερες και λεπτότερες ρίζες. Στο θυσσανώδες ριζικό σύστημα όλες οι ρίζες είναι λεπτές και ισοδύναμες με πολλές διακλαδώσεις. Ο τύπος του ριζικού συστήματος επηρεάζει την ικανότητα του φυτού να ανταποκριθεί θετικά σε μια μόλυνση από τους μυκορριζικούς μύκητες. Φυτά με ριζικό σύστημα το οποίο δεν αναπτύσσεται σε βάθος «εξαρτώνται» περισσότερο από τις μυκόρριζες που τα βοηθούν να εκμεταλλευτούν μεγαλύτερο όγκο εδάφους για την πρόσληψη θρεπτικών ουσιών. Αντίθετα φυτά με ριζικό σύστημα το



Εικόνα 9. Ακρη ρίζας του φυτού *Smilacina racemosa* μολυσμένης με μυκόρριζα. Διακρίνεται η καλύπτρα (M) και οι μυκορριζικές υφές (βέλη).

οποίο αναπτύσσεται σε βάθος «εξαρτώνται» λιγότερο από τις μυκόρριζες.

1.4. Συμβίωση φυτών-μυκόρριζας

Η συμβίωση φυτών - μυκήτων φαίνεται πως αναπτύχθηκε πολύ σύντομα αφότου τα φυτά κινήθηκαν από την θάλασσα επάνω στο έδαφος. Απολιθώματα μικροσκοπικών σπορίων και νημάτων σε ιζήματα που ανακαλύφθηκαν πρόσφατα, ηλικίας από 460 έως 455 εκατομμύρια έτη (Εικόνα 10), θεωρούν την εμφάνιση των μυκήτων την ίδια εποχή που τα φυτά εισέβαλαν στο έδαφος. Ο όρος μυκόρριζα, που σημαίνει μύκητας-ρίζα, επινοήθηκε από τον Frank το 1885 (Brundrett 2004) ο οποίος ήταν αρκετά σίγουρος ότι αυτές οι συμβιώσεις ωφελούσαν την διατροφή



Εικόνα 10. Μυκητιακό σπόριο με συνημμένη υφή, σε απολιθώμα ηλικίας 460 εκατομμυρίων ετών. (Πηγή: <http://www.berkeley.edu>)

τόσο των μυκήτων όσο και των φυτών. Στη μυκορριζική βιβλιογραφία, ο όρος συμβίωση χρησιμοποιείται συχνά για να περιγράψει αυτές τις ιδιαίτερα αλληλοεξαρτώμενες σχέσεις αμοιβαιότητας όπου φυτά ξενιστές λαμβάνουν τις ορυκτές θρεπτικές ουσίες ενώ ο μύκητας λαμβάνει τις φωτοσυνθετικά παραγόμενες ενώσεις άνθρακα. Ενώ πιο πρόσφατος ορισμός θεωρεί ως μυκόρριζες τις ενώσεις μεταξύ των μυκητιακών υφών και των ριζών των ανωτέρων φυτών που συμβάλλουν στην απορρόφηση θρεπτικών ουσιών από το έδαφος (Brundrett 2004). Σύμφωνα με τον Brundrett: *Μυκόρριζα είναι μια συμβιωτική ένωση ουσιαστική για τον έναν ή και τους δυο συνεργάτες (μύκητα και ρίζα) η οποία είναι πρώτιστα αρμόδια για την μεταφορά θρεπτικών ουσιών.* Οποιαδήποτε φυτά περιέχουν έστω και ένα είδος μύκητα μπορούν να θεωρηθούν ως *ξενιστές*, ανεξάρτητα από το εάν η συμβίωση είναι ευεργετική ή όχι. Οι περισσότερες οικογένειες φυτών, που περιλαμβάνουν όλα τα δέντρα, τα χόρτα και τους θάμνους στηρίζονται σε αυτούς τους συσχετισμούς με τους μύκητες για την επιβίωσή τους.

Σχεδόν όλα τα σημαντικά είδη φυτών των οικοσυστημάτων των τροπικών κύκλων έχουν αναπτύξει συμβιωτική σχέση με ένα είδος μυκόρριζας. Οι βιβλιογραφικές έρευνες αναφέρουν ότι το 85% με 90% των τροπικών φυτικών ειδών δηλαδή περίπου 231.000 είδη αγγειόσπερμων, συμβιώνουν με μυκόρριζες και ότι η μόλυνση του κυστο-

δεντροειδούς τύπου είναι αυτή που κυριαρχεί, εμφανιζόμενη στο 70% περίπου όλων των ειδών (Trappé 1987). Αυτό δείχνει ότι οι μύκητες αυτοί αντιμετωπίζουν με σχετική ευκολία τους παραγόμενους μεταβολίτες συστατικών στοιχείων των φυτών που τους βοηθούν να προλάβουν τις μυκητιακές μολύνσεις. Σε αυτά τα είδη περιλαμβάνονται φυτά των τροπικών περιοχών που καλλιεργούνται και δίνουν σημαντικά τρόφιμα, (καφές, βαμβάκι, αραβόσιτος, εσπεριδοειδή, ελιά), πολλά από τα οποία ανταποκρίνονται ιδιαίτερα θετικά στη μόλυνση, τουλάχιστον κάτω από πειραματικές συνθήκες.

Στη συντριπτική τους πλειοψηφία τα φυτικά είδη που αναπτύσσουν συμβιωτική σχέση με μυκόρριζες, οι μυκητιακοί συνεταιίροι τους καταλαμβάνουν εκείνα τα ακραία μέρη των ριζών που εμπλέκονται στην απορρόφηση των θρεπτικών ουσιών από το εδαφικό διάλυμα. Οποιαδήποτε εκτίμηση της αύξησης των φυτών, της αύξησης της παραγωγής ή της λειτουργίας του οικοσυστήματος στους τροπικούς κύκλους πρέπει επομένως να περιλάβει μια ανάλυση της μυκορριζικής βιολογίας για να είναι πλήρης. Η κατανόηση των διαδικασιών της θρεπτικής σύλληψης των ουσιών, της μεταφοράς και της αφομοίωσης δεν μπορούν να επιτευχθούν χωρίς την γνώση του ρόλου των μυκητιακών συνεργατών με τους οποίους τα περισσότερα φυτά συνεξελέχθησαν και επάνω στα οποία πολλά είναι εξαρτημένης φύσης.

Η εξάπλωση των μυκόρριζων είναι εκτεταμένη στην φύση έτσι ώστε η ύπαρξη τους στα διάφορα γεωργικά οικοσυστήματα να θεωρείται αναμενόμενη. Αντίθετα η απουσία τους από το έδαφος δεν θεωρείται φυσιολογική και αυτό συχνά οφείλεται στην εφαρμογή συνηθισμένων αγρονομικών πρακτικών όπως :

- απολύμανση του εδάφους.
- υπερβολική χορήγηση λιπασμάτων.
- υπερβολική χρήση φυτοφαρμάκων.
- η παραγωγή των φυταρίων να έχει γίνει σε τεχνητά υποστρώματα (στα καλλιεργούμενα φυτά).

Ο μύκητας ενισχύει την ικανότητα του φυτού να αντλήσει νερό και θρεπτικές ουσίες από το έδαφος (κυρίως από τα βαθύτερα στρώματα), δίνοντας του έτσι ένα πλεονέκτημα έναντι των άλλων μη μυκορριζικών ανταγωνιστών του. Η συμβίωση μπορεί επίσης να αυξήσει τη θρεπτική ικανότητα των φυτών ξενιστών (ιδιαίτερα του φωσφόρου) και μπορεί με

αυτόν τον τρόπο να αυξήσει την ικανότητα επιβίωσης και ανάπτυξης τους. Ένα από τα καλύτερα επιχειρήματα που υποστηρίζουν την ιδέα ότι οι μυκόρριζες μπορούν να αυξήσουν τη λήψη φωσφόρου είναι ότι οι μη-μυκοτροφοί οργανισμοί εμφανίζονται να εξελίσσουν εναλλακτικά μέσα για να αποκτήσουν το φώσφορο. Τα μέσα αυτά περιλαμβάνουν έναν υψηλό βαθμό ανάπτυξης τριχοειδών ρίζας, την παραγωγή των πρωτογενών ριζών και συνοδευτικών οξέων, οξίνες της ριζόσφαιρας και υψηλή δραστηριοποίηση των φωσφατάσεων της ριζόσφαιρας. Το "όφελος" των φυτών-ξενιστών, εντούτοις, δεν είναι απαραίτητως ένα αναπόφευκτο αποτέλεσμα της μυκορριζικής μόλυνσης. Κατά συνέπεια, ενώ η συμβίωση θεωρείται γενικά ως αμοιβαιότητα, εκείνο το οποίο είναι βέβαιο είναι ότι η ικανότητα του μύκητα αυξάνεται ως συνέπεια της συμμετοχής στην ένωση.

Μέσα από την συμβιωτική σχέση τους φυτό και μύκητας αντλούν και οι δύο οφέλη, αν και το φυτό φαίνεται να αντλεί περισσότερα, γιατί :

1. αυξάνει η φυσιολογικά ενεργή επιφάνεια του ριζικού του συστήματος
2. προμηθεύεται νερό σε περιόδους ξηρασίας
3. προμηθεύεται ανόργανα άλατα
4. αποκτά ανθεκτικότητα στην ξηρασία
5. αποκτά ανθεκτικότητα σε ακραίες τιμές pH
6. αποκτά ανθεκτικότητα στις υψηλές θερμοκρασίες του εδάφους
7. προστατεύεται από προσβολές παθογόνων του ριζικού συστήματος
8. αλλάζουν οι ορμονικές σχέσεις σε τρόπο τέτοιο ώστε το ριζικό σύστημα να παραμένει ενεργό για πολύ μεγαλύτερο χρονικό διάστημα

Σε ανταπόδοση αυτών το φυτό προσφέρει στον μύκητα διαλυμένους υδατάνθρακες και ορισμένες βιταμίνες.

Σημαντικός είναι ο ρόλος της μυκόρριζας στην ενίσχυση της φυσικής άμυνας των φυτών ενάντια στους παθογόνους μικροοργανισμούς καθώς: (α) με την ενίσχυση της θρεπτικής κατάστασης των φυτών αυξάνεται η ανθεκτικότητά τους στους εδαφογενείς παθογόνους μικροοργανισμούς και στους νηματώδεις και (β) οι μυκόρριζες δρουν ανταγωνιστικά με τους αυτούς τους παθογόνους μικροοργανισμούς.

Η ανταγωνιστική τους ικανότητα οφείλεται:

1. στην υπερκατανάλωση των θρεπτικών στοιχείων που εκκρίνονται από τις ρίζες και επομένως στη στέρηση τροφής των παθογόνων μικροοργανισμών
2. στη μηχανική προστασία των ριζών από τους παθογόνους μικροοργανισμούς
3. στην παραγωγή αντιβιοτικών ουσιών

Θα πρέπει να σημειωθεί ότι η παρουσία μυκόρριζας δεν είναι πάντα προστατευτική για τα φυτά με τα οποία συμβιώνουν. Φαίνεται ότι η αποτελεσματικότητα της προστασίας εξαρτάται πολύ από το είδος του φυτού και του παθογόνου. Παραδείγματος χάριν, από σχετικές έρευνες έχει παρατηρηθεί ότι σε φυτά σόγιας με μυκόρριζες η προσβολή από το μύκητα *Phytophthora megasperma* (που προκαλεί σηψιριζιές), ήταν αρκετά σοβαρότερη σε σχέση με τα φυτά από όπου απουσίαζαν οι μυκόρριζες. Επίσης παρατηρήθηκε ότι η παρουσία μυκόρριζας μπορεί να ευνοήσει προσβολές βαμβακόφυτων από το *Verticillium dahliae* (προκαλεί αδρομύκωση σε πολλά είδη φυτών). Αυτό αποδίδεται στο γεγονός ότι η κυκλοφορία του νερού είναι εντονότερη στα φυτά με μυκόρριζες και αυτό διευκολύνει τη μετακίνηση των μικροκονιδίων του μύκητα εντός των αγγείων του φυτού (Ηλιόπουλος 2001).

Αξίζει εδώ να επισημανθεί το γεγονός ότι οι μυκόρριζες δεν ασκούν καμία προστατευτική δράση εναντίον ασθενειών του υπέργειου τμήματος των φυτών. Το αντίθετο μπορεί να συμβεί δηλ. μπορεί να μειωθεί η ανθεκτικότητα των φυτών σε ορισμένες ασθένειες του φυλλώματος. Τέτοιες συνέπειες από την συμβίωση με μυκόρριζα έχουν παρατηρηθεί σε προσβολές κριθαριού (*Hordeum vulgare*) από ελμινθοσπορίωση (*Helminthosporium sativum*) και ωίδιο (*Erysiphe graminis f. sp. barley*), φασολιών (*Phaseolus vulgaris*) από σκωρίαση (*Uromyces phaseoli*) και άνθρακα (*Colletotrichum lindemuthianum*), αγγουριού (*Cucumis sativus*) από ωίδιο (*Erysiphe cichoracearum*), μαρουλιού (*Lactuca sativa*) από βοτρυτή (*Botrytis cinerea*) και καπνού (*Nicotiana tabacum*) από μωσαϊκό (TMV) (Ηλιόπουλος 2001).

Το γεγονός ότι οι μυκόρριζες ενισχύουν τη ζωηρότητα των φυτών, έχει ως αποτέλεσμα φυτά με μυκόρριζες να γίνονται ανθεκτικότερα σε παθογόνα που προσβάλλουν αδύνατα φυτά (παράσιτα αδυναμίας), ενώ γίνονται πιο ευαίσθητα σε παθογόνα που ευνοούνται από τη ζωηρότητα των φυτών.

Η αξιολόγηση της λειτουργικής κατάστασης μιας μυκορριζικής μόλυνσης σε οποιαδήποτε κοινότητα φυτών περιλαμβάνει κανονικά μια σειρά παρατηρήσεων από τις οποίες μπορεί να απαιτηθούν όλες ή μερικές ανάλογα με τους στόχους της μελέτης.

Μια χαρακτηριστική σειρά παρατηρήσεων περιλαμβάνει:

1. χαρακτηρισμό του τύπου της μόλυνσης και ανάλυση του περιστατικού της μόλυνσης.
2. ποσοτικοποίηση του φαινομένου.
3. απομόνωση και προσδιορισμός των μυκήτων.
4. τεχνητό εμβολιασμό των φυτών δοκιμής και ανάλυση της μόλυνσης.
5. ανάλυση της αντίδρασης των ξενιστών, πρώτα υπό ελεγχόμενες και στη συνέχεια υπό φυσικές συνθήκες.

1.5. Είδη μυκόρριζας

Παρά το γεγονός ότι οι τύποι της μυκόρριζας είναι ταξινομημένοι σε μορφολογικές κατηγορίες που χρησιμοποιούν κριτήρια που σχεδιάζονται από τους ανθρώπους, αυτές οι κατηγορίες φαίνονται να έχουν και βιολογική σχετικότητα. Αυτό προκύπτει από το ότι είναι ιδιαίτερα συνεπείς μέσα στα φυτά και τις μυκητιακές καταγωγές και κάθε μια έχει χαρακτηριστικές φυσιολογικές ιδιότητες. Επτά ή περισσότεροι τύποι μυκόρριζας έχουν αναγνωριστεί, αν και μερικοί τύποι είναι αρκετά παρόμοιοι. Οι πρόωρες μορφολογικές ταξινομήσεις χώρισαν τα μυκόρριζες σε α) *Ενδομυκόρριζες*, β) *Εκτομυκόρριζες* και γ) στις *Εκτοενδομυκόρριζες*, χρησιμοποιούσαν δηλαδή για τη διάκριση που τη θέση των μυκήτων στις ρίζες. Τώρα αναγνωρίζεται ότι οι *Εριοκειδείς* και *Ορχεοειδείς* μυκόρριζες, είναι ανεξάρτητοι τύποι ενδομυκορριζικών ενώσεων με διαφορετικά ανατομικά χαρακτηριστικά γνωρίσματα και χωριστές καταγωγές ξενιστών και μυκήτων. Κατά συνέπεια, ο όρος ενδομυκόρριζα δεν είναι ο ορθότερος για αυτές, καθώς καλύπτει διάφορους φυλογενετικούς και λειτουργικά ανόμοιους τύπους ενώσεων (Brundrett 2004).

Ανάλογα με το είδος του φυτού και του μύκητα που συμβιεί υπάρχουν διάφοροι τύποι μυκόρριζας, που διαφέρουν μεταξύ τους τόσο μορφολογικά όσο και φυσιολογικά. Άλλα είδη μυκόρριζας αναπτύσσονται ως προστατευτικό κάλυμμα στο εξωτερικό μέρος της επιφάνειας των ριζών και εισδύουν ανάμεσα στα κύτταρα του φλοιού (*εκτομυκόρριζες*), ενώ άλλα είδη μυκήτων εισδύουν και εγκαθίστανται στα κύτταρα του φλοιώδους παρεγχύματος των ριζών (*ενδομυκόρριζες*). Αναλυτικότερα οι μυκόρριζες διακρίνονται σε τέσσερα είδη: α) Εξώτροφη, β) Ενδότροφη, γ) Εκτο-ενδότροφη και δ) Ακτινόρριζα (Χριστίας 1999)

1) Εξώτροφη μυκόρριζα ή εκτομυκόρριζα (ectomycorrhiza)

Σ' αυτό το είδος μυκόρριζας ο μύκητας ζει αποκλειστικά στην επιφάνεια των ριζικών τριχιδίων και ποτέ μέσα σ' αυτές, σχηματίζοντας ένα πλέγμα από υφές (μια υφική θήκη) γύρω από τα ριζικά τριχίδια. Πάνω από 5.000 είδη μυκήτων (κυρίως βασιδιομυκήτων) σχηματίζουν εξώτροφες μυκόρριζες, συνήθως με κωνοφόρα δέντρα, όπως πεύκα και έλατα

2) Μονοτροπικές, δενδροειδής

Οι μονοτροπικές και οι δενδροειδής μυκόρριζες έχουν θεωρηθεί παραδοσιακά χωριστά είδη από τις εκτομυκόρριζες, παρά τις πολλές ομοιότητές τους. Οι μύκητες που διαμορφώνουν αυτές τις ενώσεις είναι επίσης χαρακτηριστικά εκτομυκορριζικοί συνεταιίροι άλλων ξενιστών, έτσι τα μοναδικά χαρακτηριστικά γνωρίσματα αυτών των ενώσεων πρέπει να ελεγχθούν από τα φυτά ξενιστές τους (Brundrett 2004).

3) Ενδότροφη μυκόρριζα ή ενδομυκόρριζα (endomycorrhiza)

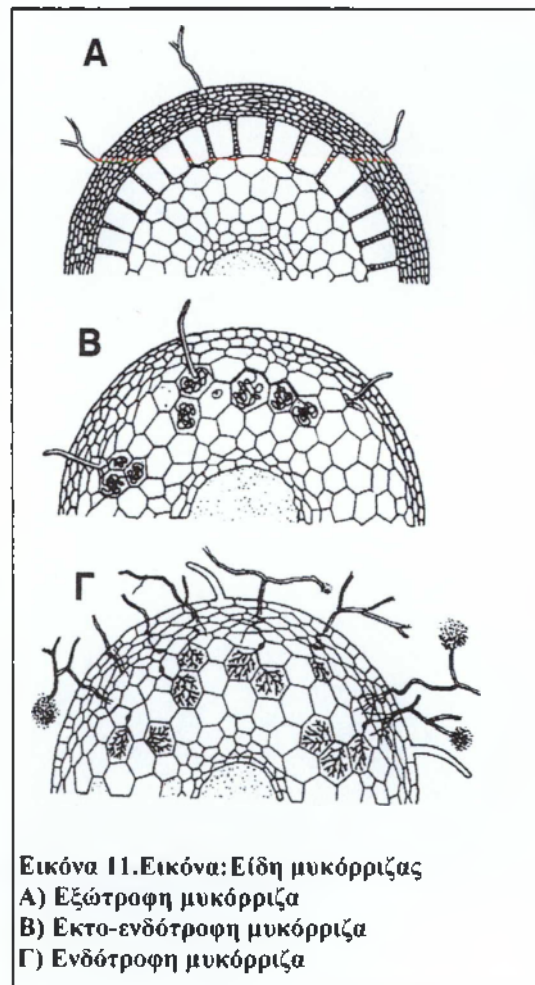
Στη συμβιωτική αυτή σχέση μεταξύ του μύκητα και του ριζικού συστήματος ο μύκητας εισχωρεί μέσα στα κύτταρα των ριζικών τριχιδίων του φυτού. Μύκητες αυτού του είδους είναι υποχρεωτικά συμβιωτικοί και δεν αναπτύσσονται σε θρεπτικά υλικά στο εργαστήριο. Αναπτύσσουν συμβιωτικές σχέσεις με δημητριακά, λαχανικά και οπωροφόρα δέντρα (Χριστίας 1999).

Εδώ διακρίνονται τρία είδη ενδομυκόρριζων:

- α) **Κυστοειδείς (vesicular)**
- β) **Δεντροειδείς (arbuscular)**
- γ) **Κυστο-δεντροειδείς (vesicular-arbuscular)**

Στις κυστοειδείς ενδομυκόρριζες το μύκητο σχηματίζει μια σφαιρική δομή που

μοιάζει με κύστη μέσα στα κύτταρα των ριζιδίων. Στις δεντροειδείς ενδομυ-



Εικόνα 11.Εικόνα: Είδη μυκόρριζας
 Α) Εξώτροφη μυκόρριζα
 Β) Εκτο-ενδότροφη μυκόρριζα
 Γ) Ενδότροφη μυκόρριζα

κόρριζες το μυκήλιο σχηματίζει μια δομή που μοιάζει με θάμνο στα κύτταρα των ριζιδίων. Οι κυστο-δεντροειδείς είναι συνδυασμός των δύο προηγούμενων ειδών.

4) Ορχοειδείς ή Εκτο-ενδότροφη μυκόρριζα (ekto-endomycorrhiza)

Στο είδος αυτό της μυκόρριζας ο μύκητας ζει τόσο στην επιφάνεια όσο και μέσα στα κύτταρα των ριζιδίων. Σε αυτό το είδος οι μυκόρριζες αποτελούνται από ελικόμορφες υφές μέσα στις ρίζες ή τους μίσχους των φυτών. Τέτοιου είδους μυκόρριζα σχηματίζουν μύκητες με είδη της οικογένειας τις ορχιδέας. Τα νεαρά σποριόφυτα της ορχιδέας και ορισμένα ενήλικα φυτά που στερούνται χλωροφύλλης εξαρτώνται εξ ολοκλήρου από τις μυκόρριζες για την επιβίωση τους.

5) Ερικοειδείς (Ericoid) μυκόρριζες

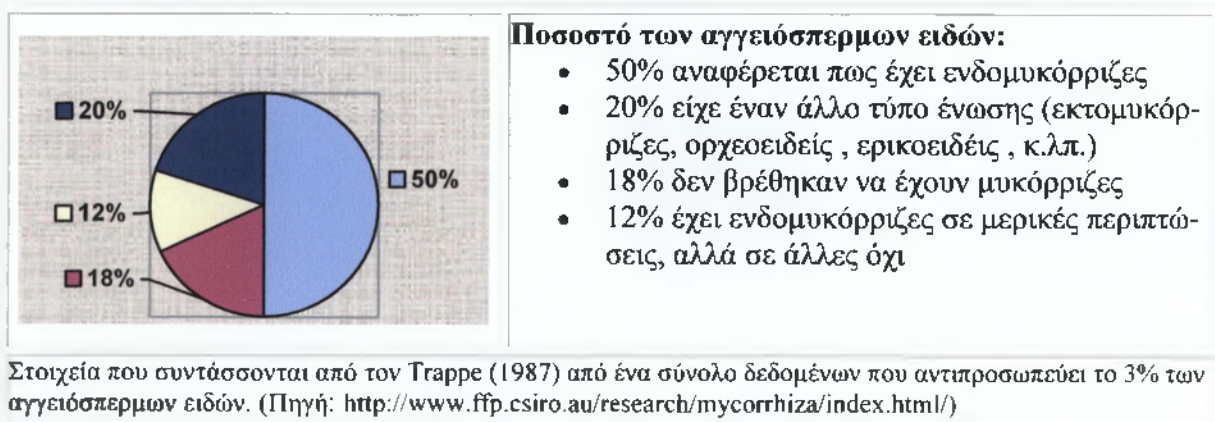
Έχουν ελικόμορφες υφές μέσα στα εξωτερικά κύτταρα των στενών ριζικών τριγιδίων των φυτών της τάξης *Ericales*. Τέτοιες αποικίες εμφανίζονται επίσης στις παχύτερες ρίζες των αυστραλιανών μελών του *Ericaceae*.

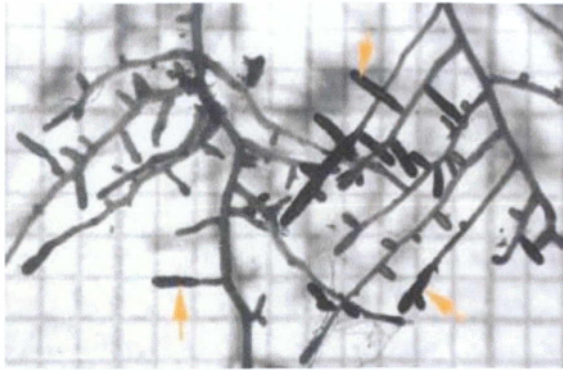
6) Ακτινόρριζα

Πρόσφατα ανακαλύφθηκε και συμβιωτική σχέση φυτών με ακτινομύκητες του γένους *Frankia*. Οι ακτινομύκητες αυτοί δημιουργούν συμβιωτικές σχέσεις με δέντρα και θάμνους. Είδη του γένους *Frankia* επάγουν τη δημιουργία εξαιρετικά μεγάλων κονδυλωμάτων στις ρίζες των φυτών μέσα στα οποία ζουν και δεσμεύουν ατμοσφαιρικό άζωτο (Χριστίας 1999)

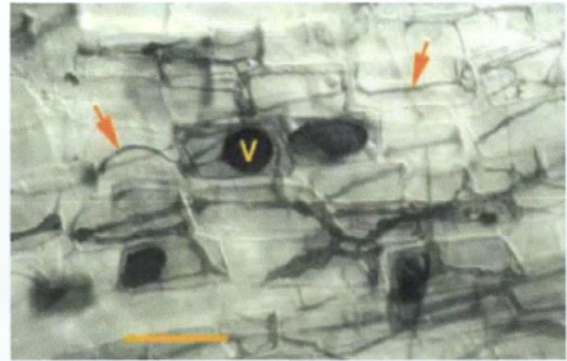
7) Ο αυστραλιανός κρίνος *Thysanotus* έχει μια μοναδική μυκορριζική ένωση όπου οι υφές των μυκήτων αυξάνονται μόνο κάτω από τα επιδερμικά κύτταρα (Εικόνα 18)

Εικόνα 12. Μυκορριζικές ενώσεις των Αγγειόσπερμων φυτών

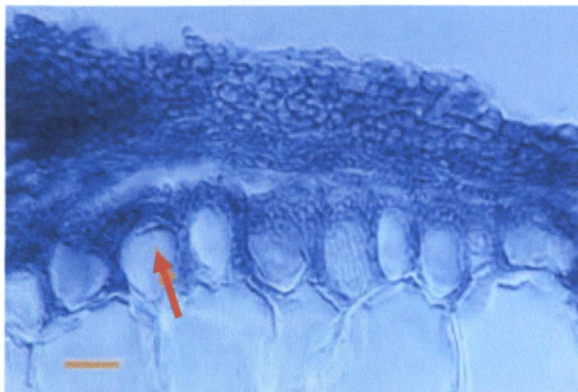




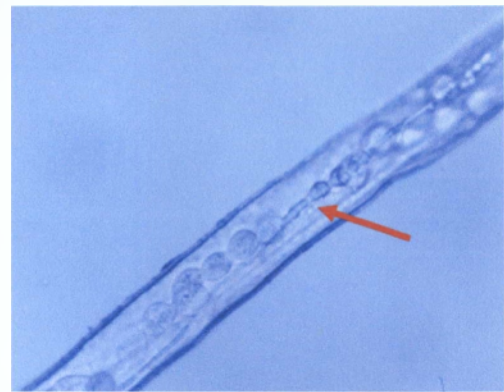
Εικόνα 13. Ρίζες *Betula* με εκτομυκόρριζα (βέλη)



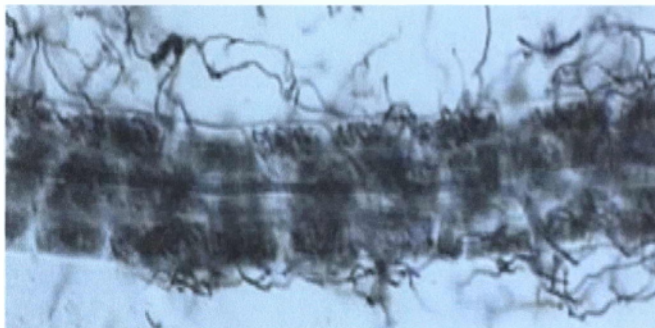
Εικόνα 14. Ενδομυκόρριζα μέσα σε μια ρίζα του *Hydrophyllum virginianum* (διακρίνονται υφές (βέλη) και κόστες (V))



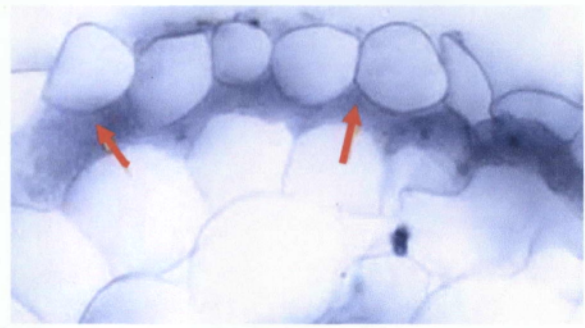
Εικόνα 15. Ρίζα με μονοτροπική μυκόρριζα. Είναι ορατές οι υφές που προβάλλουν τα επιδερμικά κύτταρα (βέλος).



