

METSÄNTUTKIMUSLAITOKSEN
SUONTUTKIMUSOSASTON TIEDONANTOJA

5/1976

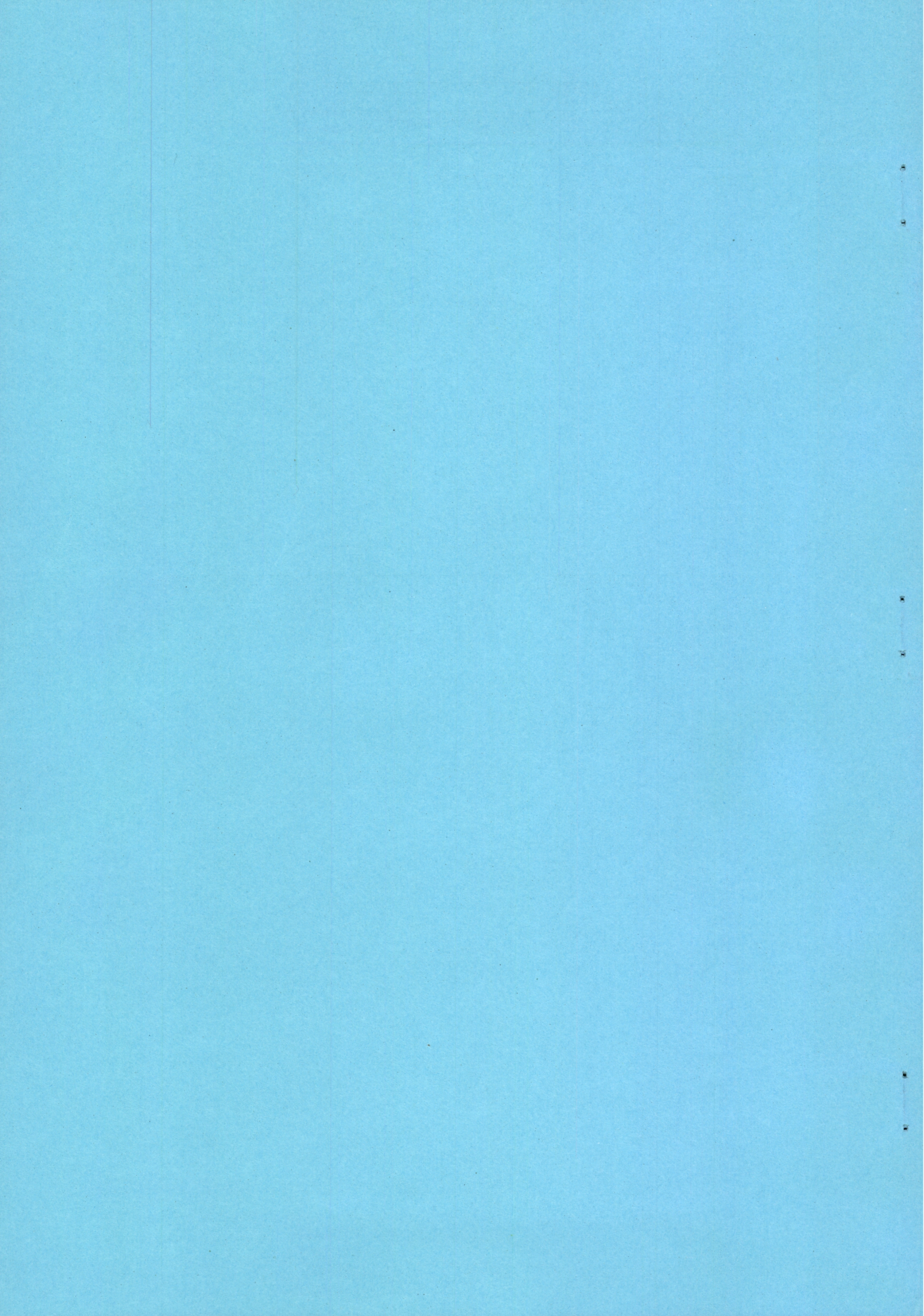
EKTOMYKORITSASTA, SEN MORFOLOGIASTA JA ANATOMIASTA

Kimmo K. Kolari

Helsinki 1976

METSÄNTUTKIMUSLAITOS
Kirjasto

KIR: ~~METLA~~
PL 1905/815



EKTOMYKORITSASTA; SEN MORFOLOGIASTA JA ANATOMIASTA

KIMMO K KOLARI

KASVITIETEEN ANATOMIS - FYSIOLOGISEN LINJAN
LuK - TUTKIELMA

1976

S I S Ä L L Y S

	Sivu
1. Johdanto	1
2. Pääpiirteitä mykoritsan muodostuksesta	2
3. Mykoritsatyypeistä	
3.1. Yleistä	4
3.2. Ektomykoritsa	4
3.3. Endomykoritsa	4
3.4. Pseudomykoritsa	5
3.5. Ektendomykoritsa	5
3.6. Peritrofinen mykoritsa	5
4. Ektotrofisista puista ja ektomykoritsaa muodostavista sienistä .	
4.1. Puut	10
4.2. Sienet	11
5. Ektomykoritsan rakenteesta	
5.1. Morfologia	12
5.2. Ektomykoritsan hienorakenne	14
5.2.1. Yleistä	14
5.2.2. Ritsosfääri	14
5.2.3. Vaippa	15
5.2.4. Tanniinikerros	15
5.2.5. Hartigin verkko	16
6. Ektomykoritsojen luokitusjärjestelmistä	
6.1. Yleistä	18
6.2. Melinin luokitus	18
6.2.1. A-tyyppin mykoritsa	18
6.2.2. B-tyyppin mykoritsa	18
6.2.3. C-tyyppin mykoritsa	19
6.2.4. D-tyyppin mykoritsa	19
6.2.5. K-tyyppin mykoritsa	19
6.3. Dominikin, Trappen ja Zakin luokituksista	20
7. Rakenne ja toiminta	33
8. Kirjallisuus	38

1. Johdanto

Kasvien ja sienten välinen assosiaatio, jossa sienirihmasto esiintyy juuren pinnalla tai sen solukoissa, on tunnettu jo yli sadan vuoden ajan. Eräiden tällaiseen "yhteenliittymään" kuuluvien sienten aktiivisuus voi saada aikaan huomattavia muutoksia juurten morfologiassa ja anatomiasa muodostamalla sienijuuri-rakenteita, jotka poikkeavat selvästi infektoitumattomista juurista (Harley, 1956).

Tällainen mykotrofia tai symbioosi kasvien ja tiettyjen sienien välillä on hyvin yleinen ilmiö kasvikunnassa, sillä noin 80 % kasveista on symbioosissa eräiden sienilajien kanssa. Erityisesti metsäpuilla mykotrofia on runsasta ja jopa tavallista. Esim. eurooppalaisten ja muiden lauhkean vyöhykkeen metsäpuiden - kuten lehtipuista pyökki, kastanja, koivu, tammi ja pähkinäpuu sekä havupuista mänty, kuusi ja lehtikuusi - juuret ovat symbioosissa sienten kanssa luonnontilaisissa metsissä (Harley, 1956; Slankis, 1958).

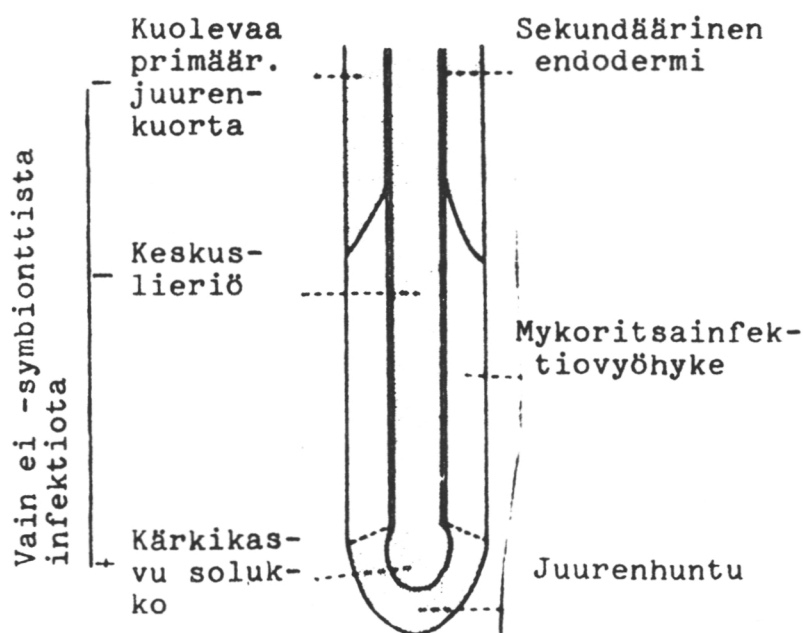
Sienten aiheuttamat muutokset näkyvät kasvin juuren rakenteessa yleensä lyhytjuurien erikoisena muodostumana. Ne ovat turvonneita ja usein erittäin haarautuneita sekä yleensä paksun sienirihmastovaipan ympäröimiä. Sienirihmasto esiintyy myös juurenkuoren soluväleissä tai solujen sisällä (Slankis, 1958). Näiden rakenteellisten tunnusmerkkien perusteella on tällaisia sienijuuria alettu nimittää mykoritsoiksi, jonka nimityksen A. Frank otti käyttöön vuonna 1885. Mykoritsa-nimitys kuvaa sienen ja juuren välisen symbioosin morfologis-anatomista kokonaisuutta.