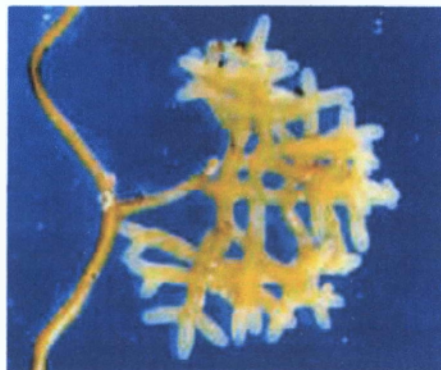
Εικόνα 16. Μυκητιακό νήμα (βέλος) του *Epulorhiza sp* μέσα σε ένα ριζικό τριχίδιο του *Pogonia orphioglossoides*.



Εικόνα 17. Ανάπτυξη μυκόρριζας σε ρίζα του *Leucorogon verticillatus* (*Ericridaceae*).



Εικόνα 18. Μολυσμένη ρίζα του *Thysanotus* (*Anthericaceae*) με μυκόρριζα. Διακρίνονται οι μυκηλιακές υφές (βέλη)



Εικόνα 19. Δενδροειδή μυκόρριζα του *Arbutus menziesii* με *Lactarius deliciosus*.

Πίνακας 1. Βασικές διαφορές μεταξύ των μυκορριζικών τύπων ένωσης

Τύπος	Κυστο-δενδροειδείς	Εκτο-μυκόρριζες	Εκτο-ενδότροφη	Δενδροειδή	Μονοτροπικές	Ερικοειδείς	Ορχεοειδείς
Υφές με μεμβράνη ιστού	- (+)	+ -	+ -	+	+	+	+
Υφές	+	-	+	+	+	+	+
Υφές με σπείρες	+ -	-	-	-	-	+	+
Μυζητήρας	+	-	-	-	-	-	-
Μανδύας	-	+ (-)	+ (-)	+	+	-	-
Hartig δίκτυο	-	+	+	+	+	-	-
Κύστες	+ -	-	-	-	-	-	-
Φυτά	Αγγειό-σπερμα	Γυμνόσπερμα & Αγγειόσπερμα		<i>Ericales</i>	<i>Μονοτροπικά</i>	<i>Ericales</i>	<i>Orchidaceae</i>
Χλωροφύλλη	+	+	+	+ -	-	+	+ -
Μύκητες	Zygo-(Glomales)	Περισσότεροι Basid-, άλλα και μερικοί Asco- και Zygo-				Asco-(Basid-)	Basid-

Σημείωση: - = απών, + = παρόν, (+)=μερικές φορές παρόν, (-)=μερικές φορές απών, +- = παρόν ή απών, Basid- = Βασιδιομύκητες, Asco- = Ασκομύκητες, Zygo = Ζυγομύκητες.
(Πηγή: <http://www.ffp.csiro.au/research/mycorrhiza/index.html/>).

Πίνακας 2. Σημασία των μυκορριζικών ενώσεων σε όλο τον κόσμο

Ένωση	Περιστατικό
Κυστο-δενδροειδείς μυκορριζικά φυτά	<ul style="list-style-type: none"> • Τα φυτά με κυστο-δενδροειδείς μυκόρριζες είναι κοινά στους περισσότερους βιότοπους • Είναι ευκολότερο να ευρωθεί που δεν βρίσκονται
Εκτομυκορριζικά φυτά	<ul style="list-style-type: none"> • Τα δέντρα με εκτομυκόρριζες είναι κυρίαρχα στα κωνοφόρα δάση, ειδικά στις κρύες βόρειες ή αλπικές περιοχές • Εκτομυκορριζικά δέντρα και θάμνοι κοινοί σε πολλά πυκνόφυλλα δάση στις εύκρατες ή στις Μεσογειακές περιοχές • Τα εκτομυκορριζικά φυτά εμφανίζονται επίσης σε μερικές τροπικές ή υποτροπικές σαβάνες ή σε βιότοπους τροπικών δασών
Μη μυκορριζικά φυτά	<ul style="list-style-type: none"> • Τα μη μυκορριζικά φυτά είναι οι πιο κοινά στους διαταραγμένους βιότοπους, ή τις περιοχές με τις ακραίες περιβαλλοντικές ή εδαφολογικές συνθήκες • Τα μη μυκορριζικά φυτά εμφανίζονται να είναι πιο κοινά στην Αυστραλία απ ό,τι στις άλλες ηπείρους.

Σημείωση: Στοιχεία από Brundrett (1991). (Πηγή:<http://www.ffp.csiro.au/research/mycorrhiza/index.html/>).

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 2^ο

ΕΝΔΟΜΥΚΟΡΡΙΖΑ ΚΑΙ ΕΚΤΟΜΥΚΟΡΡΙΖΑ

2.1. Ενδότηροφη μυκόρριζα

2.1.1. Εισαγωγή

Όπως αναφέρθηκε προηγουμένως οι ενδότηροφες μυκόρριζες διακρίνονται σε τρεις κατηγορίες, α) στις κυστοειδείς, β) δεντροειδείς και γ) στις κυστο-δεντροειδείς. Από αυτές τις τρεις κατηγορίες αυτή που κυριαρχεί είναι οι κυστο-δενδροειδείς. Αυτή η πανταχού παρούσα συμβίωση διαμορφώνεται από τους Ζυγομύκητες (*Zygomycetous*) της Τάξης *Glomales* (Morton και Benny 1990).

Η συστηματική θέση της Τάξης *Glomales* ήταν πάντα προβληματική δεδομένου ότι καμία σεξουαλική μορφή των μυκήτων δεν είναι γνωστή. Η φυλογενετική ανάλυση των ακολουθιών 18S rRNA (Simon κ.α. 1993) και των διάφορων πρωτεϊνικών ακολουθιών (Heckman κ.α. 2001) προτείνουν την αρχαία προέλευση του *Glomales* και καμίας στενής σχέσης με τους Ζυγομύκητες, όπου οι *Glomales* ήταν ομαδοποιημένοι παραδοσιακά. Συνεπώς, έχει προταθεί να τοποθετηθούν οι μύκητες αυτοί σε ένα νέο δικό τους φύλο, το *Glomeromycota* (Schübler κ.α., 2001). Η αρχαία φυλογενετική προέλευση του *Glomales* επιβεβαιώνεται από τα απολιθωμένα ευρήματα, με τις συμβιωτικές δομές μέσα στις απολιθωμένες ρίζες (Εικόνα 10).

Τα συμπεράσματα αυτά προτείνουν μία συνεξέλιξη αυτών των μυκήτων με τα πρώτα φυτά εδάφους, που τοποθετεί χρονικώς την ένωση αυτήν πριν από όλες τις άλλες μυκητιακές αλληλεπιδράσεις φυτών εκτός από τις λειχήνες. Η συνεξέλιξη αυτή εξηγεί εύκολα τη σχεδόν πανταχού παρούσα διανομή αυτής της συμβίωσης, στο βασίλειο των φυτών.

Έξι γένη από αυτήν την Τάξη μυκήτων αναγνωρίζονται στις σχέσεις αυτές: *Clonus*, *Acaulospora*, *Gigaspora*, *Enterophospora*, *Sclerocystis* και *Scutellospora*. Υπάρχουν περισσότερα από 150 είδη παγκοσμίως, τα περισσότερα από τα οποία παρουσιάζουν χαμηλά επίπεδα εξειδίκευσης ως προς των ξενιστή τους. Συνέπεια αυτού είναι πιθανό ότι τα περισσότερα είδη φυτών αναπτύσσουν μια συμβιωτική σχέση με κάποιους από τους παραπάνω μύκητες και έτσι διασυνδέονται με το εκτενές δίκτυο μυκηλίου μιας κυστο-δεντροειδείς μυκόρριζας. Αυτό το μυκήλιο, που μολύνει γρήγορα τις ρίζες των σποροφύτων, χρησιμεύει στο να αυξήσει τον όγκο της επιφάνειας του ριζικού συστήματος των νεαρών φυτών και ως εκ τούτου να βελτιώσει την πρόσβασή του στις θρεπτικές ουσίες. Έτσι λοιπόν τα φυτά αποκτούν από την αρχή έναν ισχυρό σύμμαχο για την απορρόφηση των ιόντων από το έδαφος και ιδιαίτερα των φωσφορικών αλάτων, που κινητοποιούνται αργά στο εδαφικό διάλυμα και ακινητοποιούνται εύκολα από την προσρόφηση τους με

τα μέταλλα οξειδίων, τα οποία μπορούν να συλληφθούν από το μύκητα και να κατασταθούν έτσι διαθέσιμα για τα φυτά (Harley και Smith 1983). Με παρόμοιους μηχανισμούς οι κυστο-δεντροειδείς μυκόρριζες ενισχύουν τη δυνατότητα των φυτών στην απορρόφηση του φωσφόρου που απελευθερώνεται αργά από τα λιπάσματα όπως το πετρώδες φωσφορικό άλας (Daft 1991). Αντιθέτως, οι μεγάλες εισροές του διαλυτού φωσφόρου, που συνδέονται π.χ. με την εφαρμογή υπερφωσφορικών ενώσεων μπορούν να μειώσουν ή να αποβάλουν τα πλεονεκτήματα μιας μυκόρριζας με την παρεμπόδιση της αύξησης και της δραστηριότητας του βλαστικού μυκηλίου (Abbott και Robson 1984).

2.1.2. Δομές και αναπτυξιακά στάδια

Οι κυστο-δενδροειδείς μυκόρριζες σχηματίζουν τις αποικίες τους όταν οι ρίζες των φυτών ξενιστών αλληλεπιδρούν με τους συμβατούς μύκητες και οι εδαφολογικές συνθήκες είναι ευνοϊκές.

Οι κυστο-δενδροειδείς αναπτύσσουν δομές τόσο στις ρίζες των φυτών όσο και στο έδαφος. Έτσι διακρίνονται:

A. Δομές στις ρίζες

- ✓ **Υφές**- διακλαδίζονται εντός του φλοιού και όταν είναι νεαρές δεν χωρίζονται σε σέπτα (κυνοκύτταρες υφές).
- ✓ **Δενδροειδή** - περίπλοκα διακλαδισμένοι μυζητήρες που αναπτύσσονται εντός των κυττάρων του φλοιού.
- ✓ **Κύστες** - δομές αποθήκευσης που διαμορφώνονται από πολλούς μύκητες.

B. Δομές στο έδαφος

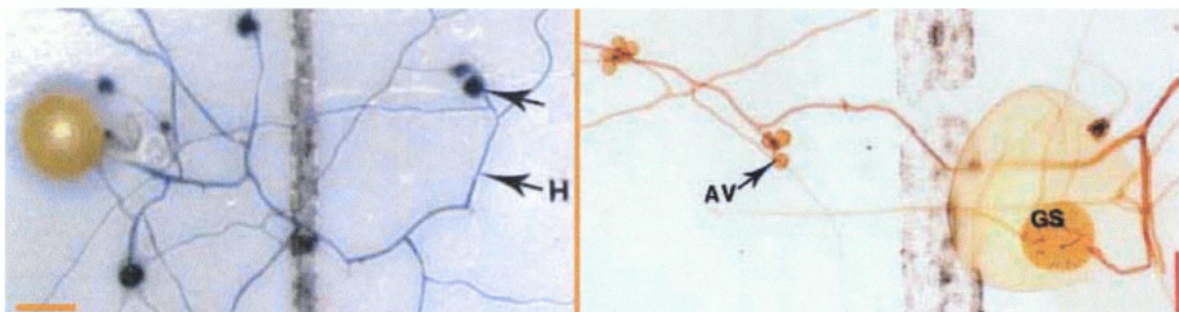
- ✓ **Υφές** - σχηματίζουν στο έδαφος ένα δίκτυο υφών με τις παχύτερες υφές να λειτουργούν ως αγωγοί και τις λεπτότερες διακλαδισμένες υφές να απορροφούν τις θρεπτικές ουσίες.
- ✓ **Σπόρια** - μεγάλες (για έναν μύκητα) άφυλες σφαιρικές δομές (20-1000 + μm διάμετρου) που διαμορφώνουν τις υφές στο χώμα ή τις ρίζες.

2.1.2.1. Υφές εδάφους

Οι μυκορριζικές ενώσεις μπορούν αρχίζουν με τη βλάστηση των σπορίων. Οι υφές μπορούν επίσης να προέλθουν και από τις τεμαχισμένες ρίζες οι οποίες διατηρούν τη μολυσματική τους ικανότητα έως και 10 χρόνια (Brundrett 2004). Σε πολλές περιπτώσεις

υπάρχει ήδη ένα προϋπάρχον δίκτυο υφών ως αποτέλεσμα της προηγούμενης δραστηριότητας της ρίζας. Οι υφές εξαιτίας της βλάστησης των σπορίων έχουν μια περιορισμένη ικανότητα να αυξηθούν και θα πεθάνουν εάν δεν βρουν μέσα σε μια εβδομάδα μια συμβατή ρίζα. Στα είδη *Scutellospora* οι υφές προκύπτουν από μια ασπίδα βλάστησης μέσα στο σπόριο.

Οι εδαφολογικές υφές, επίσης γνωστές και ως εξωριζικές ή εξωτερικές υφές, είναι νηματοειδείς μυκητιακές δομές που διακλαδίζονται μέσα στο έδαφος. Είναι αρμόδιες για την απόκτηση των θρεπτικών ουσιών, τη διάδοση της ένωσης, το σχηματισμό σπορίων, κ.λπ. Οι κυστο-δενδροειδείς μυκόρριζες παράγουν διαφορετικούς τύπους εδαφολογικών υφών και περιλαμβάνουν τις *πυκνές* ή "*διανεμητικές*" υφές καθώς επίσης και τις *λεπτές "απορροφητικές"* υφές. Οι υφές των κυστο-δενδροειδών μυκήτων έχει παρατηρηθεί ότι πολλαπλασιάζονται στους μικρούς εδαφολογικούς πόρους όπου συγκεντρώνονται οι θρεπτικές ουσίες. Οι υφές των ειδών *Scutellospora* και *Gigaspora* κατασκευάζουν ένα σύμπλεγμα από αγκάθια ή γρορμπαλάκια ή εξογκώματα που καλούνται **βοηθητικά κύτταρα** (οργανισμοί ή κύστες). Το δίκτυο των υφών στο χώμα συνδέεται με τις ρίζες μόνο με τα σημεία εισόδων που αρχίζουν οι μυκορριζικές ενώσεις.

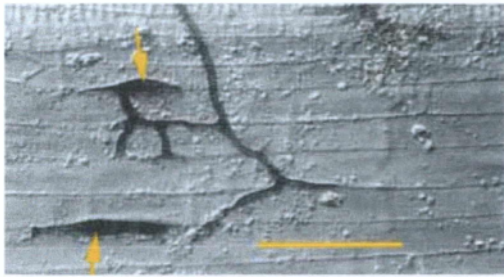


Εικόνα 20. Οι υφές εδάφους που προέκυψαν από τα σπόρια. Αυτά τα σπόρια είναι από είδη *Gigaspora* (δεξιά) και *Scutellospora* (αριστερά).

H=υφή, AV =βοηθητικές κύστες, GS= ασπίδιο βλάστησης

2.1.2.2. Επαφή και διείσδυση στη ρίζα

Οι συμβιώσεις μεταξύ φυτών-μυκόρριζας ξεκινούν όταν οι μυκητιακές υφές που βρίσκονται στο έδαφος ανταποκρίνονται στην παρουσία μιας ρίζας με την, προς τα εκεί, ανάπτυξη τους για την έναρξη της συμβίωσης και την ανάπτυξη μετά κατά μήκος της επιφάνειάς της. Έπειτα, μια ή περισσότερες υφές παράγουν απρεσσόρια μεταξύ των επιδερμικών κυττάρων. Η διείσδυση στη ρίζα εμφανίζεται όταν οι υφές από τα απρεσσόρια διαπερνούν τα επιδερμικά ή φλοιώδη κύτταρα για να εισαχθούν στη ρίζα. Αυτές οι υφές διασχίζουν την υποδερμιδά και αρχίζουν να διακλαδίζονται στον εξωτερικό φλοιό.



Εικόνα 21. Οι εδαφολογικές υφές έχουν παράγει 2 απροσώρρια μεταξύ των επιδερμικών κυττάρων (βέλη). Αυτά φαίνονται εδώ στην επιφάνεια μιας ρίζας με τις συνημμένες υφές



Εικόνα 22. Υφές σε σημείο εισόδου (E) διαπεράσει των κύτταρων του φλοιού (βέλη) περίπου μια ημέρα μετά από την επαφή με τη ρίζα.

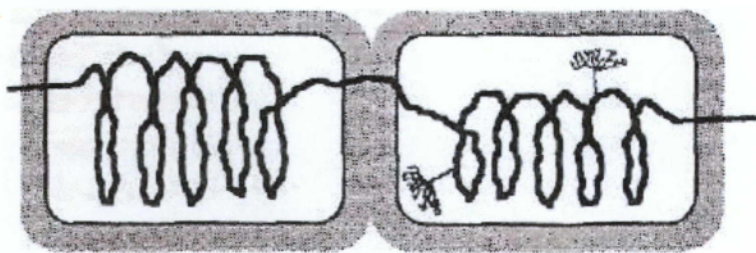
2.1.2.3. Πολλαπλασιασμός των υφών στο φλοιό

Οι υφές χωρίς σέπτα διαδίδονται κατά μήκος του φλοιού και στις δύο κατευθύνσεις από το σημείο εισόδου για να διαμορφώσουν μια αποικία. Ο Gallaud (1905) παρατήρησε ότι οι κυστο-δενδροειδείς ενώσεις στα διαφορετικά είδη διαμορφώνουν δύο μορφολογικά ευδιάκριτους τύπους, τους οποίους ονόμασε *Arum* και *Paris*. Οι διαφορές μεταξύ αυτών των δύο τρόπων διάδοσης μέσα στο φλοιό της ρίζας διευκρινίζονται παρακάτω. Και οι δύο τύποι κυστο-δενδροειδών ενώσεων (*Arum* και *Paris*) είναι σημαντικές στα οικοσυστήματα.

- Στις ρίζες με τις αποικίες τύπου *Arum*, οι υφές πολλαπλασιάζονται στο φλοιό αυξανόμενες κατά μήκος μεταξύ των κυτταρικών τοιχωμάτων των κυττάρων της ρίζας. Αυτό εμφανίζεται επειδή οι υφές αυξάνονται μέσω των επιμηκών μεσοκυττάρων διαστημάτων που υπάρχουν. Οι αποικίες που προκύπτουν από αυτόν τον τύπο κυστο-δενδροειδείς μυκόρριζας έχουν γραμμική εμφάνιση μέσα στα κύτταρα της ρίζας.
- Στις ρίζες με τις αποικίες τύπου *Paris* οι υφές διαδίδονται μέσα στο φλοιό σχηματίζοντας έλικες ανάμεσα στα κύτταρα επειδή δεν υπάρχουν συνεχείς μεσοκυττάριοι χώροι. Σε αυτόν τον τύπο οι υφές αυξάνονται πρώτα ενδοκυτταρικά και μετά ακολουθούν μια πολύπλοκη πορεία μέσω των κυττάρων του φλοιού. Οι υφές σε αυτόν τον τύπο μυκόρριζας έχουν κουλουριασμένη μορφή, αλλά μπορούν να έχουν και μια πιο διακλαδισμένη μορφή. Τα δενδροειδή περιορίζονται μόνο σε ένα στρώμα κυττάρων στο εσωτερικό του φλοιού.



Εικόνα 23. Τύπος *Arum*



Εικόνα 24. Τύπος *Paris*

2.1.2.4. Δενδροειδή

Τα δενδροειδή είναι περίπλοκα διακλαδισμένοι μυζητήρες που διαμορφώνονται μέσα σε ένα κύτταρο του φλοιού της ρίζας. Ονομάστηκαν έτσι από των Gallaud (1905), επειδή μοιάζουν με μικρά δέντρα. Τα δενδροειδή διαμορφώνονται από τις επαναλαμβανόμενες διχοτομήσεις των διακλαδώσεων των υφών και τις μειώσεις του πλάτους



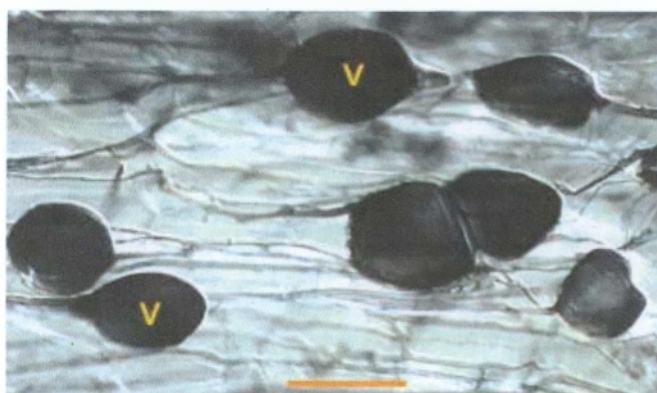
Εικόνα 25. Ωριμο arbuscule του *Glomus mosseae* με τις πολυάριθμες λεπτές διακλαδισμένες υφές.

των υφών, που αρχίζει από ένα αρχικό πάχος των κορμών των υφών διαμέτρου 5-10 μm και που τελειώνει σε έναν πολλαπλασιασμό των λεπτών υφών (διαμέτρου $<1 \mu\text{m}$).

Τα δενδροειδή ξεκινούν να διαμορφώνονται περίπου 2 ημέρες μετά από τη διείσδυση της ρίζας. Αυξάνονται μέσα σε συγκεκριμένα κύτταρα του φλοιού ρίζας, αλλά παραμένουν έξω από το κυτταρόπλασμα τους, λόγω του ότι περιβάλλονται από την κυτταροπλασματική μεμβράνη. Τα δενδροειδή είναι η σημαντικότερη περιοχή της ανταλλαγής μεταξύ του μύκητα και του ξενιστή. Ο σχηματισμός τους ακολουθεί την υφική αύξηση, που προχωρεί εξωτερικά από το σημείο εισόδων. Τα δενδροειδή δεν αναπαράγονται και αρχίζουν να καταρρέουν μετά από 4 έως 10 ημέρες (Hause & Fester 2005), αλλά οι υφές και οι κύστες μπορούν να παραμείνουν στις ρίζες για μήνες ή έτη, όπως αναφέρθηκε προηγουμένως.

2.1.2.5. Κύστες

Οι κύστες αναπτύσσονται για να συσσωρεύουν τα προϊόντα που παράγονται από τη



Εικόνα 26. Κύστες (V) που το μύκητα *Glomus* σε μια ρίζα πράσου (*Allium porrum*). Αυτή η ρίζα περιέχει επίσης πολλές μεσοκυττάριες υφές.

φωτοσύνθεση των φυτών ξενιστών και είναι απαραίτητα για την επιβίωση του μύκητα. Οι κύστες αρχίζουν σύντομα από τα πρώτα δενδροειδή, αλλά συνεχίζουν να αναπτύσσονται και όταν τα δενδροειδή γερνούν. Οι κύστες είναι υφικές εξογκώσεις στο φλοιό της ρίζας και περιέχουν λιπίδια και κυτταρόπλα-

σμα. Αυτές μπορούν να είναι μεσοκνυτταρικές ή ενδοκνυτταρικές. Οι κύστες μπορούν να αναπτύξουν μεγάλο πάχος τοίχωμα στις παλαιότερες ρίζες και μπορούν να λειτουργήσουν ως πολλαπλασιαστικό υλικό του μύκητα (Biermann και Linderman 1983).

2.1.2.6. Δομική ποικιλομορφία

Οι μεμονωμένοι μύκητες *Glomalean* μπορούν να προσδιοριστούν με την αναγνώριση των χαρακτηριστικά μορφολογικών σχεδίων στις ρίζες των ξενιστών (Abbott 1982). Ο προσδιορισμός των ενδόφυτων μέσα στις ρίζες είναι σημαντικός για τον ποιοτικό έλεγχο της καλλιέργειας, επειδή η μόλυνση των μυκήτων μπορεί να προσδιοριστεί μήνες προτού να σχηματίσουν τα σπόρια (Brundrett κ.α. 1999). Αυτή η διαδικασία μπορεί επίσης να χρησιμοποιηθεί για να καθορίσει τη δυνατότητα μυκορριζικού εμβολίου διαφορετικών μυκήτων.

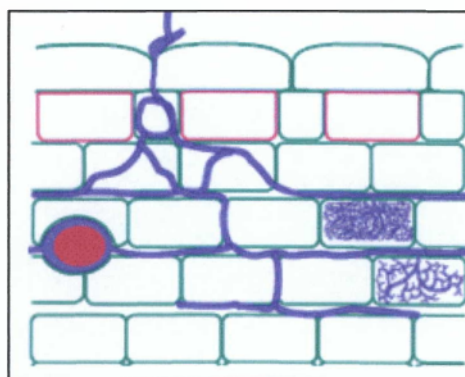
Η μυκορριζική μορφολογία επηρεάζεται επίσης από τη δομή της ρίζας των ξενιστών. Είναι ευκολότερο να προσδιοριστούν οι μύκητες σε ρίζες που έχουν παχύ φλοιό απ' ό,τι σε είδη με στενές ρίζες. Δυσκολίες υπάρχουν και σε είδη με σκουρόχρωμες ρίζες που δεν είναι εύκολο να καθαριστούν και για το λόγο αυτό θα πρέπει να αποφευχθούν.

Γενικά είναι εύκολο να αναγνωριστούν τα γένη των κυστο-δενδροειδών μυκήτων από τα σχέδια αποίκησης στις ρίζες, αλλά δεν είναι εξίσου εύκολο να ξεχωριστούν τα είδη (ειδικά του *Glomus*). Τα μορφολογικά γνωρίσματα που είναι σημαντικά περιλαμβάνουν παραλλαγές στις κύστες (μέγεθος, μορφή, πάχος τοιχώματος, στρώματα τοιχώματος, θέση και αφθονία), στα διακλαδισμένα σχέδια των υφών, τη διάμετρο και τη δομή των υφών (ειδικά κοντά στα σημεία εισόδων) και την ένταση χρωματισμού των υφών (σκοτεινός ή εξασθενημένος).

Παρακάτω περιγράφονται τα χαρακτηριστικά γνωρίσματα για τα τέσσερα γένη μυκήτων που δημιουργούν κυστο-δενδροειδείς μυκόρριζες.

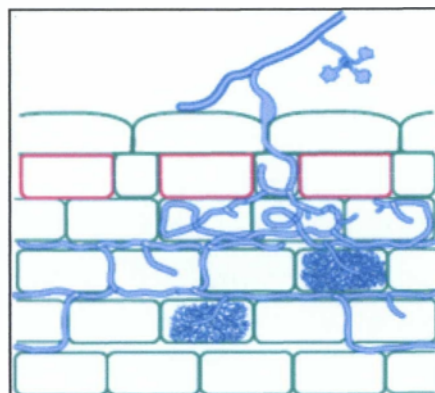
Μυκόρριζα που παράγεται από τα είδη *Glomus*

- Η σχετικά ευθείες υφές κατά μήκος του φλοιού της ρίζας (εάν το επιτρέπει η ανατομίας της ρίζας), παράγουν συχνά διακλαδώσεις που οδηγούν στην ταυτόχρονη αύξηση προς δύο κατευθύνσεις.
- Τα δενδροειδή είναι πυκνά και συμπαγή.
- Οι ωοειδής κύστες, που διαμορφώνονται συνήθως μεταξύ των κυττάρων του φλοιού της ρίζας, είναι παρούσες σε πολλές περιπτώσεις. Αυτές οι κύστες μένουν στις ρίζες και αναπτύσσουν συχνά πυκνά ή πολυστρωματικά τοιχώματα.



Μυκόρριζα που παράγεται από τα είδη *Scutellospora* και *Gigaspora*

- Στις κυστο-δενδροειδείς μυκόρριζες που παράγονται από τον *Scutellospora* οι περιτυλίξεις των υφών είναι συχνά παρούσες κοντά στα σημεία εισόδου. Αυτό το γένος έχει παρόμοια σχέδια αποίκησης των ριζών με τον *Acaulospora*, αλλά οι υφές στο φλοιό έχουν γενικά παχύτερο τοίχωμα.

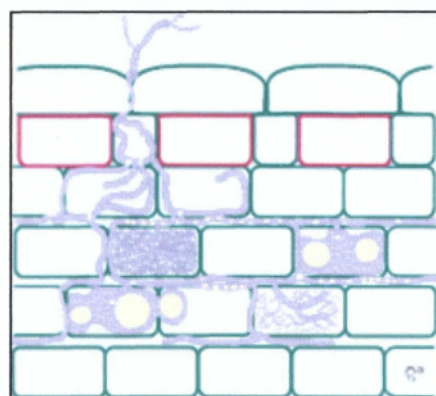


- Δεν υπάρχουν εσωτερικές κύστες .
- Οι υφές κορμών στα δενδροειδή είναι πολύ μακρύτερες και παχύτερες από εκείνες του *Glomus*. (Εικόνα 27)
- Το σχέδιο αποίκησης των ριζών για το *Gigaspora* είναι αρκετά παρόμοιο με αυτό του *Scutellospora*, αλλά οι υφές είναι παχύτερες από εκείνες άλλων κυστο-δενδροειδών μυκήτων.

Μυκόρριζα που παράγεται από τα είδη *Acaulospora*

- Οι υφές στο σημείο εισόδου έχουν χαρακτηριστικά διακλαδισμένα σχέδια. Οι υφές στον εξωτερικό φλοιό γενικά διακλαδίζονται, περιτυλίγονται ή κουλουριάζονται πιο ακανόνιστα, απ' ό,τι του *Glomus*. Οι αποικίες στις ρίζες είναι συχνά μικρότερες από εκείνες που παράγονται από άλλα γένη.

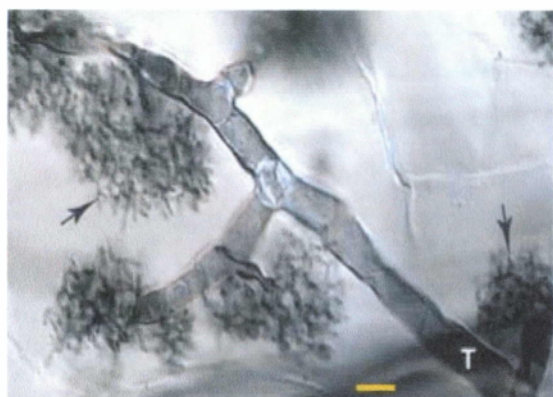
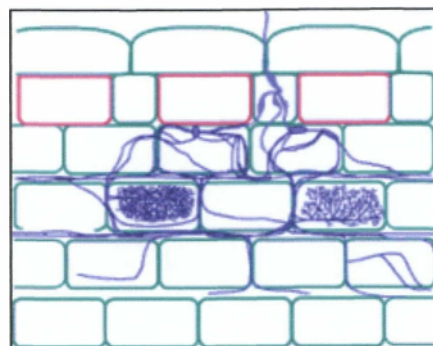
- Οι εσωτερικές υφές έχουν λεπτά τοιχώματα, συχνά αδύναμα και έτσι είναι πολύ δύσκολα ορατές. Γίνονται συχνά πιο ευδιάκριτες από τις σειρές των σταγονιδίων λιπιδίων. Οι εξωτερικές υφές είναι (συνήθως) επίσης πολύ δύσκολα ορατές.



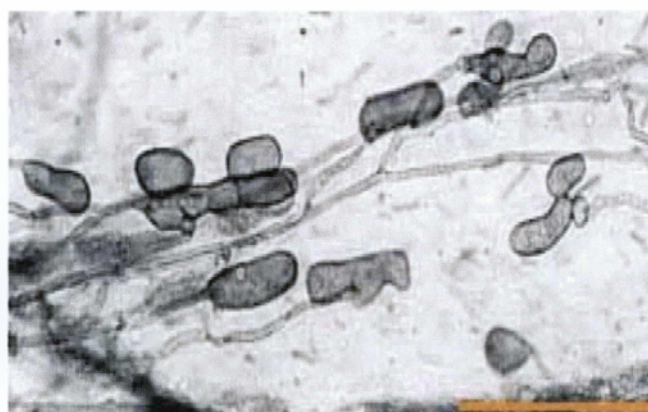
- Ενδοκυτταρικά οι γεμάτες με λάδι κύστες, είναι αρχικά ορθογώνιες, αλλά συχνά γίνονται ακανόνιστα λοβωτές (Εικόνα 28) λόγω της επέκτασης στα παρακείμενα κύτταρα. Αυτά είναι ένα ιδιαίτερο χαρακτηριστικό γνώρισμα των περισσότερων απομονώσεων. Οι κύστες αυτές έχουν λεπτά τοιχώματα και δεν παραμένουν σταθερές στις ρίζες.

Μυκόρριζα που παράγεται από λεπτά ενδόφυτα

- Αυτοί οι ασυνήθιστοι μύκητες έχουν ονομαστεί *Glomus tenue*, αλλά είναι ουσιαστικά διαφορετικοί από άλλα είδη *Glomus*.
- Τα λεπτά ενδόφυτα μπορούν εύκολα να διακριθούν από τις πολύ στενές υφές τους (<1μm σε διάμετρο) και το σχέδιο αύξησης στις ρίζες.
- Μικρά υφικά εξογκώματα (<5 μm) μπορούν να εμφανιστούν κοντά στα σημεία εισόδων και μπορεί να είναι ανάλογα με τις κύστες.



Εικόνα 27. Δενδροειδή του *Gigaspora margarita* σε έναν επι-μηκούμενο υφικό κορμό (T) και τις τούφες των λεπτών διακλαδισμένων υφών (δενδροειδή) (βέλη).

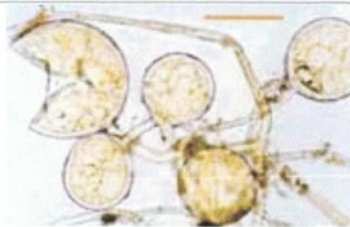


Εικόνα 28. Λοβωτές κύστες ενός είδους *Acaulospora* σε μια ρίζα τριφυλλίου (*Trifolium ssp.*).

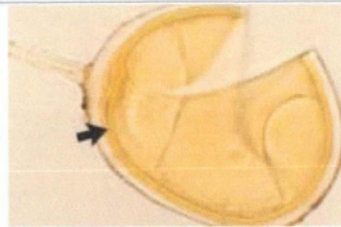
2.1.2.7. Σπόρια

Τα σπόρια διαμορφώνονται ως εξογκώματα σε μια ή περισσότερες υφές που εκτείνονται στο χώμα ή στις ρίζες. Αυτές οι δομές περιέχουν λιπίδια, κυτταρόπλασμα και πολλούς πυρήνες. Τα σπόρια αναπτύσσουν συνήθως χοντρό κυτταρικό τοίχωμα με περισσότερα από ένα στρώματα και μπορούν να λειτουργήσουν ως πολλαπλασιαστικό υλικό. Τα σπόρια μπορούν να αθροιστούν σε ομάδες αποκαλούμενες καρποφορίες. Μια καρποφορία μπορεί να περιέχει εξειδικευμένες υφές και μπορεί να περιβληθεί με ένα εξωτερικό στρώμα.

Σπόρια *Glomus*



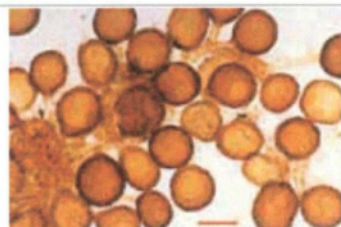
Εικόνα 29. Σχετικά μικρά άσπρα σπόρια ενός είδους *Glomus*.



Εικόνα 30. Σπόριο του *Glomus clarum* που έχει ένα ορατό εσωτερικό στρώμα τοιχώματος (βέλος).

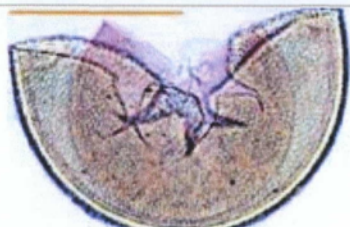


Εικόνα 31. Σποροκάρπιο του *Glomus invermaium* χαρακτηριστικού των νεκρών σπορίων που βρίσκονται συχνά στο χώμα.

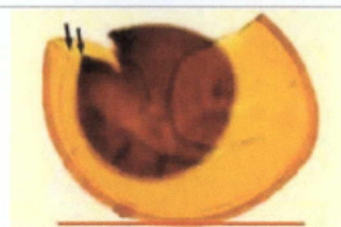


Εικόνα 32. Ενεργά σπόρια του *Glomus invermaium*.

Σπόρια *Acaulospora*



Εικόνα 33. Σπόριο *Acaulospora* με τα βαθιά κοιλώματα στο εξωτερικό τοίχωμα και τα εσωτερικά στρώματα.



Εικόνα 34. Σπόριο *Acaulospora* με διάφορα εσωτερικά στρώματα τοιχωμάτων (βέλη).

Σπόρια *Scutellospora*



Εικόνα 35. Άσπρα σπόρια του *Scutellospora* με προεξέχοντα καφετή ασπίδες βλάστησης.



Εικόνα 36. Μεγάλο σπόριο του *Scutellospora reticulata* με τα βαθιά κοιλώματα

Πίνακας 3. Ταξινόμηση για τους μύκητες *Glomalean* (Morton & Benny 1990)

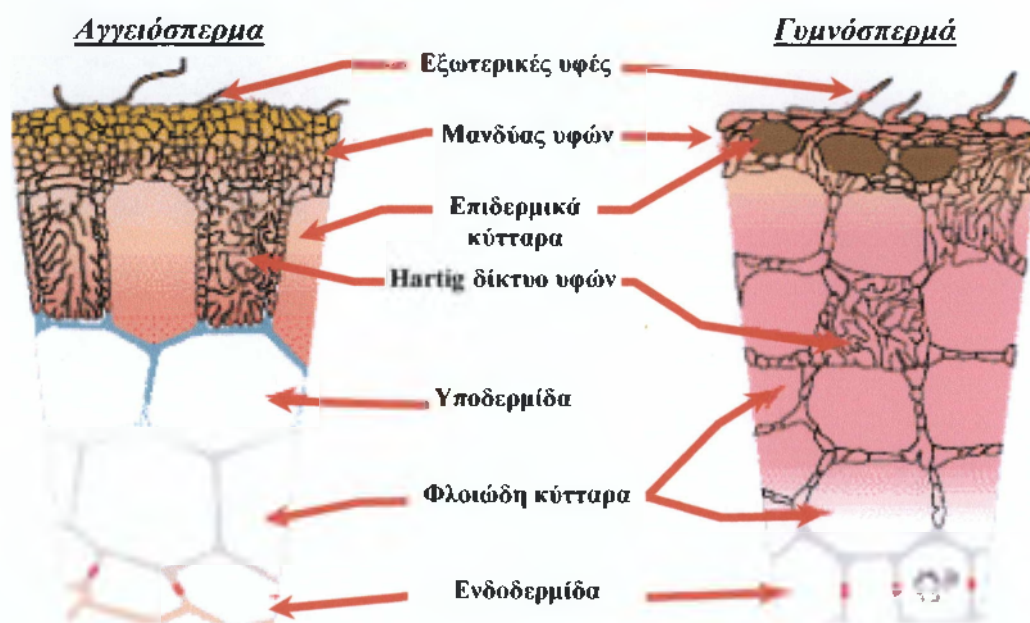
ΤΑΞΗ	ΥΠΟΤΑΞΗ	Οικογένεια	Γένος
<i>GLOMALES</i>	<i>GIGASPORINAE</i>	<i>Gigasporaceae</i>	<i>Gigaspora</i>
<i>GLOMALES</i>	<i>GIGASPORINAE</i>	<i>Gigasporaceae</i>	<i>Scutellospora</i>
<i>GLOMALES</i>	<i>GLOMINEAE</i>	<i>Glomaceae</i>	<i>Glomus</i>
<i>GLOMALES</i>	<i>GLOMINEAE</i>	<i>Glomaceae</i>	<i>Sclerocystis</i>
<i>GLOMALES</i>	<i>GLOMINEAE</i>	<i>Acaulosporaceae</i>	<i>Acaulospora</i>
<i>GLOMALES</i>	<i>GLOMINEAE</i>	<i>Acaulosporaceae</i>	<i>Entrophospora</i>

2.2. Εκτομυκόρριζες

Οι Εκτομυκορριζικοί μύκητες ανήκουν κυρίως στους Βασιδιομύκητες. Οι πρώτες μυκορριζικές ενώσεις πρέπει να έχουν προέλθει από προηγούμενους τύπους αλληλεπιδράσεων φυτών-μυκήτων, όπως από τους ενδοφυτικούς μύκητες με τα βρύοφυτα. Οι Εκτομυκορριζικές συμβιώσεις έχουν μια ευδιάκριτη σειρά ξενιστών που επιτρέπει το σχηματισμό της εκτομυκόρριζας σε ένα περιορισμένο σύνολο δέντρων και θάμνων. Εντούτοις, ένα είδος εκτομυκορριζικού μύκητα είναι συνήθως ικανό να καθιερώσει μια αμοιβαία συμβίωση με μια ευρεία σειρά φυτικών ειδών. Στα εύκρατα και βόρεια δάση, έως το 95% των ειδών διαμορφώνουν εκτομυκόρριζες. Η εκτομυκόρριζα ασκεί ευεργετική επίδραση στην αύξηση των φυτών στα φυσικά οικοσυστήματα δασών. Θεμελιώδη ρόλο για την επιτυχία αυτών των συμβιώσεων διαδραματίζει η ανταλλαγή των θρεπτικών ουσιών μεταξύ των οργανισμών που συμβιώνουν. Ο μύκητας κερδίζει άνθρακα από τα φυτά ενώ η λήψη των θρεπτικών ουσιών των φυτών γίνεται ευκολότερα μέσω του μύκητα. Επιπλέον, η καθιέρωση της συμβίωσης απαιτείται την ολοκλήρωση του μυκητιακού κύκλου ζωής (δηλ. σχηματισμό των καρποφόρων οργάνων). Οι εκτομυκορριζικές ενώσεις είναι ενώσεις αμοιβαιότητας μεταξύ των ανώτερων μυκήτων και των Γυμνόσπερμων (*Gymnosperm*) ή Αγγειόσπερμων (*Angiosperm*) φυτών. Όπως παρουσιάζεται παρακάτω, οι εκτομυκορριζικές ενώσεις αποτελούνται από ένα σύστημα εδαφολογικών μυκηλίων, που συνδέει τις μυκορριζικές ρίζες με την αποθήκευση ή τις αναπαραγωγικές δομές. Οι εκτομυκορριζικές ρίζες χαρακτηρίζονται από την παρουσία ενός **μανδύα** και ενός **Hartig δικτύου** που αποτελείται από δαιδαλώδεις υφές μεταξύ των κυττάρων της ρίζας.

Υπάρχουν δύο βασικές μορφολογικές κατηγορίες εκτομυκόρριζων α) οι χαρακτηριστικές ενώσεις των αγγειόσπερμων όπως ο *Ευκάλυπτος*, *Betula*, *Populus*, *Fagus* και *Shorea* με ένα Hartig δίκτυο που περιορίζεται στα επιδερμικά κύτταρα, και β) οι χαρακτηριστικές ενώσεις των γυμνόσπερμων όπως τα μέλη του *Pinaceae* όπου το Hartig δίκτυο καταλαμβάνει το πολλαπλάσιο στρώσεων των κυττάρων στο φλοιό. Υπάρχουν μερικές εξαιρέσεις σε αυτόν τον κανόνα όπως του αγγειόσπερμου *Dryas integrifolia*, το οποίο έχει ένα φλοιώδες Hartig δίκτυο. Αυτές οι κατηγορίες προκύπτουν από τα ανατομικά χαρακτηριστικά γνωρίσματα της ρίζας των ξενιστών και ο ίδιος μύκητας μπορεί να διαμορφώσει και τους δύο τύπους με τους διαφορετικούς ξενιστές.

Οι εκτομυκorrhizικές ενώσεις διαμορφώνονται κυρίως στις λεπτές άκρες της ρίζας του ξενιστή, που διανέμονται άνισα σε όλη την εδαφοτομή, που είναι αφθονότερες στα στρώματα χούμου που περιέχουν φυτόχωμα, απ' ό,τι στα "βασικά" στρώματα ορυκτού χόματος. Οι εκτομυκorrhizικοί μύκητες μπορούν να έχουν μια σημαντική συμβολή στη βιομάζα των δασικών οικοσυστημάτων. Οι υφές των μυκorrhizικών μυκήτων διανέμονται ευρέως μέσα στο έδαφος και έχουν μεγάλη συμβολή στη θρεπτική λήψη και την ανακύκλωση σε πολλά οικοσυστήματα.



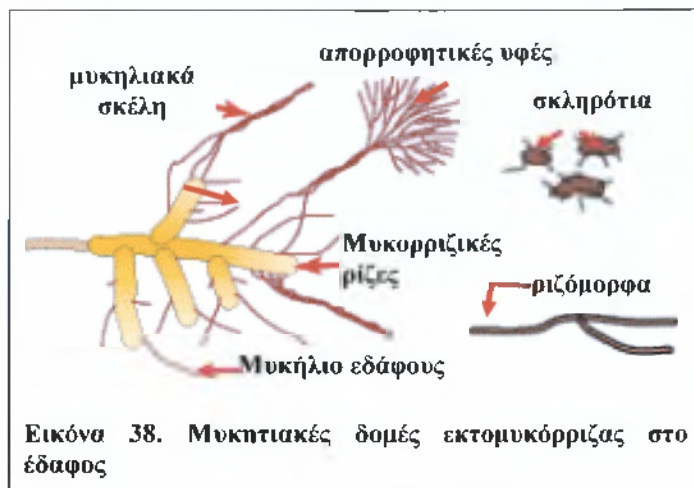
Εικόνα 37. Διαμόρφωση εκτομυκόρριζας σε ρίζες αγγειόσπερμων και γυμνόσπερμων

2.2.1. Δομές και αναπτυξιακά στάδια

Η εκτομυκόρριζες χαρακτηρίζονται δομικά από την παρουσία μιας πυκνής μάζας μυκητιακών υφών που διαμορφώνουν έναν ψευδοπαρεγχυματικό ιστό ο οποίος εξωτερικά δημιουργεί ένα προστατευτικό ιστό στη ρίζας που λέγεται *μανδύας* και εσωτερικά ένα δίκτυο υφών (Εικόνα 37). Αυτό είναι το Hartig δίκτυο των μεσοκυττάρων υφών, που χαρακτηρίζονται από τη δαιδαλώδη διακλάδωση εσωτερικά και ένα εξωτερικό δίκτυο υφών που ερευνούν το χώμα και συλλέγουν τις διάφορες θρεπτικές ουσίες που υπάρχουν στο εδαφικό διάλυμα. Ο μανδύας του μυκητιακού ιστού που περιβάλλει τον ξενιστή και οι πλευρικές ρίζες διαφέρουν ως προς τη σύνθεση από το χαρακτηριστικό ψευδοπαρεγχυματικό ιστό. Η ανάπτυξη ενός ώριμου μανδύα προχωρά μέσω μιας προγραμματισμένης σειράς γεγονότων. Οι μυκητιακές υφές που προέρχονται από ένα χώμα στο οποίο υπάρχει μια πηγή μόλυνσης ή μια παλαιότερη μυκόρριζα, διαπερνούν τα κύτταρα της καλύπτρας της ρίζας και αυξάνονται στο εσωτερικό τους. Προς τα πίσω, η εισβολή των κυττάρων του καλύμματος της ρίζας προχωρά προς το εσωτερικό έως ότου φθάνουν οι υφές στα επιδερμικά κύτταρα. Ο ιστός της καλύπτρας της ρίζας μετασηματίζεται σταδιακά από την εισβολή και την αποσυναρμολόγηση των κυττάρων στα εσωτερικά στρώματα του μανδύα. Ο σχηματισμός μανδύα επομένως αρχίζει επιλεκτικά στην ακραία περιοχή της ρίζας. Μετά από τη σύνδεση επάνω στα επιδερμικά κύτταρα, οι υφές πολλαπλασιάζονται για να διαμορφώσουν μια σειρά στρωμάτων. Αυτές οι υφές συνάθροισης, κατόπιν διαφοροποιούνται για να σχηματίσουν τον *ώριμο μανδύα*. Οι υφές σε αυτές τις δομές αποτελούνται από έναν εξωκυτταρικό πολυσακχαρίτη και μια πρωτεϊνούχο μήτρα. Οι δίοδοι του αέρα και του νερού που επιτρέπουν τη ροή των θρεπτικών ουσιών στη συμβίωση παίζουν σημαντικό ρόλο στο σχηματισμό αυτών των δομών. Υπάρχει μια δομική και φυσιολογική ετερογένεια μέσα στον εκτομυκορριζικό μανδύα, και μεταξύ του μανδύα και των εσωτερικών και εξωτερικών μυκητιακών δικτύων. Αυτές οι μορφολογικές αναλύσεις της διαδικασίας μόλυνσης έχουν παρουσιάσει μια αρκετά σύνθετη επιρροή της ρίζας στο μύκητα. Η επιρροή αυτή συμπεριλαμβανομένου ένα γενικό ερεθίσμα αύξησης, κατευθύνοντας την αύξηση των υφών προς το εσωτερικό και προς τους ιστούς των φυτών. Ασκει επίσης και μια μορφογενετική επίδραση, που οδηγεί στην ανάπτυξη συμπαγών υφικών μανδύων. Οι μυκητιακές υφές υποκινούν τον πλευρικό σχηματισμό ρίζας, με τη διχοτόμηση του ακραίου μεριστώματος (Εικόνα 39) στα είδη κωνοφόρων, και τη διαφοροποίηση των κυττάρων (ακτινωτή επιμήκυνση, αποσύνθεση τρίχας ρίζας) στις ρίζες.

2.2.2. Υφές εδάφους

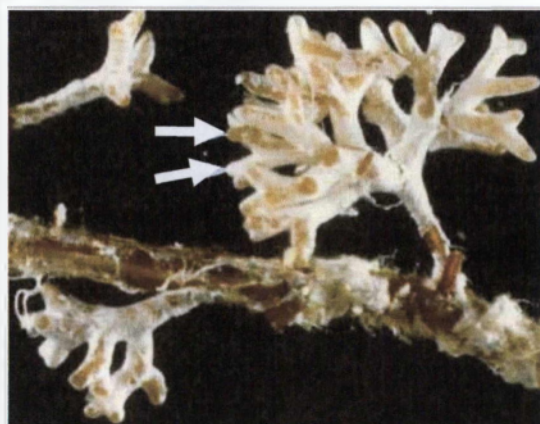
Οι μυκορριζικοί μύκητες παράγουν ένα **δίκτυο υφών** στο έδαφος. Αυτό το δίκτυο



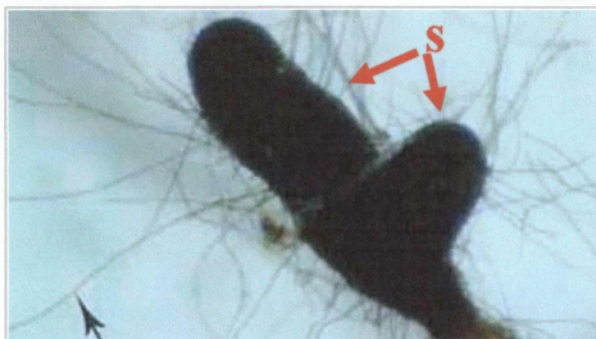
Εικόνα 38. Μυκητιακές δομές εκτομυκορριζας στο έδαφος

αποτελείται από τα μεμονωμένα **σκέλη υφών** ή και σχετικά αδιαφοροποίητες δέσμες υφών που ονομάζονται **μυκηλιακά σκέλη** (Agerer 1991). Μερικοί μύκητες μπορούν να παράγουν **ριζόμορφα**, που περιέχουν εξειδικευμένες υφές τα **σκληρότια**¹, τα οποία είναι ανθεκτικές δομές αποθήκευσης. Οι εδαφολογικές υφές λειτουργούν κοντά στην πηγή των

θρεπτικών ουσιών που αναδιανέμουν τους πόρους για την αναπαραγωγή ή την μυκορριζική ανταλλαγή και λειτουργούν ως πολλαπλασιαστικό υλικό για την επιβίωση και την διαδόση του μύκητα.



Εικόνα 39. Εκτομυκορριζες μεταξύ του *Pinus radiata* και του μύκητα *Amanita muscaria*. Αυτή η ένωση έχει διακλαδιστεί σε ιδιαίτερα κοντές ρίζες με πολλές άκρες ρίζας (βέλη).



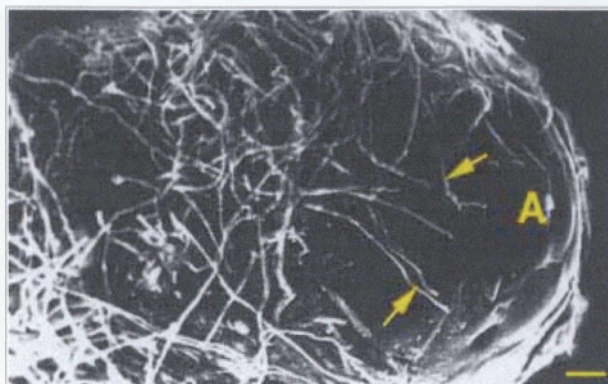
Εικόνα 40. Κοντές εκτομυκορριζικές ρίζες (S) του *Eucalyptus globulus* με το μύκητα *Cenococcium* - που έχει πυκνές μαύρες εξωτερικές υφές (βέλος).