Mykoritsa-nimeä käytetään nykyään suuressa määrin rakenteista, jonka muodostavat sienirihmastot ja juuret, juurakot tai muiden kasvien sekovarret, mutta tiukasti ottaen tulisi mykoritsa-nimitystä käyttää vain silloin kun kyseessä ovat kasvien juuret (Harley, 1969).

2. Pääpiirteitä mykoritsan muodostuksesta

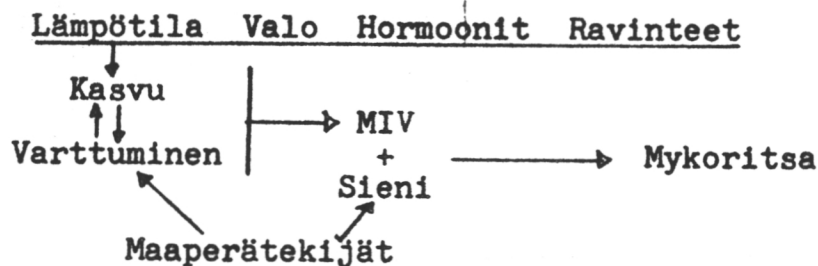
Mykoritsan muodostumisen lähtökohtana on symbioosi, jossa molemmilla on hyötyä toisistaan. Björkman (1970) toteaaakin, että mykoritsalla on kaksi perusvaatimusta: energian lähde (yksinkertaiset hiilihydraatit) sienelle ja ravinnon tarjonta (mineraaliravinteet) isäntäkasville.

Mykoritsa muodostuu sienien infektoimissa juurenkuoren primäärisiä eläviä soluja. Sieni ja juuri eivät muodosta mykoritsaa, jos juuri on kuolemaisillaan tai kuollut. Kasvusolukoissa ei ole toistaiseksi todettu infektiota, joten voidaan olettaa, että mykoritsa ei muodostu juuren kärkeen. Edellisen perusteella on määritetty se alue, jossa mykoritsan muodostus (infektio) voi tapahtua. Tämä alue sijoittuu hieman juuren kärjen taakse ja loppuu missä primäärin juuren kuori alkaa kuolla. Aluetta nimitetään mykoritsainfektiovyöhykkeeksi (lyh. MIV, kuva 1.).



Kuva 1. Kaavakuva juuresta ja vyöhykkeistä, joissa mykoritsa voi esiintyä. Varjostetulla alueella ei todellista mykoritsainfektioita tapahdu. Marks ja Fosterin (1973) mukaan.

MIV on dynaaminen ja liikkuu akropetaalisesti (kärkihakuisesti) juuren kasvaessa. Sen kokoon, akropetaalisen liikkeen nopeuteen ja aikaan, jolloin tämän alueen solut ovat "vastaanottavassa" tilassa vaikuttavat ne tekijät, jotka vaikuttavat juuren kehitykseen ja kasvuun (Marks ja Foster, 1973, kuva 2.).



Kuva 2. Mykoritsainfektiovyöhykkeeseen (MIV) vaikuttavien tekijöiden mahdolliset suhteet. Marks ja Fosterin (1973) mukaan.

Infektio voi tapahtua kahta tietä, primäärisesti tai sekundäärisesti. Primäärisessä infektiossa koskematon juuristo infektoituu maaperästä - Morrisonin (1956) mukaan ensimmäisten lehtien ilmestyessä - siten että sienirihmasto ympäröi emojuurta tunkeutua juuren kuoreen. Siten uudet juuret muodostuvat sienirihmastovaipan alla, ja samaan aikaan kun protoksyyleemiputkilot muodostuvat, sienirihmastot tunkeutuvat juurenkuoren soluväleihin muodostaen eräänlaisen verkoston l. Hartigin verkon (Robert Hartigin mukaan). Infektion alkuvaiheissa Hartigin verkko näkyy vain kuoren uloimmissa osissa, mutta se laajenee hitaasti sisäänpäin pysähtyen endodermiin (sisäkettoon).

Sekundäärisessä infektiossa juuren pinnalla oleva sienirihmasto infektoi uuden koskemattoman juuren pinnan tai juurenkuoren solukossa oleva rihmasto vastamuodostuneen kuoren solukon (Marks ja Foster, 1973).

3. Mykoritsatyypeistä

3.1 Yleistä

Mykoritsat ovat luokiteltavissa niiden karkean morfologian ja rakenteellisten ominaisuuksien perusteella (Marks ja Foster, 1973) so. juurten solujen ja sienirihmaston keskinäisten suhteiden perusteella (Slankis, 1958). Tunnetut eri tyypit ovat: ekto(trofinen) ja endo(trofinen) mykoritsa (Frank, 1885), pseudomykoritsa ja ektendo(trofinen) mykoritsa (Melin, 1917, 1923) sekä peritrofinen mykoritsa (Jahn, 1934). Kolmea ensimmäistä tyyppiä voidaan pitää päätyypeinä, mutta kahden viimeisen tyyppin paikka tyyppityksessä on kiistanalainen. Päätyyppien muuttumattomuutta on alettu epäillä, sillä Laiho (1967) ja Marks ja Foster (1967) ovat todenneet ektomykoritsan muuttuvan ektendomykoritsaksi että päinvastoin. Täten esim. Harleyn (1969) mukaan on ektomykoritsan ja ektendomykoritsan välistä eroa liioiteltu, koska mykoritsasuhteiden muuntelun aluetta ei ole riittävästi tutkittu. Lisäksi Marks ja Foster (1973) toteavat, että ennenkuin lisäselvityksiä saadaan mykoritsan muodostumisesta, täytyy näitä tyyppienä pitää mielivaltaisina vaikkakin näyttää siltä, että ne saattavat heijastaa olemassa olevaa isäntä-sieni-suhdetta.

3.2 Ektomykoritsa

Vaikka ektomykoritsan ja ektendomykoritsan osuus on kaikista mykoritsoista vain noin 3 % (Cerny 1974) on niiden merkitys siinä suhteessa suuri, että ne ovat metsäpuilla vallitsevat mykoritsamuodot.

Ektomykoritsassa on erotettavissa lyhytjuurta ympäröivä sienirihmaston muodostama vaippa sekä tästä peräisin olevan rihmaston juurenkuoren soluväleihin muodostama Hartigin verkko (Harley, 1969; Marks ja Foster, 1973; kuvat 3 ja 4).

3.3 Endomykoritsa

Endomykoritsa on laajimmin levinnyt tyyppi ja käsittää noin 97 % kaikista mykoritsoista (Cerny, 1974). Niitä esiintyy pääasiassa - poikkeuksia mm. kataja ja vaahtera - ei-puuvartisilla kasveilla ja ne ovat monimuotoisempia ja rakenteeltaan vaihtelevampia kuin ektomykoritsat.

Endomykoritsalta puuttuu vaippa yleensä, joten sitä on usein vaikea tuntea ulkoisten tuntomerkkien perusteella. Juurenkuoren väleissä saattaa olla rihmasto (esiintyvät tällöin hajanaisesti eikä Hartigin verkkoa muodostu), mutta pääasiassa rihmasto tunkeutuu juurenkuoren solujen sisään (solujen menettämättä normaalia muotoaan) ja kasvaa siellä eri tavoin muodostaen mm. rihmastovyyhtejä (engl. coil), rakkulamaisia muodostumia tai pieniä haaroittumia, arbuskeleja (engl. arbuscule) (Slankis, 1958; Harley, 1969, kuva 5.).