2.2.3. Επαφή ρίζας και πολλαπλασιασμός υφών

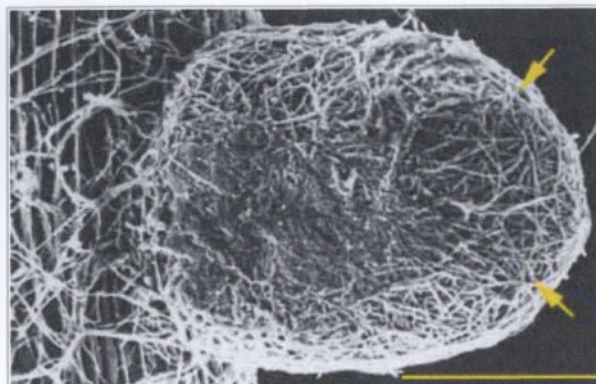
Η υφή αναγνωρίζει και συνδέεται με τα επιδερμικά κύτταρα της ρίζας κοντά στην κορυφή μιας ενεργά αυξανόμενης πλευρικής ρίζας. Αυτά τα αρχικά στάδια στην καθιέρωση των εκτομυκορριζικών ενώσεων εμφανίζονται στις δύο παρακάτω εικόνες ηλεκτρονικού

¹ Βλαστικές και αναπαραγωγικές κατασκευές που σχηματίζονται από ψευδοίστους του μυκηλίου. Είναι μικρά σκληρά σκούρα σωμάτια μεγέθους 0,2 με 10 mm, τα οποία εξωτερικά αποτελούνται από ψευδοπαρέγχυμα που καλείται **φλοιός** και εσωτερικά από προσέγγυμα που καλείται **εντεριόνη**.

μικροσκοπίου ανίχνευσης (SEM) που ελήφθησαν κατά τη διάρκεια μελέτης ανάπτυξης της εκτομυκόρριζας του *Pinus strobus* από τον Richi κ.α. (1988). Αυτή η επίδειξη έδειξε ότι οι υφές συνδέονται στην επιφάνεια της ρίζας 1-2 ημέρες μετά από την πρώτη επαφή. Το Hartig δίκτυο και ο μανδύας ήταν παρόν 2 με 4 ημέρες μετά από την επαφή της ρίζας από το μύκητα.



Εικόνα 41. Αρχικό στάδιο αποίκησης της ρίζας πεύκου από το *Pisolithus tinctorius*. Η υφή (βέλη) έχουν έρθει σε επαφή με τη ρίζα και αρχίζει να πολλαπλασιάζεται στην επιφάνειά κοντά στην κορυφή (A).



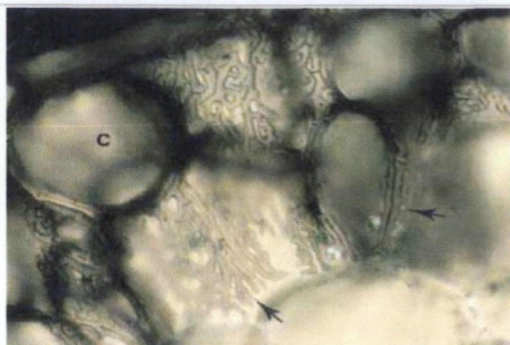
Εικόνα 42. Εικόνα SEM που παρουσιάζει το επόμενο στάδιο αποίκησης. Ο υφικός μανδύας (βέλη) έχει διαμορφώσει μια πυκνή κάλυψη στην επιφάνεια της ρίζας (βέλη).

2.2.4. Το Hartig δίκτυο

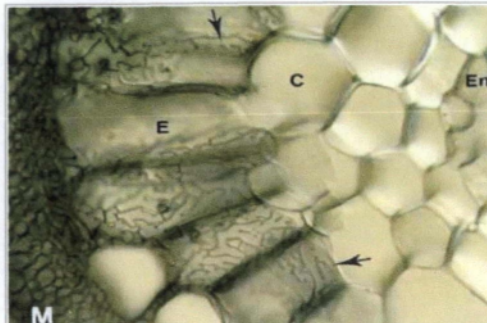
Η υφή διαπερνά τα κύτταρα του ξενιστή και διακλαδώνετε για να διαμορφώσει μια δαιδαλώδη δομή που αποκαλείται Hartig δίκτυο. Τα αγγειόσπερμα με εκτομυκόρριζες όπως ο Ευκάλυπτος, *Betula*, *Populus*, *Fagus*, *Shorea*, κ.λπ., έχουν συνήθως ένα στρώμα κυττάρων Hartig δικτύου που είναι περιορισμένο στην επιδερμίδα. Αυτό αντιπαραβάλλεται με τη χαρακτηριστική κατάσταση των Γυμνόσπερων όπως το πεύκο, όπου οι υφές του δικτύου Hartig επεκτείνονται βαθιά στο φλοιό. Δομικά χαρακτηριστικά των ριζών ξενιστών, ιδιαίτερα στα κύτταρα της υποδερμίδας περιορίζουν τις υφές των εκτομυκορριζικών μυκήτων στην επιδερμίδα στα περισσότερα Αγγειόσπερμα. Η διείσδυση της υφής στα Γυμνόσπερμα μπορεί επίσης να σταματήσει σε μερικές περιπτώσεις από τα χαρακτηριστικά γνωρίσματα των τοιχωμάτων.

Το τμήμα που βρίσκονται οι μυκόρριζες επάνω στην ρίζα εμφανίζεται αρκετά χιλιοστά πίσω από την άκρη της ρίζας (ως αποτέλεσμα του χρόνου που απαιτείται για τον μυκορριζικό σχηματισμό), αλλά οι υφές του Hartig δικτύου γερνούν στις παλαιότερες περιοχές από την άκρη της ρίζας (Massicotte κ.α. 1987). Συνεπώς, η δραστηριότητα του Hartig δικτύου εξαρτάται από την ηλικία της ρίζας και την αύξηση της ρίζας. Ο μανδύας στις παλαιότερες ρίζες παραμένει γενικά και αφότου οι ενώσεις έχουν γίνει ανενεργές. Οι

παλαιότερες εκτομυκorrhίζες ρίζες λειτουργούν πιθανώς ως δομές αποθήκευσης και πολλαπλασιαστικού υλικού (propagules).



Εικόνα 43. Άποψη εκτομυκorrhίζας σε *Pinus strobus*. Αυτή η εικόνα επιδεικνύει πώς οι υφές του Hartig δικτύου (βέλη) τυλίγουν τα κύτταρα του φλοιού (C).



Εικόνα 44. Εγκάρσιο τμήμα εκτομυκorrhίζας του *Populus tremuloides* που παρουσιάζει τις δαιδαλώδες υφές του Hartig δικτύου (βέλη) γύρω από τα επιμηκωμένα επιδερμικά κύτταρα.

C = κύτταρο φλοιών,
E = επιδερμικό κύτταρο, M = μανδύας,
En = ενδοδερμίδα

Πίνακας 4. Οικογένειες και γένη των φυτών με εκτομυκorrhιζικές ενώσεις

Οικογένεια	Γένος
<i>Betulaceae</i>	<i>Alnus, Betula, Carpinus, Ostrya, Ostryopsis</i>
<i>Caesalpiniaceae</i>	<i>Anthonotha, Afzelia, Berlinia, Brachystegia, Eperua, Gilbertiodendron, Intsia, Isoberlinia, Julbernardia, Microberlinia, Monopetalanthus, Tetraberlinia</i>
<i>Casuarinaceae</i>	<i>Allocasuarina (Cassuarina)</i>
<i>Cistaceae</i>	<i>Helianthemum, Cistus, Tuberaria</i>
<i>Corylaceae</i>	<i>Corylus</i>
<i>Cyperaceae</i>	<i>Kobresia (herb)</i>
<i>Dipterocarpaceae</i>	<i>Anisoptera, Dipterocarpus, Hopea, Marquesia, Monotes, Shorea, Vateria</i>
<i>Ericaceae</i>	<i>Cassiope</i>
<i>Euphorbiaceae</i>	<i>Marquesia, Uapaca, Ampera, Poranthera</i>
<i>Papilionaceae (Fabaceae)</i>	<i>Gastrolobium, Gompholobium, Jacksonia, Mirbelia, Oxyllobium, Pericopsis</i>
<i>Fagaceae</i>	<i>Castanea, Castanopsis, Fagus, Nothofagus, Quercus</i>
<i>Gnetaceae</i>	<i>Gnetum</i>
<i>Meliaceae</i>	<i>Owenia</i>
<i>Mimosaceae</i>	<i>Acacia</i>
<i>Myrtaceae</i>	<i>Allosyncarpia, Agonis, Angophora, Baeckea, Eucalyptus, Leptospermum, Melaleuca, Tristania</i>
<i>Nyctaginaceae</i>	<i>Neea, Pisonia</i>
<i>Pinaceae</i>	<i>Abies, Cathaya, Cedrus, Keteleeria, Larix, Picea, Pinus, Pseudolarix, Pseudotsuga, Tsuga</i>
<i>Polygonaceae</i>	<i>Polygonum</i>
<i>Rhamnaceae</i>	<i>Pomaderris, Trymalium</i>
<i>Rosaceae</i>	<i>Dryas</i>
<i>Salicaceae</i>	<i>Populus, Salix</i>
<i>Tiliaceae</i>	<i>Tilia</i>

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 3^ο

ΡΥΘΜΙΣΗ ΤΗΣ ΣΥΜΒΙΩΣΗΣ

3.1. Ρύθμιση της συμβίωσης

Για να η καθιερωθεί συμβίωση, θα πρέπει να προηγηθεί ένα μοριακό σήμα που θα επιφέρει φυσιολογικές και ανατομικές αλλαγές και στους δυο συνεργάτες. Υπάρχουν, διάφορα και απαραίτητα, βήματα που οδηγούν στο σχηματισμό μιας λειτουργικής μυκόρριζας. Κάθε ένα από τα οποία μπορεί να απαιτήσει την αποστολή των κατάλληλων σημάτων από το ένα μέλος της συμβίωσης, που ακολουθείται από την αναγνώρισή τους από το άλλο μέλος. Μια αποτυχία είτε στο κατάλληλο σήμα είτε στη σωστή αναγνώριση των σημάτων οδηγεί σε αποτυχία καθιέρωσης της συμβίωσης. Αυτά τα σήματα μπορούν να ανταλλαχθούν μεταξύ του μύκητα και των φυτών ξενιστών: α) στη ριζόσφαιρα, β) στο σημείο σύνδεσης και γ) μέσα στην ίδια την ρίζα. Ο ξενιστής εκπέμπει το σήμα στη ριζόσφαιρα και αυτό μπορεί να έχει επιπτώσεις στη βλάστηση των σπορίων, στο ποσοστό επέκτασης των μυκηλίων, και στην κατεύθυνση της επέκτασης των **σωλήνων μικροβίων**. Τα σήματα στην επιφάνεια της ρίζας μπορούν να ρυθμίσουν την προσκόλληση και τη διείσδυση. Τα σήματα μέσα στη ρίζα μπορούν να επηρεάσουν το σχηματισμό των μυζητήρων, το ποσοστό μεταφοράς υδατανθράκων στο μύκητα, το ποσοστό της μυκητιακής αύξησης μέσα στη ρίζα, την πιθανότητα για τη νέα μόλυνση και την παραγωγή κύστεων και των σπορίων.

Οι ρίζες παράγουν μια ποικιλία υδροδιαλυτών και πτητικών οργανικών συνθέσεων, μερικές από τις οποίες είναι άμεσα διαθέσιμες στους οργανισμούς της ριζόσφαιρας. Αυτές οι ενώσεις μπορούν να χρησιμεύσουν ως θρεπτικές πηγές, ακόμη και ως γενετικά ρυθμιστικά σήματα για τις μυκόρριζες πριν από τη μόλυνση. Πολλές από τις ενώσεις που παράγονται από τις ρίζες τρέφουν επίσης καλά την ανεπτυγμένη μικροχλωρίδα της ριζόσφαιρας. Η μικροχλωρίδα αυτή οποία μπορεί επίσης να απελευθερώσει ενώσεις που να έχουν επιδράσεις στους μυκορριζικούς μύκητες. Πράγματι, τα εδαφολογικά μικρόβια μπορούν να παραγάγουν τις ουσίες που υποκινούν μέρος της μυκητιακής βλάστησης των σπορίων. Δεδομένου ότι οι ρίζες διατηρούν μια σχετικά υψηλή συγκέντρωση των μικροβίων στη ριζόσφαιρα έναντι των υπόλοιπων στρωμάτων εδάφους, είναι πιθανό η υποκίνηση των μυκορριζικών μυκήτων από τις ρίζες στη φύση να οφείλεται έμμεσα στα αποτελέσματα ενός ή περισσότερων από αυτούς τους μικροοργανισμούς.

Για μερικά παρασιτικά φυτά, για την καθιέρωση της συμβίωσης μπορούν να περιληφθούν πολλαπλά σήματα. Στην ένωση μεταξύ του παρασιτικού *Striga sp* και των αγγειόσπερμων ξενιστών τους είναι ευδιάκριτες, οι χαρακτηριστικές φαινολικές ενώσεις του είδους που απαιτούνται σε πολύ χαμηλές συγκεντρώσεις για τη βλάστηση των σπορίων καθώς επίσης και

για το σχηματισμό μυζητήρων. Και οι δύο προηγούμενες διεργασίες είναι απαραίτητες για τον επιτυχή παρασιτισμό. Οι ενώσεις που προκαλούν τη βλάστηση των σπορίων του *Striga* σταθεροποιούνται από τις ρίζες του ξενιστή. Δεδομένου ότι η βλάστηση απαιτεί μια σχετικά μακροχρόνια έκθεση (ώρες) στην ένωση και επειδή η ένωση είναι χημικά ασταθής, οι σπόροι του παρασίτου πρέπει να είναι αρκετά κοντά στο ζωντανό ξενιστή για να βλαστήσουν. Ο σχηματισμός μυζητήρων μπορεί να εμφανιστεί μόνο μετά από επαφή με τις ρίζες.

Υπάρχουν κάποια στοιχεία που οδηγούν στο πιθανά συμπέρασμα ότι τα σπόρια των μυκορριζικών μυκήτων πριν, αλλά και αμέσως μετά από τη βλάστηση είναι ανίκανα να συνθέσουν DNA. Ο ξενιστής τους μπορεί να παρέχει τα κατάλληλα σήματα που κινούν αυτήν τη διαδικασία και ελέγχουν και άλλα γενετικά γεγονότα. Ο σχηματισμός κονδύλων από πλήθος ριζόβιων μπορεί να χρησιμεύσει ως πρότυπο. Ο σχηματισμός κονδύλων ελέγχεται από τα ριζόβια γονίδια *nodABC*. Η μεταγραφή αυτών των γονιδίων ρυθμίζεται από τα προϊόντα του ρυθμιστικού γονιδίου *nodD* και από έναν φαινολικό παράγοντα στα έκκριματα της ρίζας. Οι φλαβονοειδείς ενώσεις αυξάνουν την βλάστηση σπορίων της μυκόρριζας, την αύξηση των υφών και την έκταση της μυκορριζικής μόλυνσης (Koiide και Schreiner 1992).

Στις χαμηλές συγκεντρώσεις, οι φαινολικές ενώσεις εμφανίζονται να είναι σχεδόν καθολικά σηματοδότες των μορίων. Εκτός από τη χρήση τους στην επικοινωνία μεταξύ φυτών ξενιστών και των αμοιβαίων βακτηριδίων όπως τα *Rhizohium*, χρησιμοποιούνται για την επικοινωνία μεταξύ των φυτών ξενιστών και των παρασιτικών βακτηριδίων όπως το αγροβακτήριο. Στις υψηλές συγκεντρώσεις, πολλά από αυτά τα μόρια σημάτων είναι αλληλοπαθητικά ή αντιμικροβιακά. Αυτό δείχνει ότι πολλοί οργανισμούς που συμβιώνουν και που συνδέονται με τα αυτότροφα φυτά έχουν μάθει να χρησιμοποιήσουν τις αμυντικές ενώσεις των ξενιστών ως συνθήματα αναγνώρισης.

Ο επιτυχής παρασιτισμός συνδέεται συχνά είτε με την αντίσταση στην άμυνα των ξενιστών είτε την αποτυχία να προκληθεί η αμυντική απάντηση. Η παραγωγή χιτίνης είναι μια αμυντική απάντηση που προκαλείται συνήθως στα φυτά από την εισβολή μυκήτων. Μια άλλη κοινή υπεράσπιση ενάντια στην εισβολή από τα παθογόνα είναι η παραγωγή και η γρήγορη τοπική συσσώρευση αντιμικροβιακών ενώσεων, των οποίων ο σχηματισμός προκαλείται από την εισβολή των μυκήτων. Οι φαινολικές ενώσεις που υιοθετούνται από τα φυτά για την υπεράσπιση τους από τους μύκητες εμφανίζονται να είναι κοινές. Πολλές φαινολικές ενώσεις έχουν αντιμικροβιακές ιδιότητες. Οι φαινολικές ενώσεις μπορούν να αδρανοποιήσουν τα μυκητιακά ένζυμα και εάν είναι πολυμερισμένες μπορούν

να ενεργήσουν ως φυσικά εμπόδια στη διείσδυση. Πολλές από αυτές τις φαινολικές υπερασπίσεις εξαρτώνται από την υπεροξειδάση, ένζυμο το οποίο καταλύει την οξειδωση των σημαντικών φαινολικών ενώσεων του κυτταρικού τοιχώματος.

Κατά συνέπεια, ενώ η μόλυνση από τις μυκόρριζες εμφανίζεται να εκκινεί μερικές αμυντικές υπερασπίσεις από τα φυτά, οι υπερασπίσεις αυτές μπορούν να μην προχωρήσουν στην πληρέστερη έκφρασή τους στα είδη φυτών που συνεργάζονται με μύκητες. Η αναγνώριση και η παραγωγή σήματος μπορούν να χρησιμεύσουν στο να αποτρέψουν μια πραγματική υπεράσπιση και να επιτρέψουν την καθιέρωση της συμβίωσης.

3.1.1. Ρύθμιση της μόλυνσης των φυτών ξενιστών

Η ρύθμιση της συμβίωσης περιλαμβάνει των συνδυασμό εκείνων των μηχανισμών που είτε ορίζουν είτε προωθούν τη μόλυνση από τους μύκητες, ανάλογα με τις περιβαλλοντικές συνθήκες. Τα φυτά ξενιστές έχουν αναπτύξει μηχανισμούς που βελτιστοποιούν την ικανότητά τους στην ρύθμιση της έκτασης της μυκορριζικής μόλυνσης σύμφωνα με τις αλλαγές που συμβαίνουν στο περιβάλλον. Αυτό το είδος της ρύθμισης εμφανίζεται να είναι κοινό σε πολλές άλλες αμοιβαιότητες. Εντούτοις, είναι σαφές ότι στη βελτιστοποίηση της ικανότητάς του ο μύκητας μπορεί να υιοθετήσει στρατηγικές που μικραίνουν πραγματικά την ικανότητα άμυνας των φυτών ξενιστών. Τα στοιχεία ότι τα φυτά ξενιστές ρυθμίζουν ενεργά τις μολύνσεις με έναν τρόπο που βελτιστοποιεί την ικανότητά τους προέρχονται από διάφορους τύπους μελετών στους οποίους ερευνήθηκε η επίδραση του περιβάλλοντος στη μόλυνση. Εάν παραδείγματος χάριν, τα φυτά ξενιστές ρυθμίζουν τη μόλυνση ώστε να αποκτηθεί αποτελεσματικότερα ο απαραίτητος φώσφορος για τις δεδομένες δαπάνες άνθρακα, τότε οι μυκορριζικές μολύνσεις θα ήταν περιορισμένες εάν η φωτοσυνθετική απόκτηση άνθρακα περιορίζονταν από κάποιον παράγοντα εκτός από το φώσφορο. Πράγματι, όταν περιορίζεται η φωτοσύνθεση από το φως το ποσοστό στο οποίο η μυκορριζική μόλυνση καθιερώνεται ή ο αριθμός των παραγόμενων σπορίων συχνά μειώνεται.

Τα φυτά ξενιστές μπορούν να χρησιμοποιήσουν πολλούς μηχανισμούς για να ρυθμίσουν τις μυκορριζικές μολύνσεις: (α) τα χημικά σήματα μπορούν να παραχθούν από τον ξενιστή για να αυξήσουν το ποσοστό μόλυνσης, (β) οι αμυντικές χημικές ουσίες ή οι δομές μπορούν να χρησιμοποιηθούν επιλεκτικά για να περιορίσουν τη μόλυνση και (γ) ο ξενιστής μπορεί να ρυθμίσει το ποσοστό στο οποίο οι υδατάνθρακες περνούν στο μύκητα.

3.1.2. Ρύθμιση από τα χημικά ερεθίσματα

Η μυκητιακή βλάστηση των σπορίων, η επέκταση των μυκηλίων, ακόμα και η κατεύθυνση της επέκτασης των μυκηλίων είναι ευαίσθητες σε διάφορες ενώσεις που βρίσκονται στη ριζόσφαιρα. Τέτοιες ενώσεις είναι το CO₂, οι διάφορες πτητικές ουσίες που παράγονται από τις ρίζες, εκκρίματα της ρίζας, και βακτηριακά προϊόντα. Οποιοδήποτε από αυτά τα "σήματα" θα μπορούσαν να δείξουν την παρουσία μιας ενδεχομένως κατάλληλης ρίζας και με αυτόν τον τρόπο να λειτουργήσουν για να αυξήσουν τις πιθανότητες της μόλυνσης.

Τα εκκρίματα της ρίζας έχουν αποδειχθεί ότι αυξάνουν τη βλάστηση των μυκηλίων της κυστο-δενδροειδούς μυκόρριζας. Καθώς το μυκήλιο πλησιάζει τη ρίζα, η επιμήκυνση του μπορεί να επιταχυνθεί από τα εκκρίματα της ρίζας και από άλλες ενώσεις που συνδέονται με τις ρίζες. Σχετικές έρευνες έχουν δείξει ότι τα διαλυτά εκκρίματα ρίζας, είτε μόνα τους είτε σε συνδυασμό με τις πτητικές ουσίες της ρίζας, αυξάνουν την επιμήκυνση των μυκηλίων. Οι περισσότερες μολύνσεις αρχίζουν μέσω των σπορίων, και τα μολυσμένα κομμάτια ρίζας που περιέχουν τις βιώσιμες υφές, ακόμα και οι κύστες, μπορούν να είναι μολυσματικές. Η ποιότητα των εκκριμάτων, εκτός από την ποσότητά τους, είναι σημαντική στην ρύθμιση της μυκορριζικής μόλυνσης. Οι φλαβονοειδείς ενώσεις που εκκρίνονται από τις ρίζες μπορούν να υποκινήσουν έντονα τις κυστο-δενδροειδείς μυκόρριζες. Τα φλαβονοειδή *apigenin*, *naringenin*, και το *hesperilin*, που μπορούν να παραχθούν από τα γονίδια *nodABC*, αυξάνουν την μυκορριζική επέκταση των μυκηλίων.

Στο έδαφος, οι πτητικές ενώσεις μπορούν να διασκορπιστούν μακριά από τις ρίζες ταχύτερα και σε μεγαλύτερες αποστάσεις από όσο μπορούν τα διαλυτά εκκρίματα τους. Επομένως, μπορούν να χρησιμοποιηθούν καλύτερα ως τρόπος επικοινωνίας για μερικά είδη φυτών-μυκήτων. Πράγματι, οι πτητικές ουσίες έχουν πολλούς ρυθμιστικούς ρόλους για τα διάφορα συστατικά της εδαφολογικής μικροχλωρίδας. Υπάρχουν στοιχεία ότι οι πτητικές ουσίες που παράγονται από τις ρίζες επηρεάζουν το ποσοστό και την έκταση της αύξησης των μυκορριζικών υφών καθώς επίσης και την κατεύθυνση της αύξησης.

3.1.3. Ρύθμιση από τις χημικές ουσίες άμυνας

Ενώ η χιτινάση μπορεί να χρησιμοποιηθεί για να εμποδίσει τους μυκορριζικούς μύκητες, η χιτινάση των ξενιστών είναι επίσης απαραίτητη για την παραγωγή μυζητήρων (δενδροειδή). Τα δενδροειδή περιβάλλονται από πολύ λεπτά τοιχώματα και κατά ένα μεγάλο

μέρος χωρίς χιτίνη. Εκτός από τον πιθανό ρόλο των αμυντικών χημικών ουσιών και η ανατομία της ρίζας μπορεί να διαδραματίσει έναν ρόλο στον καθορισμό του ποσοστού στο οποίο αναπτύσσονται οι εσωτερικές μολύνσεις.

Ο σχηματισμός όγκου γύρω από τις υφές εισβολής μπορεί να είναι μια μέθοδος για τη μυκορριζική μόλυνση. Επίσης και άλλες πτυχές της ανατομίας της ρίζας είναι σημαντικές. Τα κανάλια του αέρα μέσα στις ρίζες, επιτρέπουν την ταχεία ανάπτυξη των εσωτερικών υφών και ως εκ τούτου τη γρήγορη μετακίνηση του μετώπου της μόλυνσης κατά μήκος της ρίζας. Ο φελλός των εξωδερμικών κυτταρικών τοιχωμάτων, μπορεί να αποτρέψει την εισβολή στα συγκεκριμένα κύτταρα και μπορούν έτσι να υιοθετηθούν ως μηχανισμός μείωσης της μόλυνσης.

3.1.4. Ρύθμιση από τον έλεγχο της μεταφοράς υδατανθράκων

Ο έλεγχος της δραστηριότητας των μυκορριζικών μυκήτων από τα φυτά ξενιστές θα μπορούσε να γίνει μέσω της ρύθμισης της μεταφοράς υδατανθράκων, επειδή ο μύκητας στηρίζεται εξ ολοκλήρου ή σχεδόν εξ ολοκλήρου στον ξενιστή του για την προμήθεια του απαραίτητου άνθρακα. Αυτό μπορεί να συμβεί με διάφορους τρόπους: (α) αλλαγή της κατανομής υδατανθράκων στο σύστημα ρίζας, (β) αλλαγή του ποσοστού έκκρισης υδατανθράκων από τις ρίζες, (γ) έλεγχος του αριθμού δενδροειδών και (δ) ρύθμιση της μεταφοράς των υδατανθράκων στα δενδροειδή.

Όταν η διαθεσιμότητα του φωσφόρου αυξάνεται, η κατανομή του άνθρακα στη ρίζα σε σχέση με το βλαστό συχνά μειώνεται. Εντούτοις, σε άλλες θέσεις, οι τοπικά υψηλές διαθεσιμότητες του φωσφόρου μπορούν να προκαλέσουν έναν τοπικό πολλαπλασιασμό των ριζών και των μυκορριζικών υφών που, φυσικά, απαιτεί μια αύξηση στον άνθρακα που διατίθεται για την αύξηση της ρίζας.

Έχει βρεθεί από διάφορες μελέτες πως στις μεμβράνες της ρίζας γίνονται διαιρέσεις καθώς ο χώρος του φωσφόρου μειώνεται (Koide και Schreiner 1992). Η αυξανόμενη έκκριση λόγω της μειωμένης ποσότητας του φωσφόρου υποκινεί τη μυκητιακή δραστηριότητα η οποία οδηγεί σε ενισχυμένη μόλυνση. Η έκκριση της ρίζας έχει αποδειχθεί να επηρεάζεται από την εδαφική θερμοκρασία, το αναπτυξιακό καθεστώς των ξενιστών και τη σκίαση. Σε κάθε περίπτωση, ανεξάρτητα από την ποσότητα του φωσφόρου των ξενιστών, το ποσοστό έκκρισης συσχετίζεται με την έκταση της μυκορριζικής μόλυνσης.

Τα εκκρίματα της ρίζας και άλλες ενώσεις στη ριζόσφαιρα μπορούν να μην επαρκούν για να ικανοποιήσουν τις ενεργειακές ανάγκες του μύκητα. Κατά συνέπεια, τουλάχιστον

κάποια μεταφορά υδατανθράκων στο μύκητα θα πρέπει να εμφανιστεί μέσα στις ρίζες. Υπάρχουν πολλά στοιχεία ότι ο ανεφοδιασμός υδατανθράκων μέσα στη ρίζα μπορεί να επεκτείνει τη μυκορριζική μόλυνση. Το γεγονός ότι μερικά δενδροειδή περιορίζονται στον εσωτερικό φλοιό μπορεί να οφείλεται στις κινήσεις υδατανθράκων από τον κεντρικά αγγεία στην επιδερμίδα.

Ένας τρόπος που το φυτό ξενιστής μπορεί να ρυθμίσει τη μεταφορά υδατανθράκων μέσα στη ρίζα είναι με τη ρύθμιση του αριθμού των μυζητήρων. Οι μηχανισμοί που οδηγούν στην εγκατάσταση των μυζητήρων είναι άγνωστοι. Είναι όμως πιθανό να περιλάβουν τη σηματοδότηση, τη ρύθμιση των γεγονότων αναγνώρισης του αριθμού των μυζητήρων μέσω της εκλεκτικής σηματοδότησης για νέο σχηματισμό μυζητήρα ή την εκλεκτική υποβάθμιση των παλαιών. Τέλος η ρύθμιση του βαθμού με τον οποίο οι υδατάνθρακες μπορούν να μεταφερθούν στις επιφάνειες των μυζητήρων παίζουν σπουδαίο ρόλο (Koide και Schreiner 1992).

Η μεταφορά υδατανθράκων μέσα στις ρίζες μπορεί επίσης να ρυθμιστεί από τον ξενιστή στο σημείο επαφής με τα δενδροειδή. Κάποια στοιχεία προτείνουν, ότι ο μύκητας μπορεί να έχει το μερικό έλεγχο της μεταφοράς υδατανθράκων. Η μόλυνση αυξάνει συχνά το φωσφόρου στα φυτά ξενιστές. Εντούτοις, σε μερικές περιπτώσεις για μια δεδομένη συγκέντρωση φωσφόρου στη ρίζα τα μυκορριζικά φυτά έχουν μεγαλύτερα ποσοστά έκκρισης (Koide και Schreiner 1992). Στην πραγματικότητα, παρά την κατοχή μεγαλύτερων συγκεντρώσεων φωσφόρου, τα μυκορριζικά φυτά μπορούν πραγματικά να έχουν μεγαλύτερα ποσοστά έκκρισης.

3.2. Η συμβιωτική κατάσταση

Σε όλους τους τύπους μυκόρριζας το λειτουργικό μυκήλιο που συνδέεται με τις ρίζες υπάρχει σε δύο φάσεις: μια εξωτερική εδαφική φάση και μια φάση στη στενή ένωση με τη ρίζα. Στις εξωτερικές φάσεις περιλαμβάνονται, οι υφές ή τα μυκήλια έξω από τη ρίζα και τα εδαφολογικά στρώματα αποικισμού. Αυτό το δίκτυο μυκηλίων, που δεν διαφέρει πολύ τουλάχιστον στη δομή από το σαπροφυτικό μυκήλιο, είναι σαφώς μεγάλης σπουδαιότητας στην απόκτηση θρεπτικών στοιχείων από το μύκητα και από τα φυτά καθώς και στην ανακύκλωση στο οικοσύστημα. Οι εξωτερικές και εσωτερικές φάσεις μαζί αντιπροσωπεύουν τα σημαντικά συστατικά των οποίων η φυσιολογική δραστηριότητα είναι ουσιαστική για την

ένταξη του μύκητα σε μια λειτουργική μονάδα με τη ρίζα (Gianinazzi-Pearson και Smith 1993).

3.2.1. Φάσεις προ-μόλυνσης

Η ανάπτυξη των μυκηλίων της μυκόρριζας επηρεάζεται από τη δραστηριότητα της ρίζας πριν ξεκινήσει η επαφή, αν και η ιδιομορφία των παρατηρηθέντων αποτελεσμάτων ποικίλλει ανάλογα με τον τύπο τις μυκόρριζας. Τα εκκρίματα τις ρίζας υποκινούν τη βλάστηση των σπορίων και την αύξηση των υφών της εκτομυκόρριζας και της κυστο-δενδροειδούς μυκόρριζας. Η βλάστηση των βασιδιόσπορων των εκτομυκορριζικών ειδών προκαλείται από τις ρίζες των δέντρων, αλλά γενικά όχι από εκείνες των ποωδών φυτών.

3.2.2. Αποίκιση των ιστών ξενιστών

Οι πιο εμφανείς αλλαγές στη συμπεριφορά της μυκόρριζας εμφανίζονται όταν αναπτύσσονται οι υφές στους ιστούς των ξενιστών. Στις εκτομυκορριζικές ενώσεις, η επαφή μεταξύ του μυκηλίου και της επιφάνειας της ρίζας οδηγεί στη διαφοροποίηση μίας υφής σε ένα απρεσσόριο, από το οποίο στη συνέχεια η υφή διεισδύει στους ιστούς των ξενιστών. Μετά από αυτό το βήμα, οι ερικοειδείς ή ορχεοειδείς μυκόρριζες αναπτύσσονται έντονα ως υφές σπείρες ή βρόχοι μέσα στα κύτταρα των ξενιστών. Στις κυστο-δενδροειδείς μυκορριζικές ενώσεις, οι διαφορετικοί ιστοί μιας ενιαίας ρίζας επηρεάζουν τον τρόπο με τον οποίο αναπτύσσεται το εσωτερικό μυκητιακό μυκήλιο. Μετά από το σχηματισμό ενός απρεσσορίου στην επιφάνεια της ρίζας, οι μυκητιακές υφές είτε εισέρχονται στους μεσοκυττάριους χώρους του φλοιού είτε εισέρχονται μέσα στα κύτταρα. Μερικές φορές μέσα στον παρεγχυματώδη ιστό του φλοιού οι μονάδες μόλυνσης που διαδίδονται από τη διαμήκη αύξηση των μεσοκυττάριων υφών, ενδεχομένως βοηθούνται από την υδρόλυση των συστατικών του τοιχώματος. Τέλος, οι υφές διακλαδίζονται στα παρεγχυματικά κύτταρα και αναπτύσσουν τα ιδιαίτερα διακλαδισμένα ενδοκυτταρικά δενδροειδή.

Το μυκήλιο έξω από τη ρίζα έχει έναν παχύ πολυστρωματικό τοίχωμα που περιέχει πολυμερισμένη κρυστάλλικη χιτίνη. Η σύνθεση αυτή παραμένει σταθερή δεδομένου ότι οι υφές διαπερνούν τα εξωτερικά στρώματα των κυττάρων της ρίζας ξενιστών. Όταν οι υφές αναπτύσσονται στο παρέγχυμα, το μυκητιακό τοίχωμα αραιώνει και στις ενδοκυτταρικές υφές που διαμορφώνουν τα δενδροειδή χάνει την πολυστρωματική, ινώδη σύστασή του, που γίνεται άμορφη και ο πολυμερισμός της χιτίνης είναι ελλιπής.

Από τις γενικές αλλαγές που εμφανίζονται στο μυκορριζικό μυκήλιο κατά τη διάρκεια της στενής ανάπτυξης με τις ρίζες, η σημαντικότερη είναι η καθιέρωση μιας μεγάλης

επιφάνειας αλληλεπίδρασης με τον ξενιστή. Αυτό αποτελείται από τις μεμβράνες και των δύο οργανισμών, που χωρίζονται από έναν απόπλαστη ποικίλης σύνθεσης, και στις οποίες οι θρεπτικές ουσίες και τα αναπτυξιακά σήματα πρέπει να μεταφερθούν και προς τις δύο κατευθύνσεις.

3.2.3. Αποίκηση από τους κυστο-δενδροειδείς μύκητες

Η μυκητιακή ανάπτυξη αρχίζει με τη βλάστηση των υφών από τα λανθάνοντα σπόρια. Ελλείψει φυτών ξενιστών, οι κυστο-δενδροειδείς μύκητες παρουσιάζουν περιορισμένη αύξηση υφών ενώ παρουσία των εκκριμάτων της ρίζας η αύξηση και η διακλάδωση των υφών αυξάνεται έντονα (Tamasloukht κ.α. 2003). Αυτή η προσυμβιωτική μυκητιακή αντίδραση είναι χαρακτηριστική από την ενεργοποίηση των συγκεκριμένων γονιδίων που ακολουθείται από φυσιολογικές και μορφολογικές αλλαγές. Σε αντάλλαγμα, τα βλασταίνοντα σπόρια παράγουν διαχεόμενους παράγοντες που γίνονται αντιληπτοί από τις ρίζες των φυτών και οδηγούν στην έκφραση των συγκεκριμένων γονιδίων ακόμη και ελλείψει άμεσης φυσικής επαφής.

Μετά από την πρώτη φυσική επαφή μεταξύ των υφών και των ριζών των φυτών, τα απρεσσόρια των μυκήτων διαπερνούν διαδοχικά την επιφάνεια της ρίζας αποικίζοντας στο κυψελοειδές διάστημα του φλοιού της. Τα φυτά μεσολαβούν ενεργά τουλάχιστον σε δύο βήματα και επιτρέπουν στο μύκητα να διαπεράσει την επιδερμίδα: α) αντικλινή κυτταρικά τοιχώματα δύο παρακείμενων επιδερμικών κυττάρων χωρίζονται το ένα από το άλλο κοντά στις μυκητιακές υφές και επιτρέπουν τη μεσοκυττάρια είσοδο των υφών και β) οι μυκητιακές υφές επιτρέπεται να περάσουν ενδοκυτταρικά μέσω ενός εξωδερμικού κυττάρου και ενός παρακείμενου κυττάρου από το φλοιό. Μετά από τη διείσδυση στο φλοιό, οι υφές εισέρχονται στα μεμονωμένα φλοιώδη κύτταρα της ρίζας. Εκεί μετά από επαναλαμβανόμενη διχοτομική διακλάδωση διαμορφώνουν μυκητιακές δομές (μυζητήρες) με μορφή δέντρου που ονομάζονται δενδροειδή.

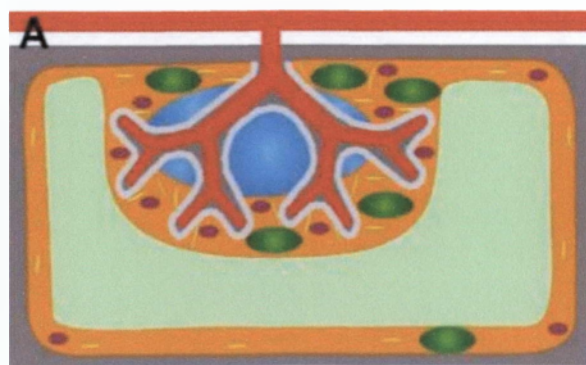
Ο σχηματισμός μυζητήρα είναι το κύριο χαρακτηριστικό της κυστο-δενδροειδούς μυκόρριζας και είναι αρμόδια για τη θρεπτική ανταλλαγή. Αντιπροσωπεύουν μια λύση στην αύξηση των υφών, καθώς αυτοί γερνούν τελικά και καταρρέουν μετά από 4-10 ημέρες της συμβίωσης. Οι μυκητιακές δομές αποβάλλονται στην συνέχεια εντελώς από το κύτταρο των φυτών, που ανακτεί την αρχική μορφολογία του. Έτσι τα κύτταρα του φλοιού είναι σε θέση να επιτρέψουν μια δεύτερη μυκητιακή διείσδυση και να σχηματιστεί ένας νέος μυζητήρας. Ο

κύκλος ζωής των κυστο-δενδροειδών μυκήτων ολοκληρώνεται με το σχηματισμό των εξωριζικών σπορίων, τα οποία μπορούν να εκκινήσουν την διαδικασία μιας άλλης αποίκησης.

Κατά τη διάρκεια της αποίκησης, ο μυζητήρας καταλαμβάνει ένα σημαντικό τμήμα του κυττάρου του φλοιού των φυτών, αλλά χωρίζεται από το πρωτόπλασμα των κυττάρων από ένα μέρος της μεμβράνης πλάσμα των ξενιστών, που ονομάζεται **periarbuscular μεμβράνη**. Η μεμβράνη αυτή περιβάλλει εντελώς το μυζητήρα, και οδηγεί σε αύξηση της επιφάνειας της μεμβράνης πλάσμα έως τέσσερις φορές. Αν και η periarbuscular μεμβράνη προέρχεται από τη μεμβράνη πλάσμα, έχει εντούτοις διαφορετικές ιδιότητες. Ειδικότερα, οι μεταφορείς του φωσφορικού άλατος βρέθηκαν στην periarbuscular μεμβράνη. Οι μεμβράνες πλάσμα που χωρίζουν τα φυτά από τους μύκητες αντιστοιχούν σε ένα νέο **αποπλαστικό** διαμέρισμα και αντιπροσωπεύουν τη συμβιωτική διεπαφή.

Η αποίκηση από μια ενδομυκόρριζα προκαλεί δραματικές αλλαγές στη μορφή και τον αριθμό των οργανιδίων στα κύτταρα του φλοιού της ρίζας. Τα κύτταρα του φλοιού ρίζας αναδιοργανώνονται μετά από τη διείσδυση των υφών. Το κεντρικό χυμοτόπιο τεμαχίζεται, ο όγκος του κυτταροπλάσματος και ο αριθμός των οργανιδίων των κυττάρων αυξάνονται σημαντικά, και οι πυρήνες κινούνται προς μια κεντρική θέση. Ο πυρήνας υποβάλλει τα κύτταρα σε υπερτροφία (Balestrini κ.α. 1994) και χαρακτηρίζεται από τον ενισχυμένο φθορισμό, την αυξανόμενη ευαισθησία νουκλεάσης, και τη διασπορά χρωματίνης. Αυτά τα γνωρίσματα απεικονίζουν μια υψηλότερη μεταγραφική δραστηριότητα του γονιδιώματος των φυτών στα αποικισμένα σε σύγκριση με τα μη-αποικισμένα κύτταρα.

Στην Εικόνα 45 περιγράφεται η μορφολογία ενός κυττάρου που περιέχει ένα δενδροειδή μυζητήρα (κόκκινο χρώμα) μέσα σε ένα κύτταρο φλοιού της ρίζας. Η μυκητιακή υφή διαπερνά τον κυτταρικό τοίχωμα (γκρίζο χρώμα) και διακλαδώνεται σχηματίζοντας ένα δενδροειδή. Το δενδροειδή περιβάλλεται από το κυτταρόπλασμα των φυτών (πορτοκάλι χρώμα) που περιέχει μεγάλο αριθμό οργανιδίων (πλαστίδια - σκούρο πράσινο χρώμα, μιτοχόνδρια - πορφυρό χρώμα, ενδοπλασματικό δίκτυο-κίτρινο χρώμα). Οι μυκητιακές υφές και το κυτταρόπλασμα φυτών χωρίζονται από τη



Εικόνα 45. Μορφολογία ενός κυττάρου του φλοιού της ρίζας που περιέχει δενδροειδή.

periarbuscular μεμβράνη (χρώμα ανοικτό γκρι). Ο πυρήνας των φυτικών κυττάρων (μπλε χρώμα) κινείται στο κέντρο του μυζητήρα. Τέλος το χυμοτόπο (ανοικτό πράσινο χρώμα) τεμαχίζεται και τα κομμάτια του μετά το μυζητήρα αναπτύσσονται πλήρως.

3.3. Ανάλυση της απάντησης των φυτών ξενιστών

Τα φυτά των περισσότερων ειδών είναι σε θέση να αξιοποιήσουν καλύτερα τα φτωχά εδάφη όταν το ριζικό τους σύστημα έχει συμβιωτική σχέση με μια μυκόρριζα. Η αποτελεσματικότητα της ένωσης στη βελτίωση της αύξησης των φυτών ξενιστών εμφανίζεται να εξαρτάται από ένα σύνολο παραγόντων. Αυτοί περιλαμβάνουν τις διαφορετικές πτυχές της θρεπτικής φυσιολογίας των ξενιστών, τη διαθεσιμότητα του μυκητιακού εμβολίου, τη συμβατότητα μεταξύ των δεδομένων φυτών ξενιστών και των μυκορριζικών μυκήτων και τη δυνατότητα του εξωτερικού μυκηλίου να αυξήσει την εισροή του φωσφόρου μέσα στο σύστημα της ρίζας (αυτό εξαρτάται και από εδαφολογικούς παράγοντες).

Τα φυτά ξενιστές μπορούν να είναι σε θέση να ρυθμίσουν το βαθμό στον οποίο τα συστήματα της ρίζας τους συμβιώνουν με μια μυκόρριζα. Τα επίπεδα μόλυνσης μειώνονται καθώς αυξάνεται ο εφοδιασμός εδαφικού φωσφόρου. Αυτό επιτρέπει στον ξενιστή να αποφύγει την περιττή κατανάλωση ενέργειας που απαιτείται για τη δημιουργία και τη συντήρηση της μυκητιακής βιομάζας που δίνει μικρό όφελος σε σχέση με την αυξανόμενη εισροή φωσφόρου. Έναντι των μη-μυκορριζικών ριζών, η μυκόρριζα έχει μεγαλύτερη βιομάζα ανά μονάδα μήκους, λόγω του μυκητιακού μυκηλίου και του αυξανόμενου κυτταροπλάσματος των ξενιστών. Ο μυκητιακός ιστός αποτελεί το 10% περίπου του ξηρού βάρους της μυκόρριζας.

Παράγοντες που επηρεάζουν το ποσοστό αύξησης των φυτών

1. Εσωτερική συγκέντρωση P
2. Μέγεθος του συστήματος ρίζας
3. Μέγεθος των φυτών

Γενικά τα φυτά με τα θυσσανώδη ριζικά συστήματα και με καλά αναπτυγμένα ριζικά τριχίδια ανταποκρίνονται λιγότερο από τα αντίστοιχα με πασσαλώδες ριζικό σύστημα και με λίγα ριζικά τριχίδια. Κατά ένα μεγάλο μέρος οι μη-μυκορριζικές οικογένειες χαρακτηρίζονται από τον προηγούμενο τύπο συστήματος ρίζας. Πολλές σημαντικές οικογένειες φυτών, π.χ. *Gramineae*, που έχουν ινώδεις ρίζες, μπορούν να μολυνθούν από τις κυστο-δενδροειδείς μυκόρριζες αλλά δεν ανταποκρίνονται πολύ στην παρουσία τους.

Αυτές οι μολύνσεις αναφέρονται συχνά ως "προαιρετικές". Στα φυτά που ανταποκρίνονται περισσότερο στη μόλυνση, (μεταξύ των οποίων είναι πολλά τροπικά είδη μεγάλης γεωργικής σπουδαιότητας), μπορεί να παρατηρηθεί μια ελάχιστη ή μηδενική αύξηση όταν δεν υπάρχει η μόλυνση. Ο όρος "υποχρεωτική" μπορεί να χρησιμοποιηθεί σε αυτές τις μολύνσεις και συχνά ο ξενιστής καλείται "εξαρτώμενος" από τη μόλυνση (Janos 1987).

Έχουν γίνει διάφορες προσπάθειες για να υπολογισθεί το μέγεθος της συμβολής της συμβιωτικής σχέσης με τις μυκόρριζες στην παραγωγικότητα τους. Ο Gerdemann (1975) καθόρισε την ανταπόκριση ή τη σχετική μυκορριζική εξάρτηση (RFMD) ως το βαθμό κατά τον οποίο ένα φυτό απαιτεί την μόλυνση με μυκόρριζες ώστε να αποδώσει το μέγιστο της αύξησης του ή της παραγωγικότητας του σε ένα δεδομένο επίπεδο εδαφικής γονιμότητας. Αυτή η έννοια τροποποιήθηκε από τον Plenchette κ.α. (1983).

Η σχετική μυκορριζική εξάρτηση (RFMD) είναι:

$$RFMD = (W_m - W_n) / W_n$$

Όπου

W_m = Ξηρό βάρος των μυκορριζικών φυτών

W_n = Ξηρό βάρος των μη μυκορριζικών φυτών

Όταν το μυκορριζικό εμβόλιο εισάγεται στο έδαφος για να συμπληρώσει έναν γηγενή πληθυσμό τότε η μυκορριζική επίδραση από εμβολιασμό (MIE) υπολογίζεται από τον τύπο (Bagyaraj κ.α.1988):

$$(MIE) = (W_i - W_u) / W_i$$

Όπου

W_i = Ξηρό βάρος του εμβολιασμένου φυτού

W_u = Το ξηρό βάρος μη εμβολιασμένου φυτού

Αυτή η έκφραση είναι χρήσιμη στον καθορισμό του βαθμού στον οποίο οι εισαχθέντες μύκητες ανταγωνίζονται με τα γηγενή είδη ώστε να προκαλέσουν μια θετική ανταπόκριση στην αύξηση των φυτών.

Εάν το εμβόλιο πρόκειται να προστεθεί στο χώμα, τότε απαιτείται η παραγωγή μεγάλης ποσότητας των μυκητιακών πολλαπλασιαστικών υλικών. Αυτό μπορεί να επιτευχθεί σταδιακά. Σε πρώτο στάδιο οι αρχικοί πληθισμοί παράγονται σε δοχεία. Τα σπόρια που επιλέγονται για το αρχικό εμβόλιο μπορούν να ληφθούν από την τοπική περιοχή, από μια συλλογή πληθυσμών ή από μια εμπορική πηγή. Εάν απαιτούνται καθαροί πληθυσμοί είναι

απαραίτητο να απολυμανθεί το εδαφικό υποστρώματα πριν από την εισαγωγή του εμβολίου και των σπορίων.

Σε περίπτωση που ο εμβολιασμός δεν επιφέρει τα επιθυμητά αποτελέσματα τότε αυτή η αποτυχία μπορεί να αποδοθεί στην αδυναμία του εισαχθέντος εμβολίου να ανταγωνιστεί με τα γηγενή ενδόφυτα ή απλά στο γεγονός ότι τα τελευταία προσαρμόζονται καλύτερα και ζουν έτσι περισσότερο. Με εξαίρεση τις σοβαρά διαβρωμένες ή διαταραγμένες περιοχές και εκείνες που έχουν αφεθεί σε αγρανάπαυση για μερικά έτη τα περισσότερα εδάφη περιέχουν ένα εγγενές εμβόλιο. Η πολυπλοκότητα της διαδικασίας παραγωγής εμβολίου και οι αβεβαιότητες της επιτυχίας είναι τέτοιες που ίσως είναι καλύτερα να επιλέγεται ένα εγγενές εμβόλιο για να μεγιστοποιηθούν τα οφέλη. Προσθήκη οργανικού λιπάσματος ή άχυρου μπορεί να αυξήσει το μέγεθος και την επίδραση του εμβολίου στα καλλιεργημένα συστήματα, ενώ οι υψηλές δόσεις υπερφοσφορικών και οργώματος θα την μειώσουν.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 4^ο

ΦΥΣΙΟΛΟΓΙΑ ΤΩΝ ΜΥΚΟΡΡΙΖΙΚΩΝ ΜΥΚΗΛΙΩΝ

4.1. Κοινά χαρακτηριστικά των μυκορριζικών μυκήτων

Το σημαντικότερο κοινό γνώρισμα των μυκορριζών είναι η δυνατότητά τους να αναγνωρίσουν τις ρίζες των φυτών ξενιστών. Έτσι, μολύνουν τους ιστούς της ρίζας χωρίς να προκαλούν άμεσα (εκτός από την περίπτωση της ορχεοειδούς μυκορριζας) τις γρήγορες ή έντονες αμυντικές ενέργειες των ξενιστών. Με τον τρόπο αυτό καθιερώνεται μια συμβατή αλληλεπίδραση με τα κύτταρα τις ρίζας και αναπτύσσεται μια θρεπτική σχέση μακροχρόνιας διάρκειας με τα φυτά.

Ενώ ο μύκητας εξαρτάται (τουλάχιστον για ένα μέρος του κύκλου ζωής του) από τα προϊόντα της φωτοσύνθεσης που παράγονται από τα φυτά, δεν εξαρτάται απαραίτητα από τον ξενιστή και για τις ανόργανες θρεπτικές ουσίες. Οι μυκορριζες έχουν τη δυνατότητα να αναπτύσσουν αμφίδρομες θρεπτικές διαδικασίες μεταφορών με τους συμβιωτικούς συνεταιίρους τους.

Το μυκήλιο που παράγεται από τις μυκορριζες μπορεί να:

1. Επιζήσει σε λήθαργο ως πολλαπλασιαστικό υλικό (συμπεριλαμβανομένων των υφών) απουσία του φυτού ξενιστή
2. Αυξηθεί ανεξάρτητα στο χώμα
3. Αυξηθεί σαν συμβιωτικό μυκήλιο στο έδαφος
4. Αυξηθεί στη στενή ένωση με τις ρίζες
5. Να χρησιμοποιηθεί ως αναπαραγωγική δομή σε κατάσταση ληθάργου

4.2. Μεταβολισμός του άνθρακα

4.2.1. Μεταφορά του άνθρακα στο ενδομυκορριζικό μυκήλιο

Η διατροφή στις δενδροειδείς μυκορριζες βασίζεται στον ιονισμό των εδαφικών θρεπτικών ουσιών από το μύκητα, την σταθεροποίηση του ατμοσφαιρικού άνθρακα μέσω της φωτοσύνθεσης από τα φυτά και την ανταλλαγή αυτών των θρεπτικών ουσιών στις ειδικά προσαρμοσμένες συμβιωτικές διεπαφές. Πολλή προσοχή έχει δοθεί στους μηχανισμούς που υποκινούν αυτές τις δύο διαδικασίες μεταφορών, δηλ. την θρεπτική λήψη και την μεταφορά των θρεπτικών ουσιών. Αντίθετα λιγότερα είναι γνωστά για τις άλλες δύο βασικές κατηγορίες διαδικασιών μεταφορών που πραγματοποιούνται μέσα στις δενδροειδείς μυκορριζες, που είναι και οι δύο ενδοκυτταρικές: α) η μεταφορά των θρεπτικών ουσιών εντός και εκτός των κυτταρικών οργανιδίων όπου εκεί μεταβολίζονται και αποθηκεύονται, και β) η αμφίδρομη

δυνατότητα διακίνησης των θρεπτικών ουσιών (προερχόμενες είτε από το χώμα είτε από το φυτό) κατά μήκος των κενοκύτταρικών μυκητιακών υφών.

Η *in-vivo* NMR (Nuclear Magnetic Resonance) μέσω σήμανσης με C^{13} έχει δείξει ότι η εξόζη λαμβάνεται από το ενδοριζικό μυκήλιο και ότι η τρεχαλόζη και το γλυκογόνο είναι οι πρώτες μυκητιακές συγκεντρώσεις άνθρακα που σχηματίζονται από την εξόζη (που είχε ληφθεί από τις ενδοριζικές μυκητιακές δομές). Πρόσφατα πειράματα επισήμανσης δείχνουν ότι το γλυκογόνο μεταφέρεται επίσης από το ενδοριζικό μυκήλιο στο εξωριζικό μυκήλιο, ιδιαίτερα πριν από τον σχηματισμό σπορίων. Οι NMR μελέτες φασματοσκοπίας, οι ενζυματικοί προσδιορισμοί και η μοριακή βιολογία, δείχνουν τη λειτουργία γλυκόλυσης τον κύκλο του τρικαρβοξυλικού οξέος (TCA), και τη διάβαση φωσφορικού άλατος πεντοζών μέσα στις δενδροειδείς μυκητιακές ενδοριζικές δομές κάτι το οποίο επιβεβαιώνουν και τα αποτελέσματα πειραμάτων που χρησιμοποιούν σήμανση με C^{14} στους καθαρούς πολιτισμούς.

Οι δενδροειδείς μυκορριζες είναι μύκητες και αποθηκευθούν με μεγάλα ποσά λιπιδίων ως triacylglycerides (TAGs). Το TAG είναι ουσιαστικά μια δεξαμενή συγκέντρωσης άνθρακα για τις ενδοριζικές υφές. Το μαρκάρισμα με C^{13} και οι NMR μελέτες δείχνουν ότι εντός παραγόμενες εξόζες μεταβολίζονται από τις δενδροειδείς μυκορριζες (μέσω γλυκόλυσης) σε τριόζη και ακετυλικό CoA.

Οι σημαντικότερες ροές του άνθρακα στο ενδοριζικό μυκήλιο εμφανίζονται έτσι ώστε να είναι: α) αποδοτική η αναδιανομή της εντός παραγόμενης εξόξης, για μετατροπή σε τρεχαλόζη και γλυκογόνο ως προσωρινές μορφές αποθήκευσης και β) να γίνεται η σύνθεση μεγάλων ποσών λιπιδίων αποθήκευσης.