3.4. Pseudomykoritsa

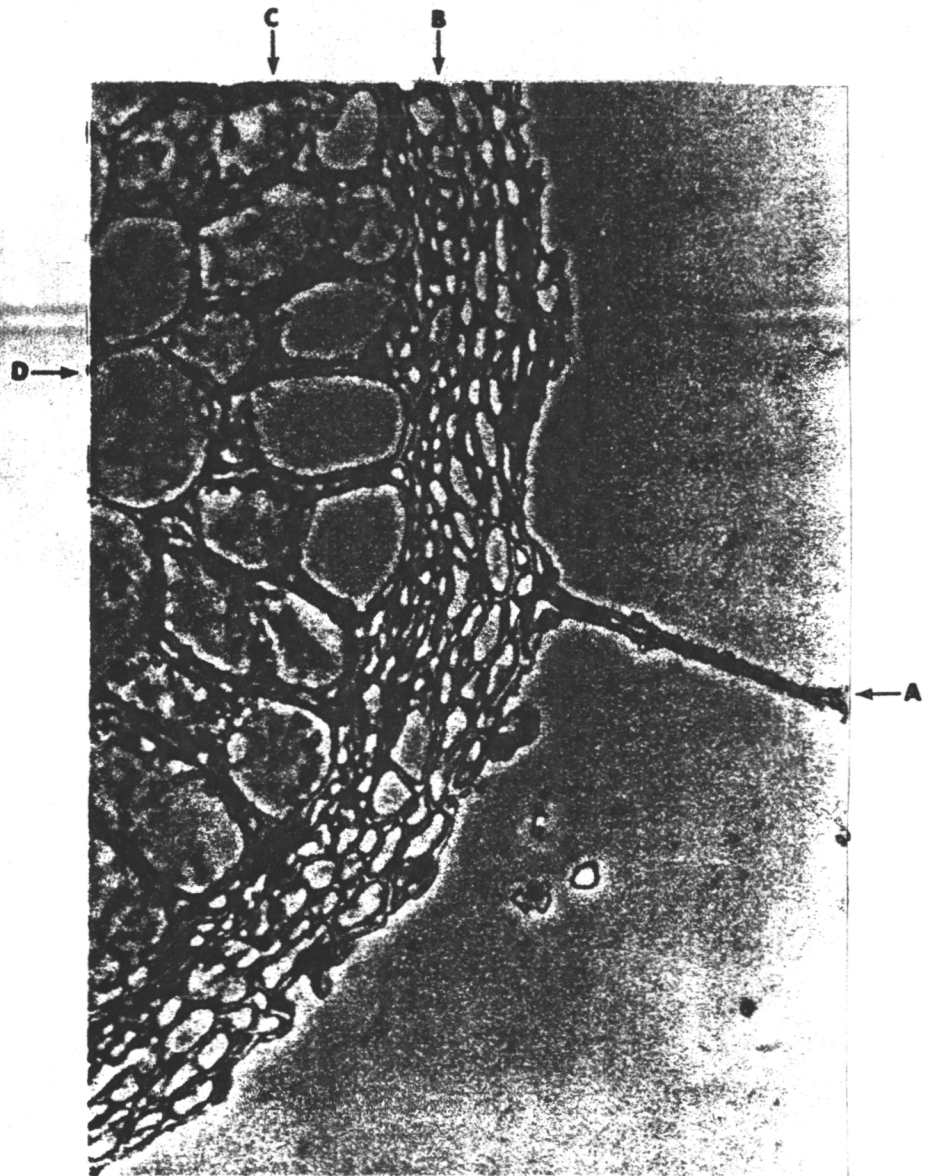
Pseudomykoritsa (valemykoritsa) esiintyy suhteellisen harvoin ja tällöin on kyseessä lyhytjuuri, jonka lievästi parasitiittinen sieneni on infektoinut. Kyseessä ei ole symbioosi (Harley, 1969). Melin (1917) kuvasi ensimmäisenä näitä lyhytjuuriksi, joissa oli sienirihmasto, mutta se esiintyi niissä epämääräisesti. Pseudomykoritsalta puuttuvat yleensä vaippa ja Hartigin verkko. Myös todellisille mykoritsoille tyypillinen lyhytjuurten haaroittuminen puuttuu tai on heikkoa (Marks ja Foster, 1973). Uloimmat kuoren solut ovat usein myös tanniinien täyttämät (Meyer, 1973, kuva 6).

3.5. Ektendomykoritsa

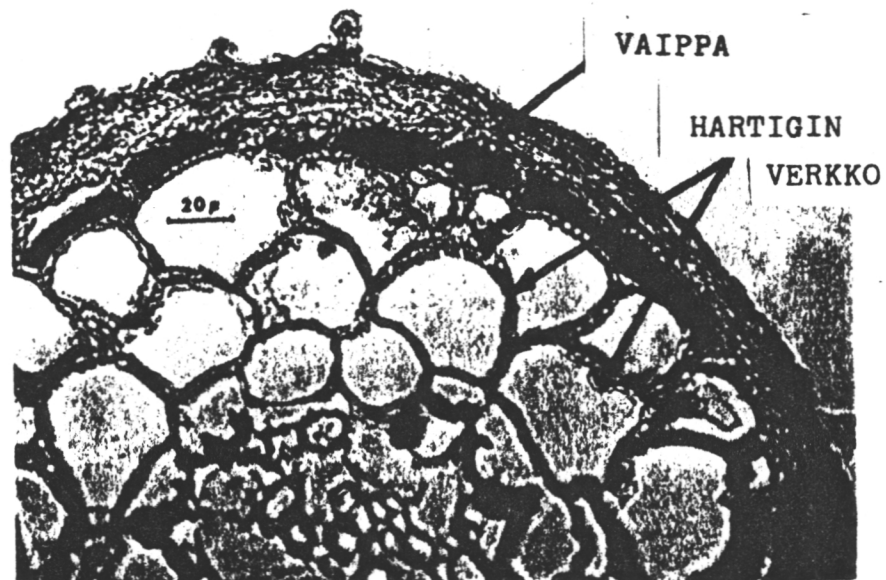
Ektendomykoritsa on ekto- ja endomykoritsan "välimuoto, koska sillä on selvä Hartigin verkko sekä solunsisäisiä sienirihmoja. Tällä tyypillä voi esiintyä myös vaippa mutta tällöin se on hyvin ohut ja heikosti kehittynyt. Myös ektendomykoritsalla on lyhytjuurten haaroittuminen vähäistä (Harley, 1969; Marks ja Foster, 1973; kuvat 7 ja 8).

3.6. Peritrofinen mykoritsa

Peritrofinen mykoritsa on vain pinnallinen ja löyhä juuren ja sienien muodostama "yhteenlittymä", missä sieneni ympäröi juurta vain vaippana sienirihmastoja tunkeutumatta juuren sisään. Tässä tapauksessa ei myöskään ole kyse symbioosista (Björkman, 1970).



Kuva 3. Betula pendulan ektomykoritsa. x 527.
 A: Sieniosakkaan maaperään kulkeutuva rihma.
 B: Sienirihmaston muodostama vaippa. C: Hartigin verkko. D: Normaaleja juurenkuoren soluja.
 Valokuva Meyer (1973).

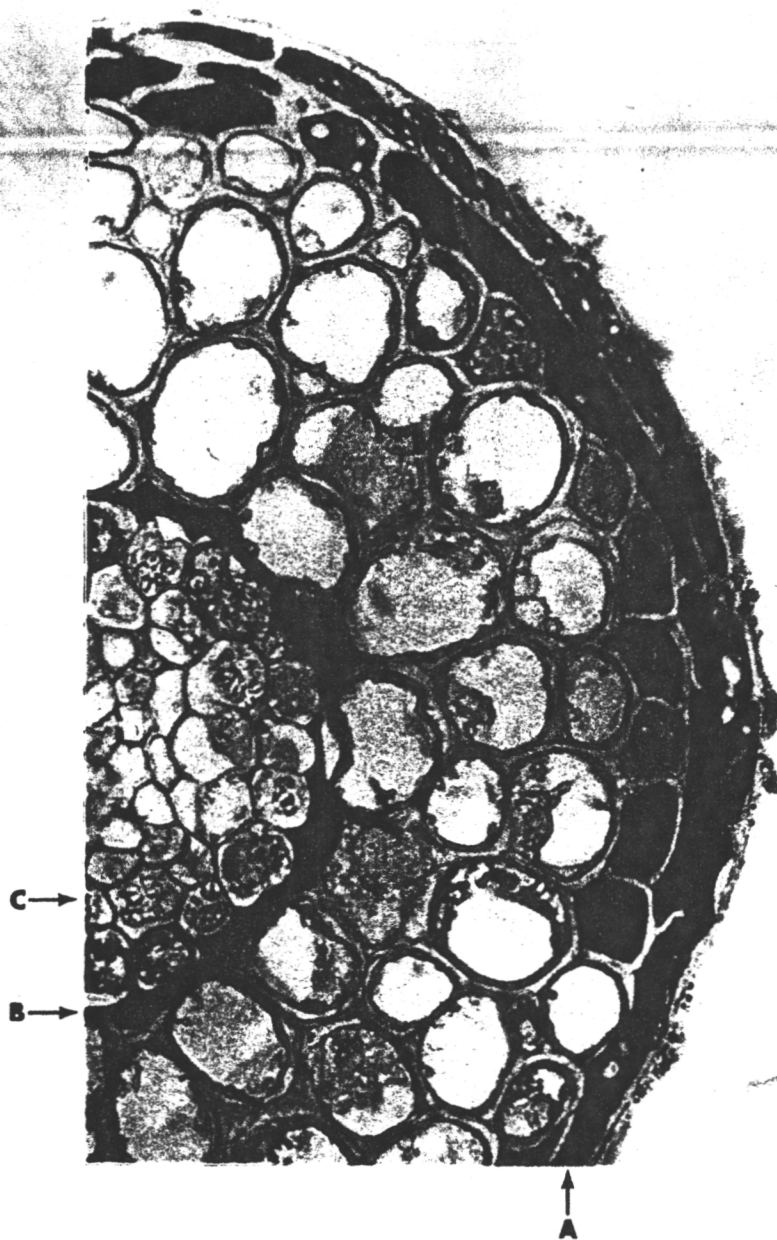


Kuva 4. Poikkileikkaus Pinus taeda/Thelephora terrestris -mykoritsasta. Valokuva Reid (1971).