Η σήμανση με C^{13} και η NMR φασματοσκοπία καταδεικνύουν ότι, αντίθετα από την ενδοριζική μυκητιακή φάση, οι εξωριζικές μυκητιακές δομές δεν μπορούν να απορροφήσουν εξωγενές εξόζη. Οι γλυκολιτικές ενζυμικές δραστηριότητες στο εξωριζικό μυκήλιο έχουν βρεθεί να είναι χαμηλές ή να απουσιάζουν τελείως, ενώ υπάρχει μια ουσιαστική ροή γλυκογόνου που τροφοδοτείται από το γλυοξυλικό κύκλο. Οι cDNA ακολουθίες για την ισοκιτρική λυάση και τη μαλική συνθάση, που είναι τα δύο βασικά ένζυμα του γλυοξυλικού κύκλου, έχουν χαρακτηριστεί και η έκφρασή τους στο εξωριζικό μυκήλιο έχει αποδειχθεί (Bago, Pfeffer, Zipfel κ.α. 2002). Η δραστηριότητα διάβασης του φωσφορικού άλατος πεντοζών εμφανίζεται να είναι ουσιαστικότερη στις εξωριζικές υφές. Αυτό προκύπτει από μετρήσεις ενζυματικής δραστηριότητας και με τα ισοτοπικά στοιχεία επισήμανσης που καταδεικνύουν ότι μέσω αυτής της διάβασης η ροή είναι υψηλότερη απ' ό,τι στην ενδοριζική

φάση. Όλα αυτά τα στοιχεία φανερώνουν ότι οι ροές γλυκογόνου του άνθρακα στο εξωριζικό μυκήλιο είναι πολύ ουσιαστικές και ότι αυτό τροφοδοτείται με “καύσιμα” κυρίως από την κατανάλωση των λιπιδίων αποθήκευσης. Κατά συνέπεια οι υδατάνθρακες του εξωριζικού μυκηλίου συντίθεται μέσω καταβολισμού των TAGs και γλυκονεογένεσης, και μέσω κάποιας εξαγωγής του γλυκογόνου από το ενδοριζικό μυκήλιο.

Με τη χρησιμοποίηση επισήμανσης με H_2O^2 προέκυψε ότι μέσα στις εξωριζικές μυκητιακές δομές της δενροειδούς μυκορρίζας η παραγωγή λιπιδίων αποθήκευσης ήταν ελάχιστη ή μηδενική. Κατά συνέπεια τα λιπίδια που απαιτούνται για να διατηρηθεί ο μεταβολισμός και η αύξηση των εξωριζικών μυκηλίων παράγονται στο ενδοριζικό μυκήλιο και έπειτα εξάγονται προς αυτά.

Οι μηχανισμοί μετακίνησης επομένως πρέπει να είναι όλοι ενεργοί κατά μήκος της μυκητιακής αποικίας έτσι ώστε να τροφοδοτούν με άνθρακα τις εξωριζικές υφές. Αυτοί οι μηχανισμοί πρέπει να είναι καλά ρυθμισμένοι προκειμένου να εξασφαλιστεί ο επαρκής ανεφοδιασμός με άνθρακα σε ένα μυκήλιο που επεκτείνει πολλά εκατοστά μακριά από τον ξενιστή.

4.2.2. Αποθήκευση λιπιδίων και μετακίνηση στις δενδροειδείς μυκορρίζες

Στις πρόσθετες ριζικές υφές του *Glomus intraradices*, που μελετήθηκαν, ο όγκος των υφών που καταλήφθηκε από σταγονίδια λιπιδίων κυμάνθηκε από 18% ως 24% στις ζώνες κοντά στη ρίζα, δηλ., πιο κοντά στην πηγή άνθρακα. Κατά την κίνηση από αυτές τις ζώνες προς το αυξανόμενο εξωριζικό μυκήλιο, τα ποσά σταγονιδίων λιπιδίων βρέθηκαν αρκετά μειωμένα, για να φθάσουν στην ελάχιστη τιμή τους στις ζώνες κοντά στα άκρα των υφών. Σε αυτές τις ακραίες ζώνες ο όγκος των υφών που καταλήφθηκε από τα σταγονίδια λιπιδίων (oleosomes) ήταν μόνο 0,5% (Bago, Pfeffer, Zipfel κ.α. 2002). Αυτή η διαφορά στα σωματίδια λιπιδίων ήταν ειδικά τονισμένη στη **“διακλαδισμένη απορροφητική δομή” (BAS)**. Δεδομένου ότι τα BAS φαίνονται να είναι ειδικά ενεργές δομές, όπως είναι πράγματι όλες οι ακραίες ζώνες μιας μυκητιακής αποικίας, οι ερευνητές κατέληξαν στο συμπέρασμα ότι η παρατηρούμενη διαφορά στα σωματίδια λιπιδίων κατά μήκος του εξωριζικού μυκηλίου οφείλεται στη σταδιακά μεγαλύτερη κατανάλωση του άνθρακα σε αυτές τις ακραίες ζώνες. Η παρατήρηση της κίνησης των λιπιδίων στις πρόσθετες ριζικές υφές του *Gigaspora margarita* έδειξε ότι στις ζώνες κοντά στις ρίζες τα σωματίδια λιπιδίων καταλάμβαναν το 35-50% του συνολικού όγκου των υφών. Αντίθετα σχεδόν κανένα σωματίδιο λιπιδίων δεν βρέθηκε στα αυξανόμενα άκρα των υφών.

Η χρονική σειρά της μετακίνησης των λιπιδίων κατά μήκος των διαφορετικών περιοχών του εξωριζικού μυκηλίου και στους δύο μύκητες *G. intraradices* και *G. margarita* αποκάλυψε ότι οι μεγαλύτερες ποσότητες των λιπιδίων αποθήκευσης κινούνται κατά μήκος των αποκαλούμενων "διαδρόμων υφών" (υφών που ενεργούν ως αγωγοί για τη θρεπτική μεταφορά και για να επεκταθεί η μυκητιακή αποικία ακτινωτά μακριά από τον ξενιστή). Το μεγαλύτερο μέρος της μετακίνησης τέτοιων λιπιδίων εμφανίστηκε να πραγματοποιείται μέσω της κυτταροπλασματικής ροής, αν και σε μερικές περιπτώσεις παρατηρήθηκε η μετακίνηση αντίθετα σε αυτήν την ογκώδη ροή, προτείνοντας την πιθανή επίδραση των κυτταροσκελετικών στοιχείων στον έλεγχο της μεταφοράς λιπιδίων κατά μήκος του εξωριζικού μυκηλίου.

Χρησιμοποιώντας τις ογκομετρικές μετρήσεις λιπιδίων και την ταχύτητα με τις οποίες τα λιπίδια μεταφέρονται κατά μήκος των διαδρόμων υφών, υπολογιστικό ότι η ροή λιπιδίων μαζικής αποθήκευσης μέσα στα *G. intraradices* και *G. margarita* είναι 0.26 και 1.34 $\mu\text{g}/\text{h}$, αντίστοιχα. Αυτά τα στοιχεία θα μπορούσαν να προτείνουν με μια πρώτη ματιά ότι ο *G. margarita* είναι ένας μύκητας περισσότερο απαιτητικός σε C στις ρίζες απ' ότι είναι ο *G. intraradices*.

4.3. Χρησιμοποίηση και μεταφορά αζώτου στις εκτομυκόρριζες

4.3.1. Χρησιμοποίηση αζώτου

Οι εκτομυκορριζικές ρίζες βρίσκονται κυρίως στα όξινα χουμικά στρώματα. Εκεί, οι πηγές αζώτου είναι διαθέσιμες σε μορφή NH_4^+ , αμινοξέων, διαλυτών πεπτιδίων και σύνθετων αδιάλυτων ενώσεων N. Κατά συνέπεια, οι εκτομυκόρριζες μπορούν να συμβάλουν στη προμήθεια του ξενιστή με άζωτο με δύο τρόπους: (α) με απορρόφηση, αφομοίωση και δυνατότητα διακίνησης των απλών αζωτούχων ενώσεων από το έδαφος στη ρίζα, και (β) με μετατροπή των σύνθετων πηγών N σε μορφές που χρησιμοποιούνται ευκολότερα από τη ρίζα.

4.3.2. Μεταφορά του αζώτου στον ξενιστή

Μια ένωση για να μπορεί να μεταφερθεί θα πρέπει να εκπληρώνει διάφορα κριτήρια που εξασφαλίζουν την αποδοτική μεταφορά μέσω του μυκηλίου στα κύτταρα της ρίζας. Πρέπει: (α) να μεταφέρει την NH_4^+ και το -N σε μια μη τοξική μορφή (β) να μπορεί να κινηθεί γρήγορα μέσω των μυκητιακών ιστών και της αποπ्लाστικής διεπαφής και (γ) είτε να χρησιμοποιεί αποτελεσματικά τον άνθρακα, είτε να απαιτούνται τα μικρότερα ποσά ενέργειας για το μεταβολισμό. Η γλουταμίνη είναι η μόνη ένωση μεταφορών που δεν απαιτεί οποιαδή-

ποτε πρόσθετη ενέργεια, δεδομένου ότι το αμίδιο περιλαμβάνεται άμεσα στην αφομοιώσιμη μορφή του NH_4^+ . Η γλουταμίνη είναι ένα από τα σημαντικότερα αμινοξέα που συσσωρεύονται στο μυκητιακό μανδύα. Φαίνεται πιθανό ότι η σύνθεση της γλουταμίνης αποτρέπει την υπερβολική συσσώρευση του NH_4^+ στα μυκητιακά κύτταρα όταν ο εξωτερικός ανεφοδιασμός είναι άφθονος και η λήψη είναι γρήγορη (Gianinazzi-Pearson και Smith 1993).

4.4. Μεταφορά των θρεπτικών στις άλλες μυκορριζες

Μετά από την απορρόφηση, τα μυκήλια των μυκορριζικών μυκήτων συσσωρεύουν τους υδατάνθρακες και τις ενώσεις φωσφορικού άλατος. Οι ορχεοειδείς μυκορριζες μετατρέπουν τους απορροφούμενους μονοσακχαρίτες (γλυκόζη και φρουκτόζη) σε διαλυτή τρεχαλόζη και μανιτόλη καθώς επίσης και σε αδιάλυτο γλυκογόνο. Οι υφές της ερικοειδούς μυκορριζας συσσωρεύουν αρκετές ποσότητες ανόργανου φωσφορικού άλατος, μερικές υπό τη μορφή πολυφωσφορικού άλατος στα χυμοτόπια. Αυτό επιτρέπει την αποθήκευση μεγάλων ποσοτήτων φωσφορικού άλατος κατά την διάρκεια των περιόδων αφθονίας και τον έλεγχο του κυτταροπλασματικού φωσφόρου. Το πολυφωσφορικό άλας μπορεί να αντιστοιχεί σε τουλάχιστον 30% του συνολικού φωσφόρου στις εκτομυκορριζες και στο 10% στις ερικοειδείς μυκορριζες και η κινητοποίηση του εμφανίζεται όταν η διαθεσιμότητα του φωσφορικού άλατος είναι χαμηλή.

4.5. Μυκητιακές διαδικασίες σε μια λειτουργική μυκορριζα

Ο ρόλος μιας μυκορριζας στις δραστηριότητες τις ριζών εξαρτάται από τη δυνατότητα των εξωτερικών υφών των μυκηλίων ή του μυκητιακού μανδύα (στις εκτομυκορριζες) να απορροφήσουν και να κινητοποιήσουν τις εντός του εδάφους παραγόμενες θρεπτικές ουσίες και να τις μεταφέρουν στο μυκήλιο που συνδέεται με τις ρίζες.

4.5.1. Θρεπτική απόκτηση

Η δυνατότητα του μυκηλίου να αυξάνεται μεταξύ των εδαφικών μορίων και της οργανικής ουσίας, σε κενά που είναι πολύ μικρής διαμέτρου και δεν επιτρέπουν να αναπτυχθούν οι ρίζες, είναι μεγάλης σημασίας στην απόκτηση των θρεπτικών ουσιών. Αυτός ο τρόπος αύξησης, που συνδέεται με τη γρήγορη απορρόφηση, θα ήταν επαρκής για τις μυκορριζες για να ανταγωνιστούν με τους άλλους εδαφολογικούς μικροοργανισμούς για τις ορυκτές θρεπτικές ουσίες.

4.5.2. Λήψη και αφομοίωση

Όλες οι μυκορριζες πρέπει να είναι σε θέση να απορροφήσουν τις διαλυτές θρεπτικές ουσίες από το χώμα σε ποσοστά που είναι ανταγωνιστικά με άλλους εδαφικούς μικροοργανισμούς.

Οι ορχεοειδείς μυκορριζες έχουν την δυνατότητα να υδρολύουν την πηκτίνη, την κυταρίνη και άλλα σχετικά μη διαθέσιμα υποστρώματα άνθρακα στο έδαφος και αυτό έχει σαφώς μεγάλη οικολογική σπουδαιότητα στη δυνατότητά τους να παρέχουν μη φωτοσυνθετικό οργανικό άνθρακα στα φυτά (Gianinazzi-Pearson και Smith 1993).

4.5.3. Δυνατότητα διακίνησης

Το εξωριζικό μυκήλιο της εκτομυκορριζας, της ερικοειδούς, της ορχεοειδούς και της κυστο-δενδροειδούς μπορεί να συσσωρεύσει και να κινήσει τις ορυκτές θρεπτικές ουσίες προς τα φυτά ξενιστές σε σχετικά μεγάλες αποστάσεις. Οι θρεπτικές ουσίες που έχει αποδειχθεί ότι μπορούν να μεταφερθούν δεν διαφέρουν σημαντικά μεταξύ των διαφόρων τύπων μυκορριζας.

Η δυνατότητα μεταφοράς του φωσφόρου μέσα στις ρίζες από τις μυκορριζες κυμαίνεται από 2,5 cm ως 40 cm (Gianinazzi-Pearson και Smith 1993). Οι ερικοειδείς μυκορριζες μπορούν να μεταφέρουν το άζωτο που απορροφάται έξω από τις ρίζες από μια πηγή αμινοξέως. Οι εκτομυκορριζες μεταφέρουν το άζωτο και από τις πηγές αμμωνίου και από τις πηγές αμινοξέων. Τέλος, υπάρχουν δεδομένα που δείχνουν ότι το εξωτερικό μυκήλιο της κυστο-δενδροειδούς μυκορριζας μεταφέρει το άζωτο στις ρίζες με μια μέση ροή των υφών της τάξεως των περίπου $10^{-8} \text{ mol N cm}^{-2} \text{ s}^{-1}$, υπό την προϋπόθεση ότι το αμμώνιο επικρατεί ως ανόργανο ιόν.

Αν και η δυνατότητα διακίνησης των θρεπτικών ουσιών μέσω των υφών και των μυκηλίων εμφανίζεται όταν δεν υπάρχουν φυτά ξενιστές, τα ποσοστά μπορούν να αυξηθούν αρκετά μετά από την καθιέρωση μιας συμβίωσης. Η αύξηση αυτή έχει συνδεθεί και με το γεγονός ότι τα φυτά ευνοούνται ως προς την πρόσληψη νερού αυξάνοντας την εφίδρωση τους και κατά συνέπεια και την κυκλοφορία των "χυμών" (από την ρίζα προς το υπέργειο τμήμα). Αυτό επηρεάζει και την μεταφορά εντός των υφών και του μυκηλίου. Τα μυκηλιακά σκέλη σε αρκετές εκτομυκορριζες αποτελούνται από μεγάλες κεντρικές υφές (Εικόνα 38) μέσω των οποίων μπορεί να πραγματοποιηθεί μια μαζική ροή. Η μαζική ροή θα μετέφερε επίσης νερό και θα διευκρίνιζε έναν μηχανισμό όσον αφορά το ρόλο της εκτομυκορριζας στην αυξανόμενη ανθεκτικότητα των φυτών ξενιστών στην ξηρασία.

4.5.4. Μεταφορά

Η αμφίδρομη μεταφορά των θρεπτικών ουσιών μεταξύ των συμβιωτών εμφανίζεται στις ενδιάμεσες περιοχές όπου έρχονται σε επαφή. Η μορφή στην οποία ο άνθρακας των ξενιστών απελευθερώνεται στο εσωτερικό μυκήλιο έχει μελετηθεί ελάχιστα αλλά η γλυκόζη, η φρουκτόζη και η σακχαρόζη είναι οι συνηθέστερες μορφές. Τα λιπίδια και το γλυκογόνο είναι άφθονα στο μυκήλιο της κυστο-δενδροειδούς μυκόρριζας και στις κύστεις μέσα στις ρίζες. Στην εκτομυκόρριζα, το φωσφορικό άλας κινείται από το μύκητα προς τα φυτά ως ανόργανο φωσφορικό άλας και το άζωτο πιθανώς ως γλουταμίνη (Gianinazzi-Pearson και Smith 1993).

Οι διαδικασίες μεταφορών εντός των μεμβρανών είναι κεντρικές και ο τρόπος με τον οποίο αναπτύσσεται το μυκήλιο στη στενή ένωση με τα κύτταρα των ξενιστών θα καθορίσει το χώρο αλλά και τα φυσιολογικά γνωρίσματα της αλληλεπίδρασης. Και οι δύο οργανισμοί πρέπει να απορροφήσουν και να εξαγάγουν τις θρεπτικές ουσίες από και προς τον ενδιάμεσο αποπλάστη. Οι μυκητιακές μεμβράνες είναι ενεργές και έχουν την ικανότητα να απορροφούν τις θρεπτικές ουσίες από τον ενδιάμεσο αποπλάστη.

Οι ροές του φωσφόρου από το μύκητα στα φυτά έχει υπολογιστεί για τη κυστο-δενδροειδής μυκόρριζα στο *Allium* και έχουν βρεθεί να είναι σε απόστασή $1,4$ έως $22,0 \text{ nmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

4.6. Σχέσεις ύδατος φυτών

4.6.1. Υγρή μεταφορά ύδατος

Είναι γνωστό ότι η ανεπάρκεια νερού είναι περιοριστικός παράγοντας για την παραγωγικότητα των φυτών σε παγκόσμια κλίμακα. Η κυστοειδής δενδρώδης μυκορριζική μόλυνση μπορεί να επηρεάσει τις σχέσεις ύδατος - φυτών. Διάφοροι ερευνητές έχουν δείξει ότι η μόλυνση μπορεί να αυξήσει τη ροή του νερού από το χώμα, μέσω των ριζών και από τα φύλλα στην ατμόσφαιρα. Αυτό μπορεί εύκολα να μετρηθεί ως αύξηση στο ποσοστό εφίδρωσης. Μερικοί ερευνητές προτείνουν ότι αυτή η επίδραση της μόλυνσης (στην εφίδρωση) οφείλεται, τουλάχιστον εν μέρει, σε αύξηση της ευκολίας με την οποία το νερό μεταφέρεται μέσω του υπόγειου συστήματος. Άλλοι προτείνουν ότι η επίδραση οφείλεται εξ ολοκλήρου στην αλλαγή της αγωγιμότητας των στοματίων και στην ευκολία με την οποία ο υδρατμός βγαίνει από το φύλλο (Koide 1993).

4.6.2. Αντίσταση στο στρες νερού

Διάφοροι ερευνητές έχουν δείξει ότι τα μολυσμένα φυτά επηρεάζονται (αρνητικά) λιγότερο από την καταπόνηση της έλλειψης νερού. Η καταπόνηση της έλλειψης του νερού είναι ένα περίπλοκο φαινόμενο και η ανεπάρκεια του νερού καθώς και η ανεπάρκεια άλλων πόρων μπορούν να περιορίσουν σημαντικά την αποδοτικότητα των φυτών. Η μεταφορά ύδατος μέσω των υφών στα ξηρά χώματα θα ήταν προφανούς σημαντικού οφέλους. Η διαθεσιμότητα των θρεπτικών ουσιών στα φυτά μπορεί έμμεσα να επηρεαστεί από την καταπόνηση της έλλειψης του νερού ύδατος επειδή η μαζική ροή εντός των ιστών και η διάχυση των θρεπτικών ουσιών στην επιφάνεια της ρίζας εξαρτώνται από την περιεκτικότητα του εδάφους σε νερό. Κατά συνέπεια, όταν τα φυτά παθαίνουν καταπόνηση ύδατος, η μόλυνση από κάποια μυκόρριζα μπορεί να επηρεάσει θετικά την αποδοτικότητα των φυτών σε σχέση με τα μη μολυσμένα φυτά. Παραδείγματος χάριν, ο Bethlenfalvai κ.ά. (1988) έδειξαν τα μολυσμένα φυτά αντλούσαν περισσότερο νερό από το έδαφος απ' ό,τι τα μη μολυσμένα φυτά. Αυτή η επίδραση μπορεί να οφειλόταν στη μεγαλύτερη ρίζα που αναπτύσσεται στα μολυσμένα φυτά, ή στο ότι οι υφές της μυκόρριζας μπορούν να χρησιμεύσουν για να δεσμεύσουν από το έδαφος περισσότερο νερό (αφού αυξάνουν την απορροφητική επιφάνεια της ρίζας) που στη συνέχεια το αξιοποιεί το φυτό. Επιπλέον, τα μολυσμένα φυτά μπορούν να έχουν μια μεγαλύτερη ικανότητα να ρυθμίζουν την όσμωση από τα μη-μολυσμένα φυτά. Οι αρμόδιες διαλυτές ουσίες για την οσμωτική ρύθμιση είναι συχνά τα σάκχαρα. Κατά συνέπεια, τα μεγαλύτερα επίπεδα οσμωτικής ρύθμισης συνδέονται με τα υψηλότερα φωτοσυνθετικά ποσοστά στα μολυσμένα φυτά.

4.7. Μυκόρριζες και δομή εδάφους

Εκτός από τους αναγνωρισμένους ρόλους τους στη διατροφή και τις κοινότητες φυτών, οι μυκόρριζες μπορούν να επηρεάσουν μια από τις βασικές διαδικασίες του οικοσυστήματος, την εδαφολογική συνάθροιση. Υπάρχει μια ακολουθία μηχανισμών (βιολογικών, βιοχημικών, φυσιολογικών) με την οποία οι μυκορριζικοί μύκητες μπορούν να επηρεάσουν την εδαφολογική δομή. Η μυκητιακή ποικιλομορφία στα διαφορετικά είδη ή τις κοινότητες των μυκήτων μπορούν να προωθήσουν την εδαφολογική συνάθροιση σε διαφορετικούς βαθμούς. Δομή του εδάφους είναι η τρισδιάστατη διάταξη των αρχικών τεμαχιδίων σε μεγαλύτερα συσσωματώματα και χαρακτηρίζεται από το σχετικό μέγεθος και την σχετική θέση των τεμαχιδίων μεταξύ τους. Η δομή του εδάφους αποτελεί έναν από τους βασικότερους

παράγοντες που καθορίζουν τη γονιμότητα του εδάφους, γιατί σχετίζεται με την ικανότητα του να συγκρατεί ισχυρά το φυτό και συγχρόνως επιτρέπει την κανονική ανάπτυξη των ριζών. Τα συσσωματώματα διαιρούνται συχνά σε διαφορετικά μικροσυσσωματώματα (< 250 μm) και μακροσυσσωματώματα (με μέγεθος διαμέτρου > 250 μm). Πολλοί φυσικοί, χημικοί και βιολογικοί παράγοντες (και οι αλληλεπιδράσεις τους) συμβάλλουν στην εδαφική συνάθροιση, όμως μεταξύ των βιολογικών πτυχών, οι μυκορριζες αναγνωρίζονται ότι όντως είναι ιδιαίτερης σπουδαιότητας. Οι μυκορριζικοί μύκητες μπορούν να επηρεάσουν την εδαφική δομή με διάφορους τρόπους:

α) με την αύξηση της βιομάζας των φυτών ξενιστών

με την αύξηση της βιομάζας μπορούν να επηρεάσουν την αύξηση άλλα και τη σύσταση των φυτικών ιστών των φυτών. Κατά συνέπεια, οι αλλαγές στην κοινοτική σύνθεση φυτών μπορούν να φανούν στη διαφοροποίηση της εδαφικής δομής, αφού οι ιστοί που θα μείνουν στο έδαφος (στα ανώτερα στρώματα) θα είναι πιο πλούσιοι σε οργανικά στοιχεία.

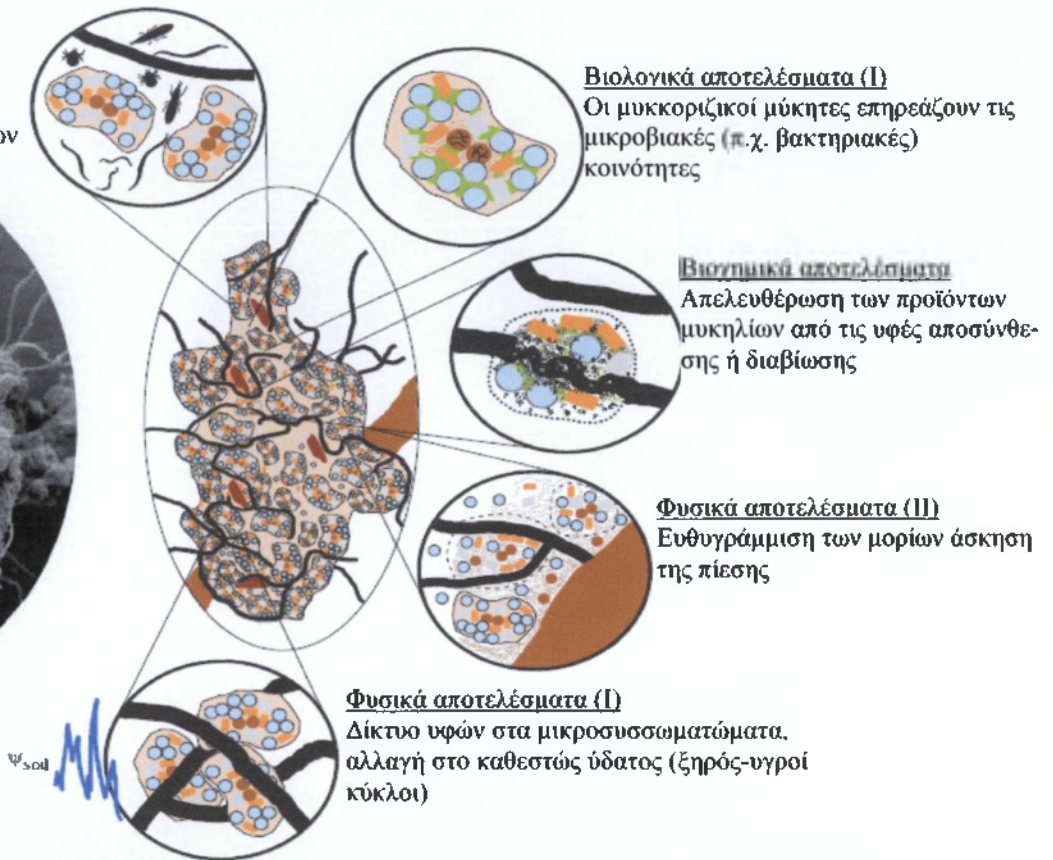
β) ασκούν επιρροή στο ριζικό σύστημα των φυτών ξενιστών

Οι διαδικασίες που έχουν επιπτώσεις στην εδαφική δομή από την επιρροή των ριζών μπορούν να ομαδοποιηθούν σε πέντε κατηγορίες: (1) στη φυσική δύναμη και αύξηση της διείδυσης της ρίζας, (2) στην αλλαγή του καθεστώτος του εδαφολογικού νερού, (3) στη ριζοαπόθεση (4) στην αποσύνθεση ρίζας και (5) στην εμπλοκή της ρίζας στα εδαφολογικά μόρια. Δυνάμει της επιρροής τους στη βιομάζα των φυτών, οι μυκορριζικοί μύκητες μπορούν να επηρεάσουν κάθε μια από αυτές τις διαδικασίες των ριζών.

γ) Αποτελέσματα από το μυκητιακό μυκήλιο

Οι μυκορριζικοί μύκητες συμβάλλουν ουσιαστικά στην εδαφική μικροβιακή βιομάζα σε πολλά επίγεια οικοσυστήματα, αντιπροσωπεύοντας ένα κυρίαρχο μυκητιακό μέρος αυτής της μικροβιακής βιομάζας.