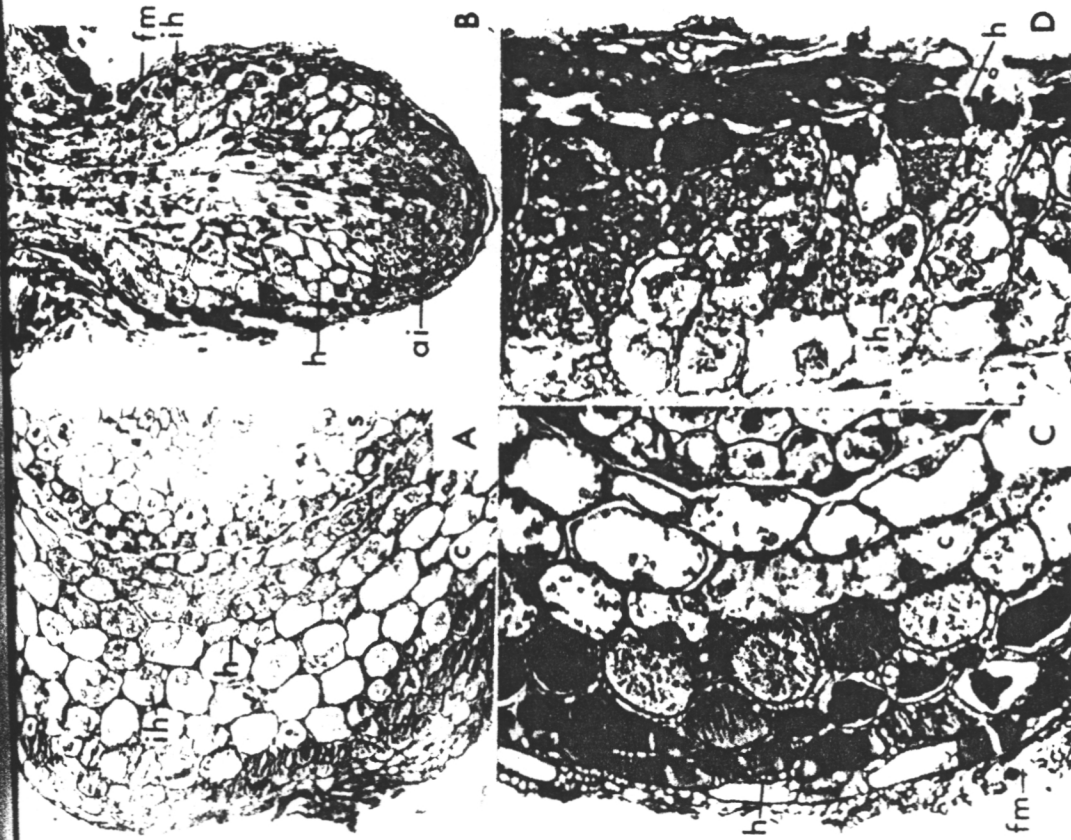


Photo by B. Minisc

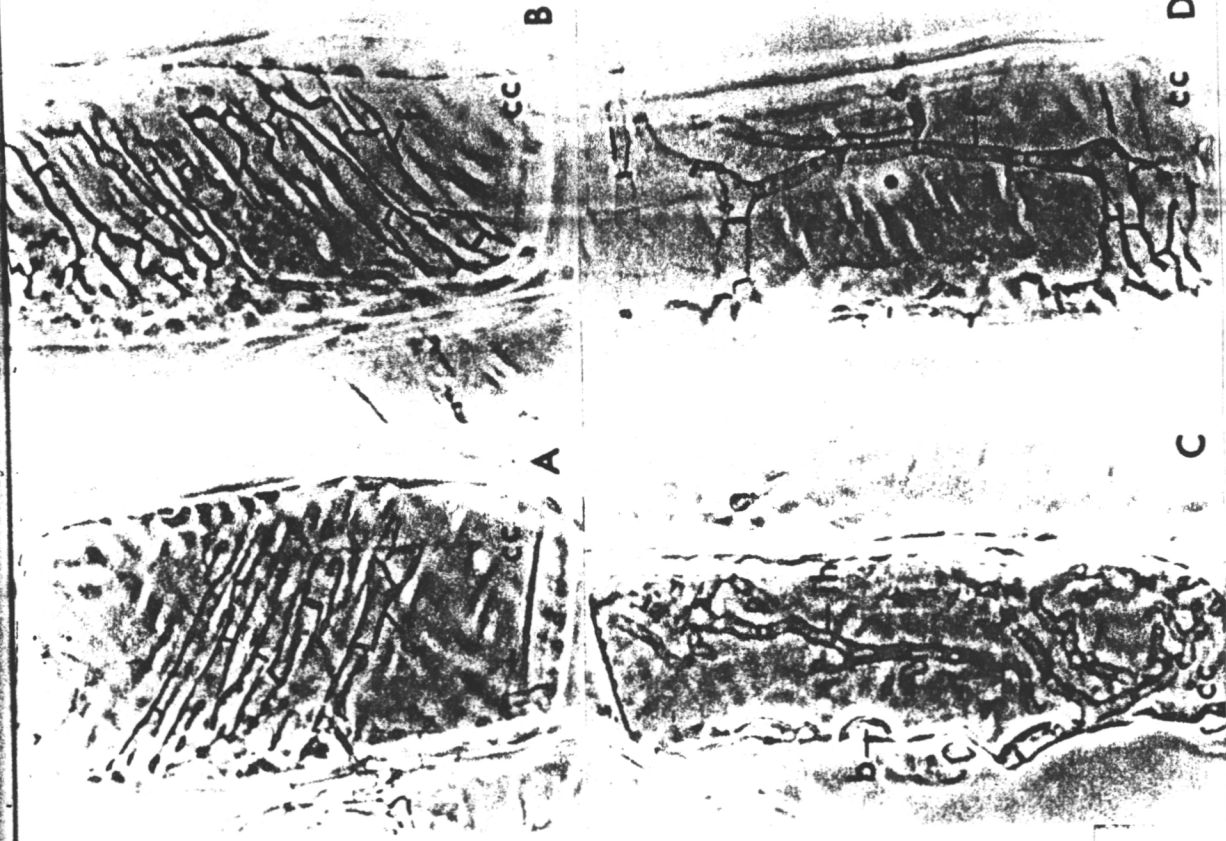
Kuva 5. Arbuskeli sipulin solussa. Teoksesta
Harley (1969).



Kuva 6. *Picea abieksen* "pseudomykoritsa".x 666.
 A: Juurenkuoren ulompi kerros, joka on tanniinien täyttämä. B: Endodermi(sisäketto). C: Tärkkelysjyvästen täyttämiä soluja keskuslieriössä.
 Valokuva Meyer (1973).



Kuva 7. Pinus resinosaan ekstodomykoritsan anatomisia yksityiskohtia. ai: kärkkikasvusolukon initiaaleja, c: juurenkuori, fm: vaippa, h: Harvainen verkko, ih: solunsisäistä rihmastoa, s: keskuslieriö. - A: x115. B: x100. C: Harvainen verkko. x240. D: Heikko vaippa. Runsaasti sienirihmastoa sekä soluväleissä että solujen sisällä. x240. Valokuva Wilcox (1971).



Kuva 8. Ektodomykoritsasieneen rihmastoa Pinus resinosaan juurenkuoren soluissa, b: seinää vasten painautuneita rihmoja, cc: juurenkuoren soluja, f: sienirihmastoa, x700. - D: Soluväleisestä rihmastoverkosta tulevia pitkittäisiä ja poikittaisia rihmoja. Valokuva Wilcox (1971).

4. Ektotrofisista puista ja ektomykoritsaa muodostavista sienistä

4.1. Puut

Ektotrofia ("ektomykoritsaisuus") puilla on yleistä seuraavilla heimoilla: Pinaceae, Salicaceae, Betulaceae ja Fagaceae, muilla sitä esiintyy vain muutamissa suvuissa (Taulukko 1.).

Taulukko 1. Ektomykoritsaisia siemenkasvisukuja.
Koonnut Meyer (1973).

Gymnospermae	Fagaceae (Continued)
Pinaceae	<i>Picea</i>
<i>Abies</i>	<i>Quercus</i>
<i>Calluna</i>	<i>Trigonobalanus</i>
<i>Cedrus</i>	Urticales
<i>Keteleeria</i>	Ulmaceae
<i>Larix</i>	<i>Ulmus</i>
<i>Picea</i>	Guttiferales
<i>Pinus</i>	Dipterocarpaceae
<i>Pseudolarix</i>	(no special genus mentioned)
<i>Pseudotsuga</i>	Rosales
<i>Tsuga</i>	Rosaceae
Cupressaceae	<i>Crataegus</i>
<i>Cupressus</i>	<i>Malus</i>
<i>Juniperus</i>	<i>Pyrus</i>
Angiospermae	<i>Sorbus</i>
Juglandales	Leguminosae (Caesalpinioideae)
Juglandaceae	<i>Azalia</i>
<i>Carya</i>	<i>Anthothis</i>
<i>Juglans</i>	<i>Brachystegia</i>
Salicales	<i>Gilbertiodendron</i>
Salicaceae	<i>Julbernardia</i>
<i>Populus</i>	<i>Monopetalanthus</i>
<i>Salix</i>	<i>Paramacrolobium</i>
Fagales	Sapindales
Betulaceae	Sapindaceae
<i>Alnus</i>	<i>Allophylus</i>
<i>Betula</i>	Aceraceae
<i>Carpinus</i>	<i>Acer</i>
<i>Corylus</i>	Malvales
<i>Ostrya</i>	Tiliaceae
<i>Ostryopsis</i>	<i>Tilia</i>
Fagaceae	Myrtiflorae
<i>Castanea</i>	Myrtaceae
<i>Castanopsis</i>	<i>Eucalyptus</i>
<i>Fagus</i>	Ericales
<i>Lithocarpus</i>	Ericaceae
<i>Nothofagus</i>	<i>Arbutus</i>

Obligaatti ektotrofeja ovat esim. seuraavat suvut: Abies, Larix, Picea, Pinus, Carpinus, Fagus ja Quercus, kun taas tyypillisesti fakultatiiveja ovat esim. Cupressus, Juniperus, Salix, Betula, Corylus, Alnus, Ulmus, Pyrus, Acer ja Eucalyptus (Meyer, 1973). Obligaatti ektotrofiolla tarkoitetaan sitä, että puu kasvaa huonosti tai ei ollenkaan, jos se ei ole ektomykoritsan infektoima. Fakultatiivisesti ektotrofi ei välttämättä tarvitse mykoritsaa kasvaakseen.

4.2. Sienet

Ektomykoritsaa muodostavista sienistä pääosa kuuluu luokkaan Basidiomycetes (kantasienet) etenkin heimoihin Agaricaceae ja Boletaceae. Yli 70:n basidiomykeetin on todettu muodostavan ektomykoritsoja. Nämä kuuluvat noin 20:een sukuun, joista pääosan muodostavat Amanita (kärpässienet), Boletus (tatit) ja Tricholoma (valmuskat). Muita sukuja ovat: Cantharellus (vahverot), Russula (haperot), Lactarius (rouskut), Rhizopogon (jäniksentryffelit) ja Scleroderma (mukulakuukuset) (Melin, 1923, 1925; Modess, 1941; Trappe, 1962 ja Harley, 1969).

Ascomycetes-luokassa on myös todettu ektomykoritsaa muodostavia sieniä ainakin kolmessa lahkossa: (1) Eurotiales, suku Elaphomyces (männyntryffelit) ja imperfekti sieni Cenococcum graniforme (2) Tuberales (multasienet), useita sukuja (3) Pezizales (maljasienet), muutama suku (Lihnell, 1942; Mikola, 1948; Trappe, 1963, 1971).

Ektomykoritsaa muodostavat sienet ovat yleensä melko spesifisiä (Boletus), mutta esim. Cenococcum graniforme on taas erittäin epäspesifinen infektoiden useita paljas- ja koppisiemenisiä lajeja (Harley, 1969).

5. Ektomykoritsan rakenteesta

5.1. Morfologia ja anatomia

Kuten edellä on mainittu, ovat ektomykoritsan tuntomerkit; sienirihmaston muodostama vaippa ja Hartigin verkko (kuvat 3 ja 4). Lisäksi voi vaipan pinnalla esiintyä - joskaan ei aina - ns. rihmastosäikeitä l. ritsomorfeja (kuvat 9 ja 10b ja d).

Ennenkuin varsinainen ektomykoritsa on muodostunut on sen kehityksessä erotettavissa eri vaiheita. Täysin muodostuneessa mykoritsassa on erotettavissa morfologisesti ja anatomisesti erilaisia rakenteita riippuen isäntäkasvista ja infektoivasta sienestä (Marks ja Foster, 1973).

Infektion tapahduttua rihmasto saa aikaan juuressa reaktioita, jotka muuttavat juuren morfologiaa ja anatomiaa. Näitä ovat: (1) sienen ärsytyksen aikaansaama juuren runsas haaroittuminen (2) juurikarvojen häviäminen ja juuren hunnun puuttuminen, joka johtunee hunnun solujen litistymisestä ulomman kuoren osan tanniinisoluja vastaan eikä kulumisesta kuten infektoitumattomilla juurilla (Clowes, 1951; Chilvers, 1968) ja (3) juurenkuoren solujen turpoaminen (kuvat 11 ja 12).

Mykoritsaiset juuret ovat paksumpia ja hauraampia kuin infektoitumattomat ja ne voivat olla eri värisiä. Ektomykoritsat on tapana jakaa kolmeen morfologiseen tyyppiin: (1) yksinkertaiset l. monopodiaaliset ("varsijatkoiset"), johon kuuluvat ne juuret, jotka ovat sulkamaisesti, oksamaisesti tai terttumaisesti haarautuneet, esim. Abies, Picea, Larix, Fagus ja Eucalyptus (Chilvers ja Pryor, 1965; Trappe, 1967; Harley, 1969; kuva 13a,c ja d) (2) dikotomisesti (halkihaaraisesti) haarautuneet (Pinus) ja koralloidit, joissa dikotominen haarautuminen on toistunut useita

kertoja (kuvat 11, 13b) ja (3) "nodulaarinen" 1. "tuberoosinen" mykoritsa, jossa erittäin runsaan dikotomisen haarautumisen johdosta muodostuu paksun vaipan ympäröimä äkämäntapainen mykoritsa (Melin, 1923; kuva 14).

Vaipan rakenne vaihtelee suuresti löyhästä rihmastosta tiheään kovapintaiseen valetylppysolukkaan (Marks ja Foster, 1973). Sen paksuus vaihtelee 20 - 40:een mikroniin mykoritsan läpimitan vaihdella 300 - 500:aan mikroniin ja vaippa käsittää noin 20 - 30 % koko juuren tilavuudesta sekä 34 - 45 % kokonaiskuivapainosta. Vaippa (valetylppysolukko) on jaettavissa kahteen rakenteeltaan erilaiseen osaan: ulompi, suurten, hieman paksuseinäisten solujen muodostama kerros, josta rihmastojen väliset tilat puuttuvat tai ovat erittäin pienet ja sisempi kerros, joka on rakenteeltaan rihmastomaisempi, löyhempi ja ohutseinäisempi ja sisältää suurempia rihmastovälejä. Ulommassa kerroksessa voi olla rihmastosäikeitä, jotka pitävät yhteyttä vaipan ja maaperän välillä. Sisempi kerros on taas yhdistyneenä Hartigin verkkoon, joka kulkee yleensä ulomman juurenkuoren osan soluväleissä. Juuren kuoreissa olevat sienirihmastot eivät ektomykoritsassa koskaan läpäise endodermiä tai keskuslieriötä mykoritsan ollessa normaali (Harley, 1969). Foster ja Marks (1966, 1967) ovat kuvanneet rihmaston solujenvälistä kulkeutumista infektioituneissa juurissa. Rihmaston tunkeutumisessa solunväleihin, ei todettu edeltävää plasmolyysiä eikä isäntäsolussa sisäisiä muutoksia eikä myöskään solukkojen degeneroitumista kuten parasiteilla (Wood, 1967). Sen sijaan viereisten solujen seinät erosivat toisistaan keskilamellin kohdalta ja tässä ei voitu havaita mitään selvää seinän entsyymaattista hajotusta. He totesivatkin Pinus radiata'lla, että rihmaston kulkeutuminen soluväleissä on pää-

asiassa mekaanista. Foster ja Marks osoittivat, että kasvava sienirihma on kärjestään kulmikas, kiillamainen, pieni ja tiheäsoluinen, joka irrottaessaan keskilamellialuetta (aloitus kuitenkin entsyymaattinen) työntyy kiilan tapaan eteenpäin ja että vanhemman rihmaston laajetessa vaikutus tehostuu.