Βιολογικά αποτελέσματα (II)
Μυκητιακές αλληλεπιδράσεις με τον ιστό εδαφολογικών τροφίμων



Μικροσυσσωματώματα 53-250 μm



Ξεχωριστά οργανικά υλικά



Μικροσυσσωματώματα <53 μm



Μυκηλιακές υφές



Πηλός



Ριζικά εκκρίματα



Ιλύς/Άμμος



Μυκηλακά προϊόντα



Εικόνα 46. Επισκόπηση των διάφορων μηχανισμών που επηρεάζουν την δομή του εδάφους

4.8. Ο ρόλος της κυστο-δενδροειδούς μυκόρριζας στις κοινότητες των φυτών

Οι κοινότητες των φυτών στις οποίες τα κυρίαρχα είδη ξενιστών έχουν ως αποκλειστικό τύπο μόλυνσης την κυστο-δενδροειδή μυκόρριζα είναι χαρακτηριστικά συνδεδεμένες με τα αλκαλικά εδάφη. Στα ασβεστούχα λιβάδια η ένταση της μόλυνσης και της ποικλομορφίας των μολυσμένων ειδών είναι γενικά μεγαλύτερη στα πιο άγονα από τα περιβάλλοντα αυτά.

Όπως έχει βρεθεί από σχετικές έρευνες η σημαντικότερη επίδραση της κυστο-δενδροειδούς μόλυνσης επάνω στα φυτά ξενιστές είναι να αυξάνει τη συγκέντρωση του φωσφόρου στους ιστούς. Επίσης είναι γνωστό ότι στη φύση μερικά είδη αποτυγχάνουν να αυξηθούν ελλείψει της κυστο-δενδροειδούς μόλυνσης και «εξαρτώνται» έτσι από τη μόλυνση. Σε μερικές περιπτώσεις αυτό συμβαίνει επειδή έχουν χονδροειδή και ως εκ τούτου ατελέσφορα

ρίζα-συστήματα. Η παρουσία εμβολίου, που βεβαιώνεται στα περισσότερα φυσικά λιβάδια ή τροπικά δασικά οικοσυστήματα, διευκολύνει τη σύλληψη των θρεπτικών ουσιών και ως εκ τούτου η επιβίωση τέτοιων ειδών συμβάλλει στη συντήρηση της ποικιλομορφίας.

Μια ζωτικής σημασίας ιδιότητα της κυστο-δενδροειδείς μυκόρριζας είναι η παραγωγή ενός δικτύου μυκηλίων. Αυτό διευκολύνει την πρόωρη μόλυνση των ριζιδίων των νεαρών συμβατών σποριοφύτων και την ενσωμάτωσή τους στο δίκτυο. Αυτό τους παρέχει στη συνέχεια μια τεράστια αύξηση στην απορροφητική επιφάνεια ειδικά κατά το διάστημα που τα αποθέματα του σπόρου μειώνονται γρήγορα. Η χαμηλή εξειδίκευση σε ξενιστές που παρουσιάζεται από τους αυτόν τον τύπο αυτό της μυκόρριζας αυξάνει αναμφισβήτητα την αποτελεσματικότητα των διαδικασιών ενσωμάτωσης και συμβάλει σημαντικά στη συντήρηση μιας διαφορετικής κοινότητας φυτών στην οποία θα υπάρχει ιδιαίτερη ολοκλήρωση των δραστηριοτήτων για αναζήτηση θρεπτικών στοιχείων.

Η μελέτη των γεωργικών συστημάτων έχει επιβεβαιώσει ότι η διαταραχή του μυκηλιακού δικτύου καθυστερεί τη μόλυνση και έχει επιπτώσεις στην αύξηση φυτών όπως ο αραβόσιτος. Εάν η μόλυνση αντιπροσώπευε μια ζημιογόνο κατάσταση για το φυτό ξενιστή, τότε θα περίμενε κανείς ο ξενιστής να προσπαθεί να μειώσει (όχι απαραίτητα να την αποβάλει πλήρως) τη διάδοση της μόλυνσης όταν η συμβίωση δεν είναι αρκετά ωφέλιμη και να επιτρέπει στη μόλυνση να αυξηθεί όταν η συμβίωση είναι αρκετά ωφέλιμη για τον ξενιστή.

Η απώλεια άνθρακα από τον ξενιστή προς τον μυκητιακό συνεργάτη θεωρείται συχνά ένα κόστος για τον ξενιστή που συνδέεται με τη συμβίωση. Ένα όφελος για τον ξενιστή είναι μια αύξηση στο ποσοστό λήψης του φωσφόρου. Το κόστος της ένωσης για το μύκητα είναι πάρα πολύ μικρό ενώ το όφελος είναι πάρα πολύ μεγάλο.

4.9. Η κατανόηση των μυκορριζικών συμβιώσεων με την χρήση της μοριακής βιολογίας

Τις τελευταίες δύο δεκαετίες η αλματώδης εξέλιξη της επιστήμης της μοριακής βιολογίας έχει κάνει την ανάλυση των αλληλεπιδράσεων μεταξύ των φυτών και των διαφόρων μικροοργανισμών, σε μοριακό επίπεδο "εύκολη" υπόθεση. Νέα όργανα τελευταίας τεχνολογίας προσφέρουν στους επιστήμονες νέα "όπλα" ανοίγοντας νέους ορίζοντες στην εξερεύνηση και την κατανόηση των μηχανισμών κάτω από τους οποίους λειτουργούν αυτές οι αλληλεπιδράσεις. Το 1988, οι Smith και Gianinazzi-Pearson σημείωσαν ότι η μοριακή έρευνα θα παρείχε ένα τρόπο προσέγγισης για να ερευνηθούν οι διάφορες πτυχές της δεντροειδούς

μυκορριζικής συμβίωσης. Εκείνη την περίοδο η μοριακή έρευνα για τη μυκορριζική συμβίωση περιοριζόταν στις εκτομυκόρριζες, όπου τα γονίδια και οι αναλύσεις γενετικών παραλλαγών ήταν εν εξέλιξη. Η έρευνα της μοριακής βιολογίας στις δενδρώδεις μυκόρριζες έχει αλλάξει εντυπωσιακά από την υπάρχουσα πριν από το 1993. Ωστόσο η κατάσταση για την έρευνα των *ericoid* και *orchid* μυκορριζικών μυκήτων δεν έχει προχωρήσει τόσο πολύ, κάτι που σημαίνει ότι η μελλοντική έρευνα θα μπορούσε γόνιμα να κατευθυνθεί προς την περιοχή αυτή.

Η μοριακή έρευνα για τη δεντροειδή συμβίωση στο εργαστήριο είναι βασισμένη στην έννοια ότι η έκφραση του συνόλου των γονιδίων κρύβεται κάτω από το φαινότυπο και τη συμπεριφορά των οργανισμών αυτών και ότι η εξέλιξη περιλαμβάνει τη στρατολόγηση και αναδιάταξη των διαφορετικών συνδυασμών γονιδίων για νέους σκοπούς. Ένα ερώτημα που τίθεται είναι αν η δεντροειδή συμβίωση μπορεί να έχει παράλληλη εξέλιξη με τα φυτά εδάφους. Οι περισσότεροι επιστήμονες θεωρούν ότι η συμβίωση ήταν εκεί προτού να εξελιχθεί πλήρως η δομή της ρίζας και ότι οι μύκητες *Glomalean* ήταν παρόντες στο έδαφος πολύ πριν από την εξέλιξη του σπόρου του φυτού. Η δεντροειδή συμβίωση φαίνεται να είναι ευεργετική για την επιβίωση των φυτών στο φυσικό οικοσύστημα και επομένως είναι μια θεμελιώδης γενετική κατάσταση στην βιολογία της ρίζας. Αυτή η εξελικτική θεωρία, που έχει κερδίσει έδαφος στη σχετική βιβλιογραφία καθώς τα ερευνητικά στοιχεία αυξάνουν την υποστήριξη της, είναι ότι εκεί στις ρίζες υπάρχουν αλληλοεπικαλύψεις στο σύνολο των γονιδίων που εκφράζονται στις διαφορετικές συμβιώσεις. Υπάρχουν ισχυρά στοιχεία για την αλληλοεπικάλυψη μεταξύ του σχηματισμού φυματίων και της δεντροειδούς μυκορριζικής συμβίωσης.

Οι μοριακές τεχνικές που αναλύουν την έκφραση των γονιδίων σε επίπεδο ενός μόνο κυττάρου και εντοπίζουν την έκφραση γονιδίων στις υπομοριακές δομές μπορούν να φανούν ουσιαστικές στην απάντηση ερωτήσεων που σχετίζονται με τη θρεπτική ανταλλαγή, καθώς και για τη αναγνώριση μεταξύ του μύκητα και του ξενιστή. Η ανάλυση του DNA παίζει ρόλο στην αξιολόγηση του μυκορριζικού μυκητιακού συστήματος και της βιοποικιλότητας. Αυτό είναι πολύ σπουδαίο όταν δεν υπάρχει κανένα άλλο εργαλείο έρευνας εκτός από την ανάλυση των ακολουθιών DNA για να καθοριστεί η έκταση της παραλλακτικότητας στους πληθυσμούς, και πολύ περισσότερο για την ταυτοποίηση των ειδών για τους εσωριζικούς μύκητες.

Για τη μελέτη των αλληλεπιδράσεων αυτών χρειάζονται ορισμένα πρότυπα είδη φυτών που να έχουν ορισμένες ιδιαίτερες ιδιότητες που να τα καθιστούν εύκολα στο να αναλυθούν από τις μοριακές τεχνικές.

Αυτές οι ιδιότητες περιλαμβάνουν:

- ✓ μικρό μέγεθος γονιδιώματος
- ✓ διπλοειδία
- ✓ απλότητα αλληλουχίας γονιδιώματος (μικρού μεγέθους επαναλαμβανόμενο D.N.A.)
- ✓ την ικανότητα για γενετικό μετασχηματισμό

Βοηθά επίσης εάν έχει υπάρξει σημαντική ανάπτυξη ερευνητικών εργαλείων π.χ. ένα πρωτόκολλο ανάγνωσης της αλληλουχίας του γονιδιώματος, ένας μοριακός γενετικός χάρτης, αποθέματα από καλά προσδιορισμένες μονογενετικές μεταλλάξεις και μια διεθνή ερευνητική κοινότητα που αφιερώνεται σε αυτό το είδος. Δυστυχώς τα πρωταρχικά πρότυπα μοριακά φυτά, δηλαδή *Arabidopsis thaliana* δεν μπορούν να χρησιμοποιηθούν σε αυτού του είδους έρευνας καθώς τα συγκεκριμένα φυτά δεν είναι λειτουργικοί μυκορριζικοί ξενιστές.

Για εργαστηριακούς σκοπούς έχουν επιλεγεί και χρησιμοποιούνται για την έρευνα της δενδροειδούς συμβίωσης η ντομάτα (*Lycopersicon esculentum*), το κριθάρι (*Hordeum vulgare*), το *Medicago truncatula* και το *Lotus japonicus*. Τα δύο τελευταία ανήκουν στην οικογένεια *Fabaceae* (ψυχανθή φυτά), στην οποία ανήκουν και τα όσπρια. Σχεδόν τα δύο τρίτα των μελετών έκφρασης των γονιδίων της δενδροειδούς μυκόρριζας έχουν πραγματοποιηθεί στα όσπρια. Η λεύκα και η ευκάλυπτος, που έχουν επίσης αποτελέσει αντικείμενο της μοριακής και γενετικής έρευνας των εκτομυκορριζικών μυκήτων είναι επίσης είδη που είναι αρκετά στενοί συγγενείς με τα όσπρια.

Κατηγορίες μοριακής έρευνας

Υπάρχουν τρεις κύριες κατηγορίες μοριακής έρευνας για τις μυκόρριζες:

- α) γονίδια και η έκφραση τους
- β) γονιδιωματική
- γ) η γενετική παραλλαγή τους

4.9.1. Γονίδια και η έκφρασή τους

Για να μπορέσει αυτή η μέθοδος να δώσει καλά αποτελέσματα θα πρέπει να δοθεί ιδιαίτερη έμφαση στην καθιέρωση μιας γρήγορης και άφθονης "διαδικασίας" αποίκησης που να βοηθήσει στην ανίχνευση των γονιδίων που αλλάζουν την έκφρασή τους νωρίς στη συμβίωση. Για την έρευνα της έκφρασης γονιδίων χρησιμοποιούνται:



- α) οι διαφορικές διαδικασίες διαλογής mRNA
- β) διαφορική διαλογή των cDNA βιβλιοθηκών
- γ) διαφορική επίδειξη PCR

Οι παραπάνω μέθοδοι μπορούν να χρησιμοποιηθούν, συμπεριλαμβανομένων των βιοχημικών προσεγγίσεων και της ποσοτικής PCR ενίσχυσης των φυτών και των μυκήτων ελέγχου. Αυτές οι τεχνικές προσδιορίζουν τα γονίδια που περιλαμβάνονται στη μυκορριζική συμβίωση από το αλλαγμένο αντίγραφο τους κατά τη σύγκριση των διαφορετικών σταδίων της αποίκησης ή των αντίστοιχα αυξημένων μυκορριζικών και μη μυκορριζικών φυτών. Ένα σημαντικό ζήτημα ερμηνείας για αυτά τα είδη πειραμάτων είναι ο προσδιορισμός του τρόπου ζωής των μυκήτων στα αποικισμένα δείγματα ρίζας.

Στην έρευνα του για τα συμβιωτικά γονίδια των φυτών ο Rosewarne το 1998 βρήκε πέντε γονίδια στην ντομάτα (*Lycopersicon esculentum*) που εκφράζονταν "διαφορικά" κατά τη διάρκεια της καθιέρωσης της συμβίωσης με το *Glomus intraradices*. Η μυκορριζική αποίκηση είχε ως συνέπεια να αυξηθούν τα αντίγραφα των γονιδίων *LerGi 1*, *LerGi 2*, *LerGi 4* & *LerGi 5*, ενώ το πέμπτο γονίδιο, *DB297*, μειώθηκε. Τα *LerGi 2* και *DB297* ήταν ιδιαίτερου ενδιαφέροντος καθώς αυτά είχαν προσδιοριστεί σαν ειδικά για τον δεσμό ρίζας-νηματωδών.

Τα γονίδια αμυντικής αντίδρασης των φυτών, ιδιαίτερα της χιτινάσης και β-1,3-glucanase, έχουν οδηγήσει σε μια εστίαση σε αυτόν τον τομέα δεδομένου ότι οι ερευνητές προσπαθούν να κατανοήσουν εάν ο μύκητας ανιχνεύεται από τον ξενιστή του. Αν αυτό συμβαίνει τότε δημιουργείται το ερώτημα πώς αποφεύγεται μια παθογόνος αντίδραση από την πρωτεϊνική επίθεση. Άλλες λειτουργίες των φυτών που εξετάζονται περιλαμβάνουν: α) τη θρεπτική ανταλλαγή β) τις πρωτεΐνες δομών και οργάνωσης κυττάρων και γ) τα γονίδια σχηματισμού φυματίων.

Στην ερευνητική προσπάθεια που πραγματοποιείται στα εργαστήρια της Adelaide, όπου χρησιμοποιείται η μέθοδος της διαφορικής PCR επίδειξης με μάρτυρα τις αποικισμένες ρίζες κριθαριού, προσδιορίστηκαν στο *Glomus intraradices* τρία γονίδια με τις υποθετικές ρυθμιστικές λειτουργίες. Το *Ginmyc2* βρέθηκε ότι εκφράζεται τόσο στις έξωριζικές υφές όσο και στις αποικισμένες ρίζες, ενώ η έκφραση των *Ginmyc 1* και *GinHbl* ανιχνεύτηκε στις υφές της εξωτερικής επιφάνειας. Ακόμα καθορίστηκε ότι τα σπόρια περιέχουν λίγο αποθηκευμένο mRNA αλλά αυτή η συσσώρευση του mRNA προηγείται της βλάστησης στο *Gigaspora*

rosea. Αλλά γονίδια που προσδιορίστηκαν περιλαμβάνουν αυτά που είναι υπεύθυνα για τη σύνθεση χιτίνης, β -tubulin καθώς και μεταβολικά ένζυμα.

Αν και η κλωνοποίηση γονιδίων από τους δενδροειδείς μυκορριζικούς μύκητες έχει αποδειχθεί επιτυχής, δεν υπήρχε αντίστοιχη κατανόηση για το μέγεθος και τη δομή του γονιδιώματος. Η περιεκτικότητα του πυρήνα σε DNA έχει μετρηθεί, παραδείγματος χάριν στο *Glomus versiforme* (0,25-0,27 pg) και στο *Gigaspora margarita* (0,74-0,77 pg). Το πρώτο είναι συγκρίσιμο με το μέγεθος γονιδιώματος του *Arabidopsis thaliana* (0,2 pg) και το δεύτερο με την τομάτα (*Lycopersicon esculentum*) (0,75 pg).

Μια περαιτέρω ιδιαιτερότητα της βιολογίας των δενδροειδών μυκορριζικών μυκήτων είναι ο προσδιορισμός και ο χαρακτηρισμός γονιδίων "βακτηριακών οργανισμών" (BLOs). Τα γονίδια αυτά είναι παρόντα καθ' όλη τη διάρκεια του κύκλου ζωής μερικών δενδροειδών μυκορριζικών μυκητιακών απομονώσεων από υποχρεωτικά ένδο-συμβιωτικά βακτηρίδια, που ανήκουν στο γένος *Burkholderia* (ψευδομονάς).

Η διαδρομή για την κατανόηση της λειτουργικής συνάφειας οποιουδήποτε γονιδίου μέσα από την έρευνα που περιγράφεται ανωτέρω είναι μέσω του γενετικού μετασχηματισμού όπου η απομονωμένη ακολουθία χρησιμοποιείται για να παραγάγει μια ειδική μεταλλαγή έτσι ώστε ο επακόλουθος φαινότυπος να είναι αναγνωρίσιμος. Ο γενετικός μετασχηματισμός σε πολλά από τα φυτά που χρησιμοποιούνται ως ξενιστές σε αυτές τις μελέτες είναι κάτι το σύνηθες. Οι συνέπειες της αλλαγμένης έκφρασης σε μερικά προστατευτικά γονίδια των δενδροειδών μυκορριζικών συμβιώσεων έχουν επίσης εξεταστεί. Αντίθετα ο γενετικός μετασχηματισμός του μύκητα είναι μια πιο δύσκολη υπόθεση. Λαμβάνοντας υπόψη την κατανόηση της πυρηνικής πλοειδίας και της ετεροκαρυτικής βιολογίας των μυκήτων αυτών, καθώς επίσης και την πιθανή έτερογενετική λειτουργία των πυρήνων, η διάσπαση γονιδίων μέσω μιας τεχνικής παρέμβασης RNA ίσως να αποδειχθεί μια πιο αξιόπιστη μέθοδος στην έρευνα για τα λειτουργικά γονίδια. Αυτή η μέθοδος αποσιώπησης των γονιδίων είναι αποτελεσματικότερη όταν εισάγεται το δίκλωνο RNA που είναι ομόλογο του γονιδίου ενδιαφέροντος δια εγχύσεως, με μόλυνση ιών ή μετασχηματισμό ενός κατάλληλα σχεδιασμένου κατασκευάσματος γονιδίων.

Η εναλλακτική προσέγγιση στην έρευνα για τα γονίδια και την έκφρασή τους στις μυκορριζες είναι η χρήση μεταλλάξεων των ξενιστών. Η ανάλυση των μεταλλάξεων προσδιορίζει τις βασικές τοποθεσίες που είναι ουσιαστικές για την ανάπτυξη της συμβίωσης αλλά που μπορούν να αποδιοργανωθούν χωρίς θανατηφόρα συνέπεια για τον ξενιστή. Εντούτοις έως

όπου τα μεταλλαγμένα γονίδια κλωνοποιηθούν και τοποθετηθούν διαδοχικά η ακριβής συμβολή τους είναι άγνωστη. Αυτό αντιπαραβάλλεται με αρκετές μοριακές βιολογικές μελέτες, όπου έχουν προσδιοριστεί γονίδια με γνωστές λειτουργίες, αλλά έχουν άγνωστη λειτουργική σημασία στην συμβίωση.

4.9.2. Γονιδιωματική

Όταν ερευνήθηκαν η δομή του γονιδιώματος και η λειτουργία του χρησιμοποιώντας 'Cot curve' και 'R₀t curve' αναλύσεις, προσδιορίστηκαν οι θεμελιώδεις αρχές των ευκαριωτικών γονιδιωμάτων. Στις έρευνες αυτές συμπεριλήφθηκε και το μέγεθος του γονιδιώματος των φυτών που παραλλάχθηκαν στο μεγαλύτερο μέρος ανάλογα με τη συνεισφορά των επαναλαμβανόμενων αλληλουχιών. Εκτιμάται ότι υπάρχουν 25.000 γονίδια με ποικίλους βαθμούς αλληλοεπικάλυψης που εκφράζονται σε κάθε όργανο των φυτών.

Μια άλλη μορφή γονιδιωματικής έρευνας, περιλαμβάνει την ανάλυση των πρωτεϊνικών συνόλων χρησιμοποιώντας υψηλής ανάλυσης δισδιάστατη ηλεκτροφόρηση πηκτωμάτων (gel) (2D-PAGE) σε πολυακρυλαμίδη που ακολουθείται από μικρό-αλληλουχία. Τα διαφορετικά αποσπάσματα μπορούν να αναλυθούν, από ολόκληρα τα όργανα στα υπό μοριακά μέρη.

4.9.3. Γενετική παραλλαγή

Οι άλλοι κύριοι τομείς της μοριακής έρευνας για τις μυκόρριζες μπορούν να ομαδοποιηθούν ως έρευνες για τη γενετική παραλλαγή στους μυκορριζικούς μύκητες. Η ενισχυμένη ανάλυση πολυμορφισμού μήκους τεμαχίων (AFLP™) στα ενιαία εκχυλίσματα DNA σπορίων μπορεί να δώσει νέο ενδιαφέρον στην έρευνα καθώς παρέχει μια «δυνατή» μέθοδο για την έρευνα μιας ευρύτερης αλληλουχία των γεωμετρικών τόπων του γονιδιώματος από το σημείο εστίασης του γονιδίου που λειτουργεί το rDNA.

Συμπεράσματα

Τα συμπεράσματα που προκύπτουν από αυτήν την εργασία είναι πως οι μυκόρριζες είναι βασικό και αναντικατάστατο συστατικό σε κάθε φυσικό οικοσύστημα. Η παρουσία τους δεν είναι τυχαία αλλά αποτέλεσμα της συνεξέλιξης. Η συνεξέλιξη οδήγησε σε αυτήν την σπουδαία συμβιωτική σχέση που αναπτύσσουν οι μύκητες με το ριζικό σύστημα των φυτών. Τα φυτά ωφελούνται στην πρόσληψη ορισμένων θρεπτικών, νερού καθώς επίσης παρέχουν στα φυτά προστασία από ορισμένα παθογόνα.

Τις τελευταίες δεκαετίες αυξάνονται συνεχώς οι εισροές στις καλλιεργούμενες εκτάσεις με φυτοφάρμακα και χημικά λιπάσματα, ως μέσο αύξησης της παραγωγής. Τελευταία παρατηρείτε μια στροφή προ μια γεωργία φιλικότερη προς το περιβάλλον. Ο “έλεγχος” της συμβιωτικής κατάστασης και η βελτιστοποίηση της, με την χρήση κατάλληλων εμβολίων (μόλυνση του εδάφους με κατάλληλα στελέχη μυκήτων για κάθε φυτό) θα μπορούσε να χρησιμοποιηθεί για την ελάττωση αυτών των εισροών.

Περίληψη

Η συμβίωση φυτών - μυκήτων φαίνεται πως αναπτύχθηκε πολύ σύντομα αφότου τα φυτά κινήθηκαν από την θάλασσα επάνω στο έδαφος. Ο όρος μυκόρριζα, που σημαίνει μύκητας-ρίζας, επινοήθηκε από τον Frank το 1885 (Brundrett 2004). Η εξάπλωση των μυκόρριζων είναι εκτεταμένη στην φύση έτσι ώστε η ύπαρξη τους στα διάφορα γεωργικά οικοσυστήματα να θεωρείται αναμενόμενη. Αντίθετα η απουσία τους από το έδαφος δεν θεωρείται φυσιολογική.

Στη συντριπτική τους πλειοψηφία τα φυτικά είδη που αναπτύσσουν συμβιωτική σχέση με μυκόρριζες, οι μυκητιακοί συνεταιίροι τους καταλαμβάνουν εκείνα τα ακραία μέρη των ριζών που εμπλέκονται στην απορρόφηση των θρεπτικών ουσιών από το εδαφικό διάλυμα. Ο μύκητας προσλαμβάνει από το φυτό τον απαραίτητο άνθρακα και το φυτό βοηθείται στην πρόσληψη κάποιων ανόργανων θρεπτικών (κυρίως φωσφόρου), στην ανθεκτικότητα της έλλειψης νερού και στην αντιμετώπιση ορισμένων παθογόνων.

Τα δύο πιο σημαντικά είδη μυκόρριζας είναι οι ενδομυκόρριζες και οι εκτομυκόρριζες. Οι ενδομυκόρριζες εμφανίζονται στους περισσότερους βιότοπους, ενώ οι εκτομυκόρριζες στα κωνοφόρα δάση. Οι διαδικασίες που οδηγούν στην καθιέρωση της συμβίωσης δεν έχουν προσδιοριστεί ακριβώς

Οι ενδομυκόρριζες αναπτύσσουν δομές τόσο στις ρίζες των φυτών όσο και στο έδαφος. Στο έδαφος έχουμε τις υφές και τα σπόρια ενώ στη ρίζα τις υφές, τα δενδροειδή και τις κύστες. Οι εκτομυκόρριζες σχηματίζουν έναν μανδύα εξωτερικά της ρίζας που καλείται μανδύας και εσωτερικά ένα δίκτυο υφών το Hartig δίκτυο.

Για να η καθιερωθεί συμβίωση, θα πρέπει να προηγηθεί ένα μοριακό σήμα που θα επιφέρει φυσιολογικές και ανατομικές αλλαγές και στους δυο συνεργάτες. Τα φυτά ξενιστές έχουν αναπτύξει μηχανισμούς που βελτιστοποιούν την ικανότητά τους στην ρύθμιση της έκτασης της μυκορριζικής μόλυνσης σύμφωνα με τις αλλαγές που συμβαίνουν στο περιβάλλον. Η μυκητιακή βλάστηση των σπορίων, η επέκταση των μυκηλίων, ακόμα και η κατεύθυνση της επέκτασης των μυκηλίων είναι ευαίσθητες σε διάφορες ενώσεις που βρίσκονται στη ριζόσφαιρα.

Σε όλους τους τύπους μυκóρριζας το λειτουργικό μυκήλιο που συνδέεται με τις ρίζες υπάρχει σε δύο φάσεις: μια εξωτερική εδαφική φάση και μια φάση στη στενή ένωση με τη ρίζα.

Το σημαντικότερο κοινό γνώρισμα των μυκóρριζων είναι η δυνατότητά τους να αναγνωρίσουν τις ρίζες των φυτών ξενιστών. Έτσι, μολύνουν τους ιστούς της ρίζας χωρίς να προκαλούν άμεσα (εκτός από την περίπτωση της ορχεοειδείς μυκóρριζας) τις γρήγορες ή έντονες αμυντικές ενέργειες των ξενιστών. Με τον τρόπο αυτό καθιερώνεται μια συμβατή αλληλεπίδραση με τα κύτταρα τις ρίζας και αναπτύσσεται μια θρεπτική σχέση μακροχρόνιας διάρκειας με τα φυτά.

Η διατροφή στις δενδροειδείς μυκóρριζες βασίζεται στον ιονισμό των εδαφικών θρεπτικών ουσιών από το μύκητα, την σταθεροποίηση του ατμοσφαιρικού άνθρακα μέσω της φωτοσύνθεσης από τα φυτά και την ανταλλαγή αυτών των θρεπτικών ουσιών στις ειδικά προσαρμοσμένες συμβιωτικές διεπαφές.

Οι εκτομυκóρριζες μπορούν να συμβάλουν στη προμήθεια του ξενιστή με άζωτο με δύο τρόπους: (α) με απορρόφηση, αφομοίωση και δυνατότητα διακίνησης των απλών αζωτούχων ενώσεων από το έδαφος στη ρίζα, και (β) με μετατροπή των σύνθετων πηγών N σε μορφές που χρησιμοποιούνται ευκολότερα από τη ρίζα.