5.2. Ektomykoritsan hienorakenne

5.2.1. Yleistä

Ektomykoritsan hienorakennetta on koppisiemenisillä tutkinut Chilvers (1968) ja paljassiemenisillä Foster ja Marks (1966, 1967), Scannerini (1968) ja Hofsten (1969).

Huolimatta eri isäntäkasveista, eri ikäisistä ja eri aikoina kerätyistä materiaaleista sekä kahdesta eri ektomykoritsaa muodostavasta sieniluokasta tutkimukset osoittavat mykoritsan yleisissä sytologisissa (solun rakennetta ja toimintaa koskevissa) yksityiskohdissa huomattavaa yhtäläisyyttä (Marks ja Foster, 1973). Marks ja Foster jakavat mykoritsan hienorakenteen neljään rakenteelliseen (anatomisesti erilaiseen) osaan: ritsosfääriin, vaippaan, tanniinikerrokseen ja Hartigin verkkoon. Hofsten (1969) ei ole käyttänyt tätä jakoa vaan tutkiessaan männyllä (Pinus sylvestris) ekto- ja ektendomykoritsan rakennetta, erotti hienorakenteessa kolme erilaista vyöhykettä: (1) ulompi tanniinirikas soluvyöhyke (2) Hartigin verkko (3) endotrofinen sisempi kerros.

5.2.2. Ritsosfääri (juuren pinnan lähiympäristö)

Foster ja Marks (1966, 1967) ovat osoittaneet elektronimikroskooppikuvien avulla ritsosfäärin ja vaipan välisen tiiviin morfologisen ja fysiologisen suhteen. Pinus radiata'lla sen lyhytjuurien mykoritsojen ulkopinnoista otetuissa kuvissa oli nähtävissä, että bakteerit ovat tiiviissä kosketuksessa vaipan

ulomman osan kanssa. Bakteerit olivat yksittäin tai ryhmissä sekä läheisessä maassa että rihmastojen pinnoilla painautuneina niitä vastaan ja muodostivat vyöhykkeitä juuren ympärille (kuva 15).

5.2.3. Vaippa

Vaipan hienorakenteen tuntemus perustuu lähinnä Scannerinin sekä Fosterin ja Marksin tutkimuksiin.

Foster ja Marks (1967) osoittivat, että vaipan sienirihmastojen solunseinä peitti ei kiteinen, kahdesta mikrosäiekerroksesta koostunut kerrostuma. Basidiomykeettien mykoritsojen rihmoissa oli nähtävissä niille tyypilliset doliporiset väliseinät sekä vaipassa että Hartigin verkossa. Pinus radiata'lla ja Pseudotsuga menziesii'llä vaipan ulomman osan rihmastosta puuttui tavallisesti solulima sisältö ja ne olivat osaksi kokoonpainuneita ja poikittaissuunnassa laajentuneita kun taas sisemmän osan rihmastot olivat pyöreähköjä ja solulima rikkaita. Molemmilla lajeilla oli nähtävissä glykogeenigranuloita ja toisinaan öljypisaroita (hiilihydraattilähde). Glykogeenigranuloiden määrä solua kohden kasvoi Hartigin verkkoon päin. Uloimmista vaipan soluista granulat puuttuivat kokonaan kun taas sisimmät solut olivat melkein niitä täynnä (kuvat 16 ja 17).

Yksittäisten sienirihmojen soluissa oli nähtävissä kaksi tumaa, jotka vahvistivat sienen olevan kaksitumaista tyyppiä (Foster ja Marks, 1966). Lisäksi Foster ja Marks (1967) totesivat vaipasta eristetyissä rihmoissa sinkilöitä. Rihmastot sisälsivät mitokondrioita ja endoplasmakalvostoa (endoplasma reticulum l. ER), mutta lomasomit (solunseinän ja plasmalemmän välissä olevat pieniä hiukkasia sisältävät putkimaiset rakkulat) eivät olleet vaipassa niin yleisiä kuin Hartigin verkossa.

5.2.4. "Tanniinikerros"

Tämä kerros käsittää juurenkuoren ulomman solukerroksen (yksi tai kaksi solukerrosta), joka on luonnostaan tummanruskea väriltään ja joka värjäytyy voimakkaasti elektronimikroskooppitarkastelua varten fiksoitaessa (kuva 18a). Värjäytyvä aine on joko polyfenolinen yhdiste (partikkeli) tai tanniinipartikkeleja (Foster ja Marks, 1966). Hofsten (1969) on Pinus sylvestriksellä todennut tämän kerroksen juurenkuoren solujen tanniinipartikkelien olevan läpimitaltaan noin 0.5 - 1.0 mikronia siellä missä

sienirihmasto on niihin rajoittuneena kun taas rihmattomilla alueilla tanniinipartikkeleja esiintyi runsaammin, mutta niiden koko oli edellisiä pienempi. Kuoren solujen solunseinät olivat monikerroksisia ja paksuudeltaan noin 1.0 - 1.5 mikronia. Hofsten totesi myös tässä yhteydessä (vrt. Foster ja Marks, 1966, 1967), että kun sienirihmasto alkaa työntyä solunseinän väliin se tapahtuu keskilamellia entsyymaattisesti liuottamalla. Sienirihman kärkisolu oli pieni (noin 1 mikroni) kun taas jäljempänä olevat solut olivat noin 10 x suuremmat ja niissä kussakin näkyi kaksi tuma.

Foster ja Marks (1967) osoittivat, että tanniinikerroksen sienirihmasto oli leveää, kiertynyttä ja liuskaista ja että rihmaston solut olivat pienempiä kuin vaipan rihmastojen solut (kuva 18b). Normaaleissa rihmaston soluissa oli nähtävissä muutamia epätavallisia soluorganelleja, muodoltaan muuttuneita lomasomeja sekä glykokeenin täyttämiä mitokondrioita ja ER:a (kuva 18c).

5.2.5. Hartigin verkko

Kuten aiemmin on todettu, Hartigin verkkoa muodostavat sienirihmat rajoittuvat juurenkuoren soluväleihin. Tapauksia, jossa ektomykoritsalla on todettu sienirihmastoja solujen sisällä ovat yleensä koskeneet vanhoja mykoritsoja ja sitä puiden juurten vyöhykettä, jossa juurenkuori on hajoamassa.

Foster ja Marks (1966) totesivat Pinus radiata'lla (kuva 19a) ja Pseudotsuga menziesii'llä (kuva 19b) monissa juurenkuoren soluissa olevan ohuen solulimakerroksen, jossa näkyi muutamia mitokondrioita, diktyosomeja ja infektoitumattomille kuoren soluille tyypillisiä ER-rakenteita. Tanniinia esiintyi ohuena kerroksena ja se rajoittui tonoplastiin. Myös Hofsten (1969) totesi kuoren solujen sisältävän tanniinia (tanniinipartikkeleita, jotka olivat kalvon ympäröimiä). Elektronimikroskooppikuvissa näkyi kaksoiskalvon ympäröimä tuma ja solulimassa oli useita mitokondrioita, joissa oli kristoja sekä tärkkelyspitoisia plastideja. Juurenkuoren solut olivat monikerroksisia, läpimitaltaan noin 3000 Å (1 Å = 10⁻⁸ cm).

Edellä esitetyt mikroskooppikuvaukset osoittavat Fosterin ja Marksin (1966, 1967) ja Marksin ja Fosterin (1973) mukaan, että isäntäsolu säilyy suhteellisen koskemattomana.

Sienirihmasto näyttää olevan erittäin aktiivinen tässä kerroksessa (Hofsten, 1969; Marks ja Foster, 1973). Pinus radiata'lla olivat rihmastot kuoren sisemmässä osassa pieniä, isodiametrisiä (halkaisijaltaan joka suuntaan samankokoisia) ja vakuolittomia ja sisälsivät runsaasti glykogeeniä (kuva 19a), kun taas ulommassa kuoren osassa ne olivat suuria, runsaasti vakuolisoituneita, pyöreitä ja suurisoluvälisiä.

Pseudotsuga menziesii'n mykoritsoille oli tyypillistä rihmaston poikittaisten väliseinien säännöllisyys, minkä takia Hartigin verkko näytti "tikapuumaiselta (Kuva 20a). Väliseinät näyttivät muodostuvan sivuilla olevien, vastakkaisten uloskasvannaisten yhtymisen tuloksena (kuva 20b). Rihmastoissa oli myös nähtävissä runsaasti glykogeenigranuloita ja siellä täällä öljypisaroita (Foster ja Marks, 1973).

Hofsten (1969) totesi sienirihmastojen vaihtelevan kooltaan 2-5 mikroniin ja jokaisen kuoren solun olevan täydellisesti rihmaston ympäröimä, Rihmaston solunseinä oli paksuudeltaan noin 700 - 1500 Å ja rihmastossa oli selvästi eräissä kuvissa erotettavissa lipidipartikkeleja, tuma ja ER. Sekä Foster ja Marks (1966, 1967) että Hofsten (1969) osoittivat doliporeja Hartigin verkon väliseinissä, jotka osoittivat sienen olevan basidiomyketin.