Ευρετήριο

Λατινικό ευρετήριο

A

<i>Acaulospora</i>	20, 26, 27, 28, 29
<i>Anabaena</i>	4
<i>anpressoria</i>	6
<i>Arum</i>	23
<i>Azola</i>	4

B

<i>Bradyrhizobium</i>	4
-----------------------------	---

C

<i>Clomus</i>	20
<i>CO₂</i>	40

E

<i>ectendomycorrhizal</i>	15
<i>Enterophospora</i>	20
<i>ericoid</i>	16, 61

F

<i>Fabaceae</i>	3, 34, 62
<i>Frankia</i>	16

G

<i>G. intraradices</i>	53, 63
<i>G. margarita</i>	53
<i>Gigaspora</i>	20, 22, 26, 27, 29, 52, 63, 64
<i>Glomales</i>	18, 20
<i>Glomeromycota</i>	20
<i>Glomus intraradices</i>	52, 63
<i>Gramineae</i>	46

H

<i>Hartig δίκτυο</i>	30, 31, 33
<i>Hartig δικτύου</i>	29, 33, 34
<i>haustoria</i>	6

I

<i>infection pegs</i>	6
-----------------------------	---

N

<i>NH₄⁺</i>	53, 54
<i>nodABC</i>	38, 40

O

<i>orchid</i>	16, 61
---------------------	--------

P

<i>Paris</i>	23
<i>PCR</i>	63
<i>periarbuscular</i>	45, 46
<i>periarbuscular μειβοάνη</i>	45
<i>peroxidase</i>	39
<i>Pinaceae</i>	30, 34
<i>propagules</i>	34

R

<i>Rhizobium</i>	4
<i>rhizomorphs</i>	6

S

<i>Sclerocystis</i>	20, 29
<i>Scutellasnora</i>	20, 22, 26, 28, 29
<i>Scutellospora</i>	20
<i>septa</i>	5
<i>Striga ssp.</i>	37

T

<i>Thysanotus</i>	16, 17
-------------------------	--------

Z

<i>Zygomycetous</i>	20
---------------------------	----

A

<i>αραιόσπικιο</i>	7, 33
<i>αζωτοβακτήρια</i>	4
<i>αζωτοδέσμευση</i>	4
<i>ακετυλικό CoA</i>	51
<i>ακραίο περιβάττωμα</i>	8
<i>ακτινομύκητες</i>	16
<i>Ακτινόριζα</i>	14, 16
<i>αλληλεπιδράσεις</i>	2, 20, 58, 60
<i>αμοιβαιότητες</i>	2, 39
<i>αμυντικές υπερασπίσεις</i>	39
<i>αμφίδρομες θρεπτικές διαδικασίες</i>	50
<i>Αναστονώσεις</i>	6
<i>ανεπάρκεια νερού</i>	56, 57
<i>απόκλασμα</i>	56
<i>αποκλαστικό</i>	45
<i>απρεσσορία</i>	6, 22, 44
<i>αργέφουτρον</i>	8

B

βοηθητικά κύτταρα..... 22

Γ

γενετικά ρυθμιστικά σήματα..... 37
γένωμα..... 62
γλουταμίνη..... 54, 56
γλυκογόνο..... 6, 51, 54, 56
γλυκόζη..... 54, 56
γυμνόσπερμα..... 7

Δ

δενδροειδή..... 6, 59
δεντροειδείς..... 11, 15, 20, 60, 61
δίκτυο υφών..... 21, 22, 31, 32
διχοτομική διακλάδωση..... 44

Ε

εδαφολογική δομή..... 57, 58
εδαφολογική συνάθροιση..... 57
Εκτοενδομυκorrhίζες..... 14
Εκτο-ενδότροφη..... 14, 16
Εκτομυκorrhίζες..... 14, 29, 32
εκτομυκorrhιζικές ενώσεις..... 29, 30, 34, 43
Εκτομυκorrhιζικές συμβιώσεις..... 29
ενδογενείς συσχετισμοί..... 2
ενδοδερμίδα..... 8, 9
Ενδομυκorrhίζες..... 14
ενδοπλασματικό δίκτυο..... 5, 45
ενδοριζικές υφές..... 51
ενδοριζικό μυκήλιο..... 51, 52
ενδότροφες μυκorrhίζες..... 20
Ενδότροφη..... 14, 15, 20
εξόζη..... 51
εξωγενείς συσχετισμοί..... 2, 3
εξωδερμίδα..... 8
εξωριζικές υφές..... 52
εξωριζικό μυκήλιο..... 51, 52, 55
Εξότρωση..... 14, 15
επιδερμίδα..... 8, 33, 42, 44
επίδρωση..... 55, 56

Z

Ζυγομύκητες..... 5, 18, 20
ζώνη επιμήκυνσης..... 8
ζώνη κυτταρικής διάφραξης..... 8
ζώνη ωρίμανσης..... 8

Θ

Θαλλός..... 4
θεμελιώδες μερίστωμα..... 8
θετικές- αρνητικές αλληλεπιδράσεις..... 2
θυσσανώδες ριζικό σύστημα..... 9

K

καλύπτρα..... 8, 9
κάμβιο..... 9
καυσιώδης δακτύλιος..... 9
καρποφορίες..... 4, 27
κονδυλώματα..... 4
κυνοκύτταρο..... 5
κύστες..... 17, 22, 24, 25, 26, 27, 40, 56
κυστα-δενδροειδείς μυκorrhίζες..... 14, 18, 21, 22, 25, 26, 40, 46
κυστο-δεντροειδείς..... 20
κυστοειδείς..... 15, 20
κυτταρίνη..... 5, 6, 55
κυτταρόπλασμα..... 5, 6, 7, 25, 27, 45

M

μαζική ροή..... 56, 57
μακρομύκητες..... 4
μακροσυσσωματώματα..... 58
μανδύα..... 29, 31, 54
μικροσυσσωματώματα..... 58
μιτοχόνδρια..... 3, 45
μυζητήρας..... 6
Μυζητήρες..... 6
μυκήλιο..... 4
μυκητιακή γιτίνη..... 6
μυκητόρριζα..... 4
μυκorrhίζα..... 4
μυκorrhιζική εξάρτηση..... 47

Ξ

ξενιστής..... 3
ξόλωμα..... 9

Ο

ομοσιτισμός..... 2
οσιωτική ρύθμιση..... 57

Π

παρασιτισμός..... 2, 38
πασόπιτο..... 3
πασσαλώδες ριζικό σύστημα..... 9, 46
περικόκλιο..... 9
πηκτίνη..... 55
πλαστίδια..... 45
πλεκτέγγυμιά..... 7
πολλαπλά σήματα..... 37
πολυκακηλαιδή..... 65
πολυκύτταρο..... 5
πολυμερισμένη κρυστάλλική γιτίνη..... 43
προκάμβιο..... 8
προμερίστωμα..... 8
προσέττωμα..... 7, 32
πρωτόδεσμα..... 8
πρωτόπλασμα..... 5, 45
πρωτοπλασματική μεμβράνη..... 5
πηπτικές ενώσεις..... 40
πυθονική μεμβράνη..... 5

Ρ

<i>ριβωσώματα</i>	5
<i>ριζικά τριγύδια</i>	4, 8, 15, 46
<i>ριζόβια</i>	4, 38
<i>ριζόμορφα</i>	6, 32
<i>Ριζόμορφα</i>	6

Σ

<i>σακχαρόζη</i>	56
<i>σέπτα</i>	5, 21, 23
<i>σημείο σύνδεσης</i>	37
<i>σκέλη υφών</i>	32
<i>σκληρότια</i>	32
<i>σπερματόφυτα</i>	7
<i>σπόρια</i>	7, 22, 25, 27, 28, 38, 44, 47, 63
<i>στήλη</i>	9
<i>Στολόνια</i>	6
<i>συμβιώσεις</i>	3, 10, 29, 61
<i>συμβιωτικά γονίδια</i>	63
<i>συμβιωτικές διεπαφές</i>	50
<i>συμβιωτικοί συσχετισμοί</i>	3
<i>συνεξέλιξη</i>	2, 20
<i>Σωλήνες Μόλυνσης</i>	6

Τ

<i>ταινία Caspary</i>	8
<i>τρεχαλόζη</i>	51
<i>τρούζη</i>	51

Υ

<i>υφές</i>	4, 5, 6, 7, 9, 15, 16, 17, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 51, 52, 54, 55, 57, 63
-------------------	---

<i>υφικά εξογκώματα</i>	27
-------------------------------	----

Φ

<i>φαινολικές ενώσεις</i>	37, 38
<i>φλαβονοειδεί</i>	40
<i>φλοιός</i>	8, 32
<i>φλοίσμα</i>	9
<i>φρουκτόζη</i>	54, 56
<i>Φύλο Ασκομύκητες</i>	7
<i>Φύλο Βασιδιομύκητες</i>	7
<i>Φύλο Δευτερομύκητες</i>	7
<i>Φύλο Ζυγομύκητες</i>	7
<i>φυσάτια</i>	4
<i>φωσφορικό άλας</i>	21, 56

Χ

<i>χημικά σήματα</i>	39
<i>χιτίνη</i>	5, 6, 41, 43
<i>χλωροπλάστες</i>	3

Ψ

<i>ψευδοπαρένυμα</i>	7, 32
----------------------------	-------

Ω

<i>ωοειδής κόστος</i>	25
<i>ώριμο μανόα</i>	31

Πίνακας περιεχομένων εικόνων

Εικόνα 1. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αμοιβαιότητας η αλληλεπίρδαση μεταξύ μιας μέλισσας και ενός φυτού.	3
Εικόνα 2. Γενική δομή του άκρου μιας υφής	6
Εικόνα 3. Σχηματική παράσταση μυκηλιακών υφών με σέπτα (πάνω) και χωρίς σέπτα (κάτω). 6	6
Εικόνα 4. Φωτονοιογραφία επιμήκους τομής ριζόμορφου.....	7
Εικόνα 5. Απροσώριο του <i>Alternaria alternata</i>	7
Εικόνα 6. Μυζητήρας του <i>Phytophthora infestans</i>	7
Εικόνα 7. Διατομή άκρου ρίζας	9
Εικόνα 8. Επιμήκης διατομή ρίζας.....	10
Εικόνα 9. Άκρη ρίζας του φυτού <i>Smilacina racemosa</i> μολυσμένης με μυκόρριζα. Διακρίνονται η καλύπτρα (Μ) και οι μυκορριζικές υφές (βέλη).....	10
Εικόνα 10. Μυκητιακό σπόριο με συνημμένη υφή. σε απολίθωμα ηλικίας 460 εκατομμυρίων ετών. (Πηγή: http://www.berkeley.edu).....	11
Εικόνα 12. Μυκορριζικές ενώσεις των Αγγειόσπερμων φυτών.....	17
Εικόνα 13. Ρίζες <i>Betula</i> με εκτομυκόρριζα (βέλη).....	18
Εικόνα 14. Ενδομυκόρριζα μέσα σε μια ρίζα του <i>Hydrophyllum virginianum</i> (διακρίνονται υφές (βέλη) και κύστες (V).....	18
Εικόνα 15. Ρίζα με μονοτροπική μυκόρριζα. Είναι ορατές οι υφές που προβάλλουν τα επιδερμικά κύτταρα (βέλος).	18
Εικόνα 16. Μυκητιακό νήμα (βέλος) του <i>Epulorhiza sp</i> μέσα σε ένα ριζικό τοιγίδιο του <i>Rogonia orhioglossoides</i>	18
Εικόνα 17. Ανάπτυξη μυκόρριζας σε ρίζα του <i>Leucopogon verticillatus</i> (<i>Eracridaceae</i>)......	18
Εικόνα 18. Μολυσμένη ρίζα του <i>Thysanotus</i> (<i>Anthericaceae</i>) με μυκόρριζα. Διακρίνονται οι μυκηλιακές υφές (βέλη).....	18
Εικόνα 19. Δενδροειδή μυκόρριζα του <i>Arbutus menziesii</i> με <i>Lactarius deliciosus</i>	18
Εικόνα 20. Οι υφές εδάφους που προέκυψαν από τα σπόρια. Αυτά τα σπόρια είναι απο είδη <i>Gigaspora</i> (δεξιά) και <i>Scutellospora</i> (αριστερά).....	23
Εικόνα 21. Οι εδαφολογικές υφές έχουν παράγει 2 απροσώρια μεταξύ των επιδερμικών κυττάρων (βέλη). Αυτά φαίνονται εδώ στην επιφάνεια μιας ρίζας με τις συνημμένες υφές	24
Εικόνα 22. Υφές σε σημείου εισόδου (Ε) διαπεράσεις των κύτταρων του θλοιού (βέλη) περίπου μια ημέρα μετά από την επαφή με τη ρίζα.	24
Εικόνα 23. Τύπος <i>Arum</i>	24
Εικόνα 24. Τύπος <i>Paris</i>	24
Εικόνα 25. Ωριμο δενδροειδή του <i>Glomus mosseae</i> με τις πολυάριθμες λεπτές διακλαδισμένες υφές.....	25
Εικόνα 26. Κύστες (V) που το μύκητα <i>Glomus</i> σε μια ρίζα πράσου (<i>Allium porrum</i>). Αυτή η ρίζα περιέχει επίσης πολλές μεσοκυττάρια υφές.	25
Εικόνα 27. Δενδροειδή του <i>Gigaspora margarita</i> σε έναν επι-μυκομένο υφικό κορυμό (Τ) και τις τούφες των λεπτών διακλαδισμένων υφών (<i>arbuscular</i>) (βέλη).	28
Εικόνα 28. Λοβωτές κύστες ενός είδους <i>Acaulospora</i> σε μια ρίζα τριφυλλίου (<i>Trifolium spp</i>). 28	28
Εικόνα 29. Σχετικά μικρά άσπρα σπόρια ενός είδους <i>Glomus</i>	29
Εικόνα 30. Σπόριο του <i>Glomus clarum</i> που έχει ένα ορατό εσωτερικό στρώμα τοιχώματος (βέλος).	29
Εικόνα 31. Σποροκάρπιο του <i>Glomus invermaium</i> χαρακτηριστικού των νεκρών σπορίων που βρίσκονται συχνά στο χώμα.	29
Εικόνα 32. Ενεργά σπόρια του <i>Glomus invermaium</i>	29
Εικόνα 33. Σπόριο <i>Acaulospora</i> με τα βαθιά κοιλώματα στο εξωτερικό τοίχωμα και τα εσωτερικά στρώματα.	29
Εικόνα 34. Σπόριο <i>Acaulospora</i> με διάφορα εσωτερικά στρώματα τοιχωμάτων (βέλη).	29

Εικόνα 35. Ασπρα σπόρια του <i>Scutellospora</i> με προεξέχοντα καφετή ασπίδες βλάστησης.	29
Εικόνα 36. Μεγάλο σπόριο του <i>Scutellospora reticulata</i> με τα βαθιά κοιλώματα.....	29
Εικόνα 37. Διαμόρφωση εκτομκόρριζας σε ρίζες αγγειόσπερμων και γυμνόσπερμων	31
Εικόνα 38. Μυκητιακές δομές εκτομκόρριζας στο έδαφος.....	33
Εικόνα 39. Εκτομκόρριζες μεταξύ του <i>Pinus radiata</i> και του μύκητα <i>Amanita muscaria</i> . Αυτή η ένωση έχει διακλαδιστεί σε ιδιαίτερα κοντές ρίζες με πολλές άκρες ρίζας (βέλη).	33
Εικόνα 40. Κοντές εκτομκορριζικές ρίζες (S) του <i>Eucalyptus globulus</i> με το μύκητα <i>Cenococcium</i> - που έχει πυκνές μαύρες εξωτερικές υφές (βέλος).	33
Εικόνα 41. Αρχικό στάδιο αποίκησης της ρίζας πεύκου από το <i>Pisolithus tinctorius</i> . Η υφή (βέλη) έχουν έρθει σε επαφή με τη ρίζα και αογίζει να πολλαπλασιάζεται στην επιφάνειά κοντά στην κορυφή (Α).....	34
Εικόνα 42. Εικόνα SEM που παρουσιάζει το επόμενο στάδιο αποίκησης. Ο υφικός μανδύας (βέλη) έχει διαμορφώσει μια πυκνή κάλυψη στην επιφάνεια της ρίζας (βέλη).	34
Εικόνα 43. Άποψη εκτομκόρριζας σε <i>Pinus strobus</i> . Αυτή η εικόνα επιδεικνύει πώς οι υφές του Hartig δικτύου (βέλη) τυλίγουν τα κύτταρα του φλοιού (C).	35
Εικόνα 44. Εγκάρσιο τμήμα εκτομκοοριζικής ρίζας του <i>Populus tremuloides</i> που παρουσιάζει τις δαιδαλώδες υφές του Hartig δικτύου (βέλη) γύρω από τα επιμηκυνόμενα επιδερμικά κύτταρα.	35
Εικόνα 45. Μορφολογία ενός κυττάρου του φλοιού της ρίζας που περιέχει δενδροειδή.....	45
Εικόνα 46. Επισκόπηση των διάφορων μηχανισμών που επηρεάζουν την δομή του εδάφους ..	59

Βιβλιογραφία από Ιντερνέτ

- ❖ <http://mycor.nancy.inra.fr/about/index.html>
- ❖ http://mycorrhiza.ag.utk.edu/images/old_gallery/
- ❖ <http://www.berkeley.edu/news/index.html>
- ❖ <http://www.deemy.de/>
- ❖ <http://www.fao.org/docrep/87903e/87903e08.htm>
- ❖ <http://www.ffp.csiro.au/research/mycorrhiza/index.html>
- ❖ <http://www.orchidtrek.com/>
- ❖ <http://www.scielo.br/scielo.php?lng=en>
- ❖ <http://www.teilar.gr/>

Ξένη βιβλιογραφία

- Abbott L.K., Robson A.D. and DeBoer G., 1984.** The effect of phosphorus on the formation of hyphae in soil by the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus fasciculatum* *New Phytologist* **97**: 437-446.
- Abbott L.K., 1982.** Comparative anatomy of vesicular-arbuscular mycorrhizas formed on subterranean clover *Aust. J. Bot.* **30**: 485-499
- Agerer R., 1991.** Characterization of ectomycorrhizae. In: Norris JR, Read DJ & Varma AK (eds) *Methods in Microbiology. Vol. 23. Techniques for the Study of Mycorrhiza*. Academic Press, London. pp. 25-73.
- Anderson J. M. & Ingran J., 1996.** Tropical Soil and Fertility EAB International. Appendix C: Mycorrhizas, 121-131.
- Bagyaray, D.J., and Harinikumar, K.M., 1988.** The effect of crop rotation on native vesicular-arbuscular mycorrhizal propagules in soil. *Plant and soil* **110**, 77-80.
- Balestrini, R., Romera, C., Puigdomenech, P., Bonfante, P., 1994.** Location of a cell wall hydroxyproline-rich glycoprotein, cellulose and β -1,3-glucans in apical and differentiated regions of maize mycorrhizal roots. *Planta* **195**:201-209
- Barea, J. M., Azcon, R. and Azcon-Aguilar, C., 1993.** Mycorrhiza and crops. *Advances in Plant Pathology* Vol. **9**, 167-190.

- Bago, B., Pfeffer, P.E., Zipfel, W., Lammers, P., & Shachar-Hill, Y., 2002.** Tracking metabolism and imaging transport in arbuscular mycorrhizal fungi. *Metabolism and transport in AM fungi. Plant and Soil* **244**: 189-197.
- Hause, B., & Fester, T., 2005.** Molecular and cell biology of arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Planta* (2005) **221**: 184-196
- Biermann, B., & Linderman R.G., 1983.** Use of vesicular-arbuscular mycorrhizal roots, intraradical vesicles and extraradical vesicles as inoculum. *New Phytologist* **95**: 97-105.
- Brundrett, M., 2004.** Diversity and classification of mycorrhizal associations. *Biol. Rev.* (2004), **79**, pp. 473–495.
- Brundrett, M.C., Abbott, L.K., & Jasper, D.A., 1999.** Glomalean fungi from tropical Australia. I. Comparison of the effectiveness of isolation procedures. *Mycorrhiza* **8**: 305-314.
- Brundrett, M.C., 1991.** Mycorrhizas in natural ecosystems. In: Macfayden A, Begon M & Fitter AH (eds) *Advances in Ecological Research*, Vol. 21. Academic Press, London. pp. 171-313.
- Cairney, J.G., 2000.** Evolution of mycorrhiza system. *NATURWISSENSCHAFTEN* **87**: 467-475
- Carafa, A., 2006.** A morphological and molecular analysis of endophytic associations of liverworts with glomeromycotean fungi.
- Daft, M.J., 1991.** Influences of genotypes, rock phosphate and plant densities on mycorrhizal development and the growth of five different crops. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **35**, 151-169.
- David, B., 2002.** Εξέλιξη. Dorling Kindersley Limited. LONDON. (Μετάφραση: Ελευθερία Νικολούζου. 2003.)
- Gallaud, I., 1905.** Études sur les mycorrhizes endophytes. *Revue General de Botanique* **17**: 5-48, 66-83, 123-136, 223-239, 313-325, 425-433, 479-500.
- Gerdemann, J.W., 1975.** Vesicular-arbuscular mycorrhize. In Torrey J.G. and Clarkson. D.T. (eds), *The Development and Function of Roots*. Academic Press, New York, pp.575-591.

- Harley, J.L., and Smith, S.E., 1983.** Mycorrhizal symbiosis. Academy Press, London.
- Heckman, D.S., Geiser, D.M., Eidell, B.R., Stauffer, R.L., Kardos, N.L., Hedges, S.B., 2001.** Molecular evidence for the early colonization of land by fungi and plants. *Science* **293**:1129–1133
- Trappe, J.M., 1987.** Phylogenetic and ecological aspects of mycotrophy in the angiosperms from an evolutionary standpoint. In: Sarif, G.R. (ed.), *Ecophysiology of VA Mycorrhizal plants*. CRC Press, Boca Raton, LA, pp.5-25.
- Janos, D.P., 1987.** VA Mycorrhizas in humid tropical ecosystems. In Sarif, G.S. (ed), *Ecophysiology of VA Mycorrhizal Plants*. CRC Press, Boca Raton, LA, USA, pp. 107-135
- Keith, N.E. and David S.H., 2004.** The evolutionary implications of exploitation in mycorrhizas. *Can. J. Bot.* **82**: 1110–1121 (2004).
- Liu, A., Hamel, C., Begna, S.H., Ma, B.L., and Smith, D.L., 2003.** Soil phosphorus depletion capacity of arbuscular mycorrhiza formed by maize hybrids. *Can. J. Soil Sci.* **83**: 337-342.
- Ruiz, M.J.L., 2003.** Arbuscular mycorrhizal symbiosis and alleviation of osmotic stress. New perspectives for molecular studies. *Mycorrhiza* (2003) **13**:309–317
- Francis, M. and Bernard, B., 1993.** Nitrogen metabolism of ectomycorrhizal fungi and ectomycorrhiza. *Advances in Plant Pathology* Vol. **9**, 83-102.
- Massicotte, H.B., Ackerley, C.A. & Peterson, R.L., 1987.** The root-fungus interface as a indicator of symbiont interaction in ectomycorrhizae. *Canadian Journal of Forestry Research* **17**: 846-854.
- Rillig, C.M. and Mummey D.L., 2006.** Mycorrhizas and soil structure. *New Phytologist* (2006) **171**: 41–53.
- Morton, J.B. and Benny, G.L., 1990.** Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): a new order, Glomales, two new suborders, Glomineae and Gigasporineae and new families Acaulosporaceae and Gigasporaceae with an emendation of Glomaceae. *Mycotaxon* **37**: 471-491
- Morton, J.B. & Benny, G.L., 1990.** Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): a new order Glomales, two new suborders, Glominae and Gi-

gasporinae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with an emendation of Glomaceae. *Mycotaxon* **37**: 471-491.

Read, D.J., 1993. Mycorrhiza in plant communities. *Advances in Plant Pathology* Vol. **9**, 1-31.

Robert, M.A., 2004. Arbuscular mycorrhizae and soil/plant water relations. *Canadian Journal of Soil Science*, **84**: 373-381.

Koide, T.R. and Schreiner, P.R., 1992. Regulation of the Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis. *Annual Reviews Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* **43**: 557-581.

Koide, T.R., 1993. Physiology of the mycorrhizal plant. *Advances in Plant Pathology* Vol. **9**, 32-54.

Sanders, F.E., 1993. Modelling plant growth responses to vesicular arbuscular mycorrhizal infection. *Advances in Plant Pathology* Vol. **9**, 135-166.

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

Simon, L., Bousquet, J., Lévesque, R.C., Lalonde, M., 1993. Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. *Nature* **363**:67-69

Smith, F.A. and Smith, S.E., 1996. Mutualism and Parasitism: Diversity in Function and Structure in the "Arbuscular" (VA) Mycorrhizal Symbiosis. *Advances in Botanical Research* Vol. **22**, 2-42.

Barker1, S.J. & Larkan, N.J., 2002. Molecular approaches to understanding mycorrhizal symbioses. *Plant and Soil* **244**: 107-116.

Grove, T.S. and Taconf, F.L., 1993. Mycorrhiza in plantation forestry. *Advances in Plant Pathology* Vol. **9**, 191-227.

Takacs, T., Voros, I., 2003. Role of arbuscular mycorrhizal fungi in the water and nutrient supplies of host plant. *NOVENYTERMELES* **52**: 583-593.

Tamasloukht, M.B., Sejalon-Delmas, N, Kluever, A., Jauneau, A., Roux, C., Becard, G., Franken, P., 2003. Root factors induce mitochondrial-related gene expression and fungal respiration during the developmental switch from asymbiosis to presymbiosis in the arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora rosea*. *Plant Physiol* **131**:1468-1478

- Tommerup, I.C. and Malajczuk, N., 1993.** Genetics and molecular genetics of mycorrhiza. *Advances in Plant Pathology* Vol. 9, 103-134.
- Gianinazzi-Pearson, V. and Smith, S.E., 1993.** Physiology of mycorrhizal mycelia. *Advances in Plant Pathology* Vol. 9, 55-82.
- Göhre, V.Z., Paszkowski, U., 2006.** Contribution of the arbuscular mycorrhizal symbiosis to heavy metal phytoremediation. *Planta* (2006) 223: 1115–1122.
- Dalpré, Y., 2003.** Mycorrhizal fungi biodiversity in Canadian Soils. *Can. J. Soil Sci.* 83: 321-330.

Ελληνική βιβλιογραφία

Grand Larousse Τόμος .9^{ος}, 2001

- Ζερβάκης, Ι.Γ., 1998.** Εισαγωγή στη μυκητολογία & στοιχεία καλλιέργειας εδώδιμων μανιταριών. Σημειώσεις, Τ.Ε.Ι. Καλαμάτας, Καλαμάτα.
- Ηλιόπουλος, Γ.Α., 1999.** Φυτοπροστασία Ι Στοιχεία Φυτοπαθολογίας. Σημειώσεις, Τ.Ε.Ι. Καλαμάτας, Καλαμάτα.
- Καραγιαννίδης Ν. και Μπλαδενοπούλου Σ., 1997.** Η επίδραση του εδάφους στη δράση του ενδομυκορριζικού μύκητα *Glomus mosseae* στην πρόσληψη θρεπτικών στοιχείων και στην αύξηση φυτών τριγωνίσκου και σόργου. *Γεωργική Έρευνα*, 21: 33-41
- Καραμπέτσος, Χ. Ι., 1999.** Βοτανική Ι. Σημειώσεις, Τ.Ε.Ι. Καλαμάτας, Καλαμάτα.
- Καραμπέτσος, Χ. Ι., 1999.** Φυσιολογία φυτών. Σημειώσεις, Τ.Ε.Ι. Καλαμάτας, Καλαμάτα.
- Καραμπέτσος, Χ.Ι., 2003.** Θρέψη φυτών. Σημειώσεις, Τ.Ε.Ι. Καλαμάτας, Καλαμάτα.
- Σαρλής, Π.Γ., 1999.** Συστηματική Βοτανική Εφαρμογή Κορμόφυτων. Αθ. Σταμούλης. Αθήνα.
- Χριστιάς, Χ., 1999.** Μυκητολογία. Αγροτυπός Α.Ε. Αθήνα.