6. Ektomykoritsojen luokitusjärjestelmistä

6.1. Yleistä

Muodostuneitten ulko- ja sisärakenteeltaan toisistaan poikkeavien muotojen johdosta on ektomykoritsoja pyritty luokittelemaan eri tyyppeihin käyttäen tunnuksina mm. erilaisia haarautumis- muotoja, vaipan ja Hartigin verkon rakennetta, väriä, rihmaston kemiallisia reaktioita, hajua ja jne.

Tällaisia luokitussteemejä ovat mm. Melinin (1927), Dominikin (1959), Trappen (1967) ja Zakin (1973) luokitukset.

6.2. Melinin luokitus

Melin (1927) esitti ensimmäisenä luokitustavan ektomykoritsoille, ja tämä oli alunperin tarkoitettu mäntyjen mykoritsojen lyhytjuuria varten. Sitä on myöhemmin muotoiltu ja laajennettu koskemaan myös muita puita.

Melin jakoi ektomykoritsat neljään päätyyppiin (A,B,C ja D) ja kahteen alatyyppiin (DA ja DN) morfologisten ominaisuuksien perusteella. Melinin luokitus hieman muunneltuna (Björkman, 1941; Mikola ja Laiho, 1962) on seuraava :

6.2.1. A-tyypin mykoritsa

Tämä mykoritsatyyppi on männyllä yleensä dikotomisesti haarautunut (voi olla myös haarautumaton), kun taas esim. kuusella ja koivulla se on yksinkertainen, monopodiaalisesti haarautunut. Vaipan paksuus vaihtelee 10 - 25:een mikroniin ja sen pinta on tavallisesti sileä. Rihmastosäikeet ovat harvinaisia. Elävän mykoritsan väri vaihtelee tummanruskeasta harmaanvalkeaan. Mikolan ja Laihon mukaan mykoritsat, jotka ovat mustia ja joiden pinta on rikkoutunut luetaan kuolleiksi.

6.2.2. B-tyypin mykoritsa

Tämän tyypin mykoritsan kärjet ovat A-tyyppiä, mutta mykoritsan kantaosa on kapeampi, tummempi ja pseudomykoritsainen (kuva 21).

6.2.3. C-tyypin mykoritsa

Tämän tyypin vieraskielisiä synonyymejä ovat: engl. nodule, tuberous, tubercle ja tuberculate mycorrhiza sekä saks. Knollen mykorrhiza.

C-mykoritsassa ovat suuret yhteenkasvaneiden lyhytjuurien kärjistä muodostuneet "äkämät" yhtenäisen vaipan sulkemia. Väriltään ne ovat keltaisenharmaita (kuva 14). Trappe (1965) on määrittänyt tästä poikkeavan "tuberoosisen" (tuberculate) mykoritsan. Kun Melinin (1923) "nodulaarinen" (nodule) mykoritsa oli väriltään keltainen, sienenä Boletus sp., niin Trappen mykoritsa muodostui kahdesta sienestä. Infektoivana sienenä oli väriltään valkoinen basidiomykeetti, joka muodosti tiiviin, runsaasti haa-roitettavan ektomykoritsan käsittäen tavallisesti 20 - 300 mykoritsakärkeä. Toinen sienistä oli taas fykomykeetti, joka peitti edellisen sienien mykoritsakärjet tummana vaippana. Trappe totesi tämän tyypin douglaskuusella.

6.2.4. D-tyypin mykoritsa

Tämä mykoritsatyyppi on musta ja sitä on kahta alatyyppiä, DN- ja DA-mykoritsa.

DN-tyypillä on musta tai ruskeanmusta, hyvin kehittynyt paksu vaippa ja Hartigin verkko sekä runsaasti vaipan ulkopuolisia paksuja tummia rihmoja. Tyypin muodostajasieni on imperfekti askomykeetti Cenococcum graniforme (Mycelium radicis nigrostrigosum) (Hatch, 1934). Tätä sientä on tutkinut myös suomalainen Peitsa Mikola (esim. Mikola, 1948, 1948a).

DA-tyypin mykoritsa on sekundaarisen infektion seurauksena muodostunut. Tässä tyypissä Mycelium radicis atrovirens-sienen tummat rihmat ympäröivät normaalin A-tyypin mykoritsaa.

6.2.5. K-tyypin mykoritsa

Mykoritsa on kirkkaan keltainen, runsaasti ulkopuolisia rihmoja ja ulkopuolista sientä muodostava (Mikola, 1961). Melinin (1936) mukaan sieni olisi Corticium bicolor Peck.

6.3. Dominikin, Trappen ja Zakin luokituksista

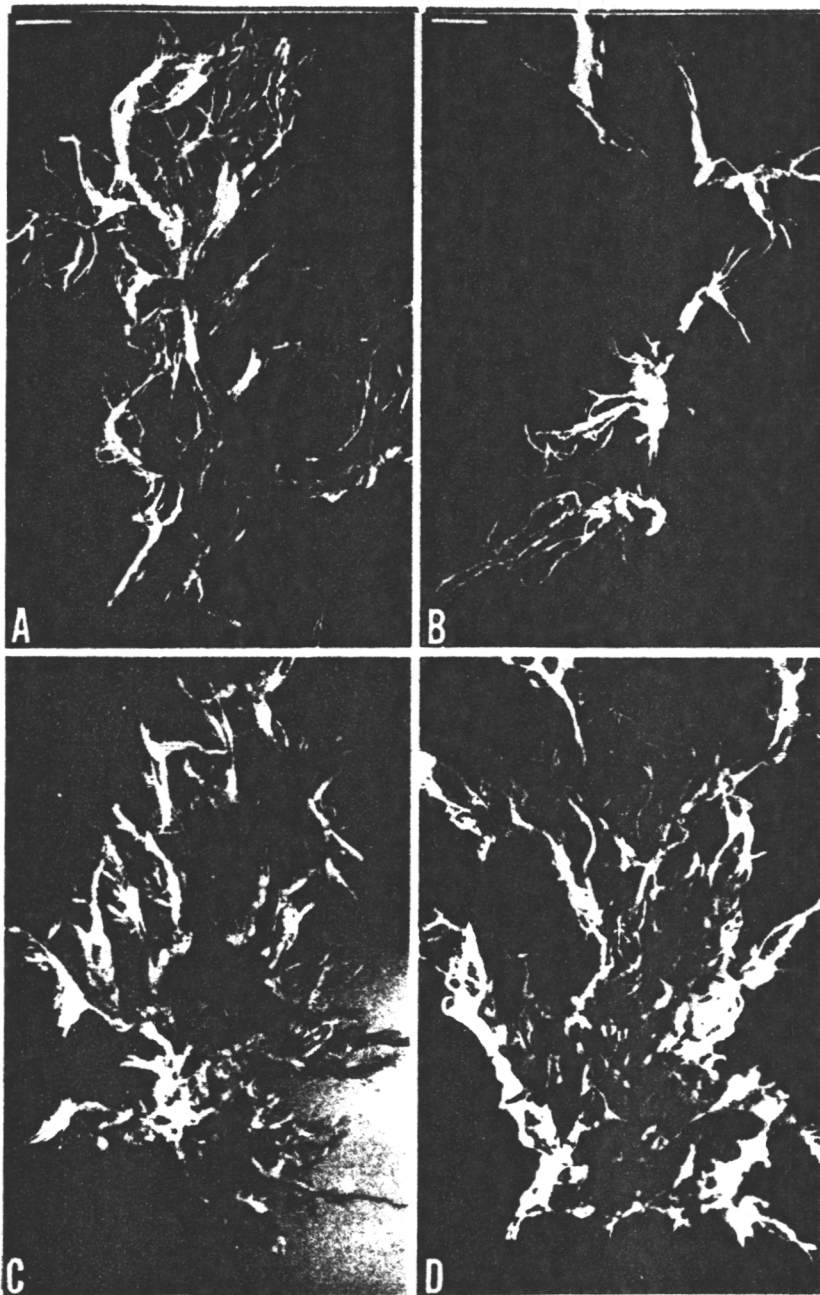
Dominik (1956) luokittelee ektomykoritsat 20:een tyyppiin pääasiassa sienen muodostaman vaipan perusteella. Alaluokkia on 12 (A-L), jotka perustuvat vaipan makroskooppisiin ja mikroskooppisiin tunnuksiin. Alaluokat erotettiin vielä kahdeksaan (a-h) "sukuun" värin ja vaipan ominaisuuksien perusteella. Dominikin viimeisin luokitus (1969) käsittää lisäksi yksityiskohtaisempia käsittelyjä vaipan pinnalla esiintyvälle rakenteille.

Trappe (1967) taas korostaa määrityskaaviolla ektomykoritsan sieniosakkaan tunnistamisen tarvetta ja se perustuu pääasiassa rihmaston pysyviin ominaisuuksiin kuten sinkilöihin ja väliseinien huokosiin.

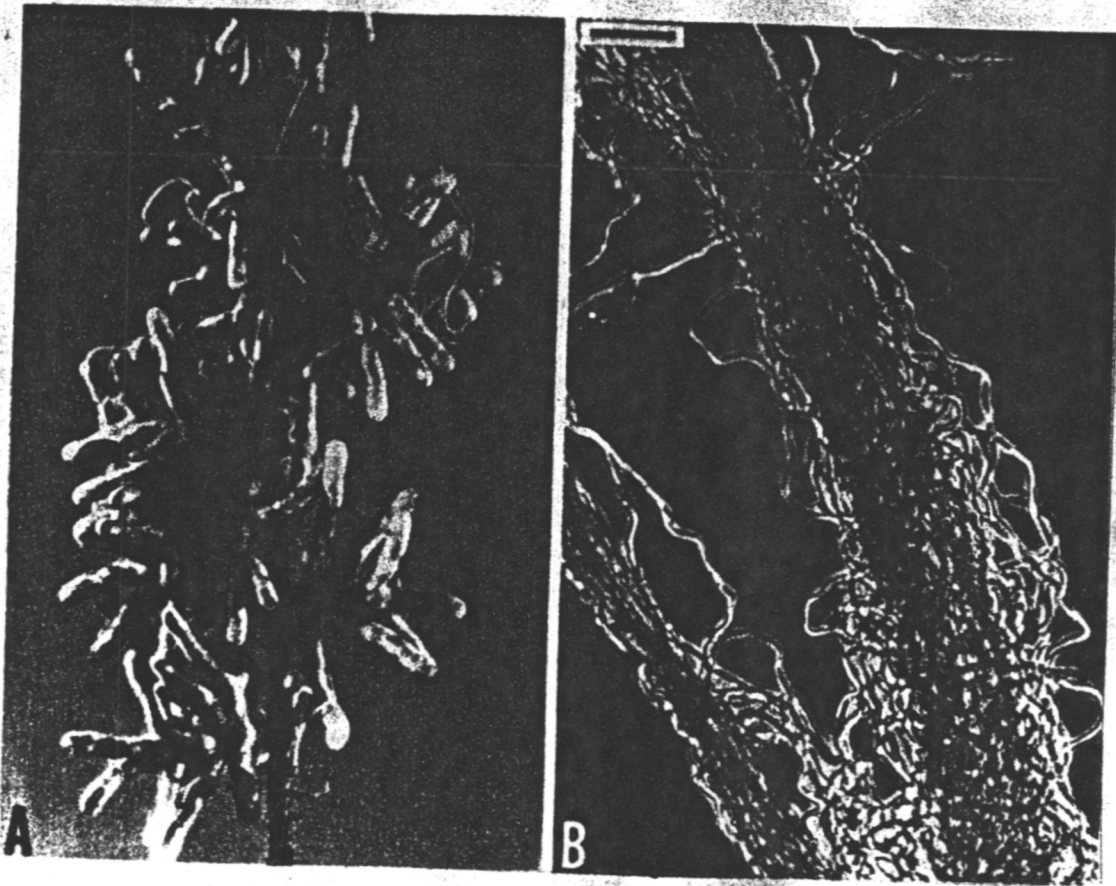
Zak (1973) perustaa tunnistamiskaavionsa tiettyyn tutkimusjärjestykseen, jossa tunnistaminen aloitetaan puulajista ja siirtyy sitten ominaisuuksiin, jotka ovat helposti määritettävissä pienillä suurennoksilla (preparointitaso). Näitä seuraa sitten hankalammin suoritettavat pysyvät mikroskooppiset ominaisuudet ja lopulta pysymättömät tai vähemmän käyttökelpoiset ominaisuudet (Kaavio).

Mykoritsamäärityskaavio (Zakin, 1973 mukaan)

1. Puulaji
2. Mykoritsan väri (x 10)
3. Vaipan ulkopuolinen rihmasto; on tai puuttuu sekä karkeat (x 10 - 50) ominaisuudet,
4. Vaipan ulkopuoliset rihmastosäikeet; on tai puuttuu sekä karkeat ominaisuudet.
5. Vaipan pintarakenne (x 10-50).
6. Muoto tai rakenne (x 5).
7. Ultravioletti valo -fluoresenssi (x 10).
8. Kemiallisen reagenssin värireaktio (x 10).
9. Vaipan ulkopuolisen rihmaston mikroskooppinen tarkastelu (x 100-1000).
10. Vaipan ulkopuolisten rihmastosäikeitten mikroskooppinen tarkastelu.
11. Yksityisten peruspiirteiden muoto (x 10).
12. Rihmaston UV -fluoresenssi (x 100-400).
13. Rihmaston kemiallisen reagenssin värireaktio (x 100-1000).
14. Vaipan pinnan rihmaston ominaisuudet (x 100-1000).
15. Vaipan rakenne (x 100-1000).
16. Yksityisten perusosien läpimitta ja sen yhtäläisyys (x 10-50).
17. Hartigin verkon ominaisuudet (x 100-1000).
18. Kasvupaikka.
19. Maku ja haju.



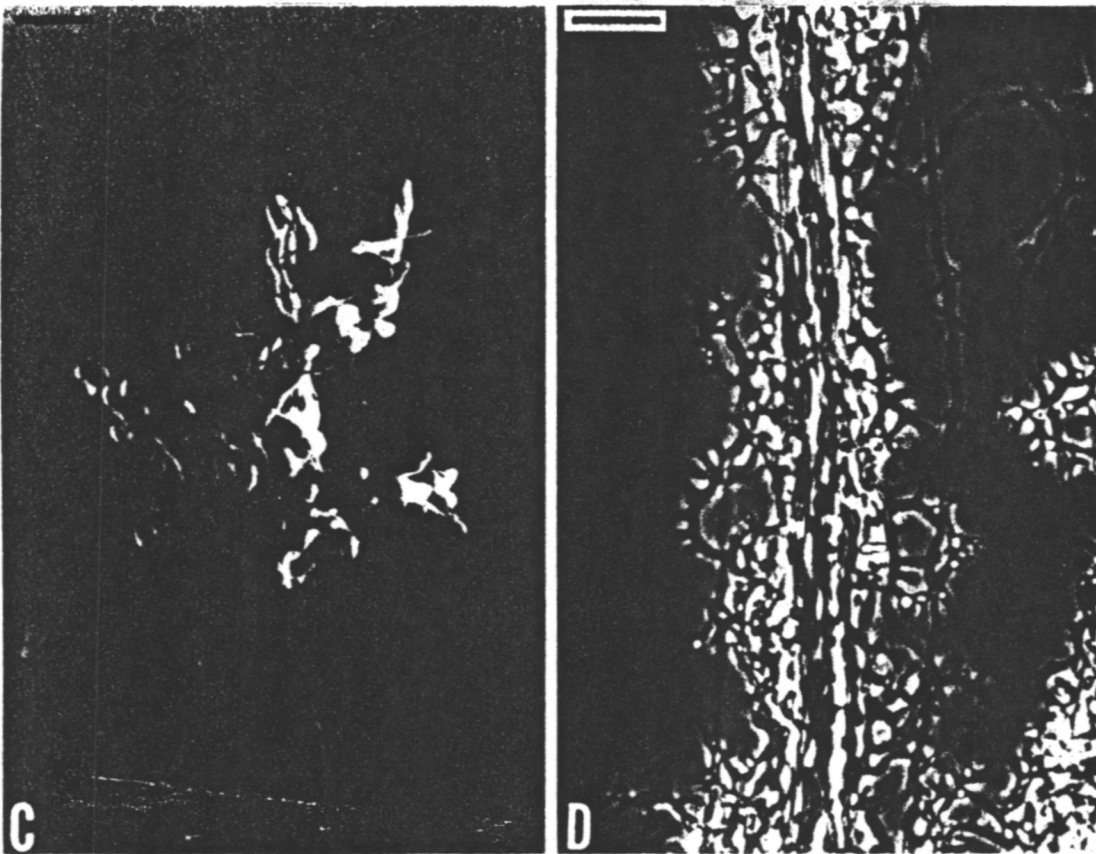
Kuva 9. Neljä Pseudotsuga menziesii'n ektomyko-
 ritsaa, joilla on mykoritsaa peittävää tiheää
 sienirihmastoja ja rihmastosäikeitä. Sienet A:
Cortinarius phoeniceus var. occidentalis (seitik-
 ki). B: Cantharellus cibarius (keltavahvero). C:
Corticium bicolor. D: Mahdollisesti Amanita vagi-
nata (renkaaton kärpässieni). Valokuva Zak (1973).



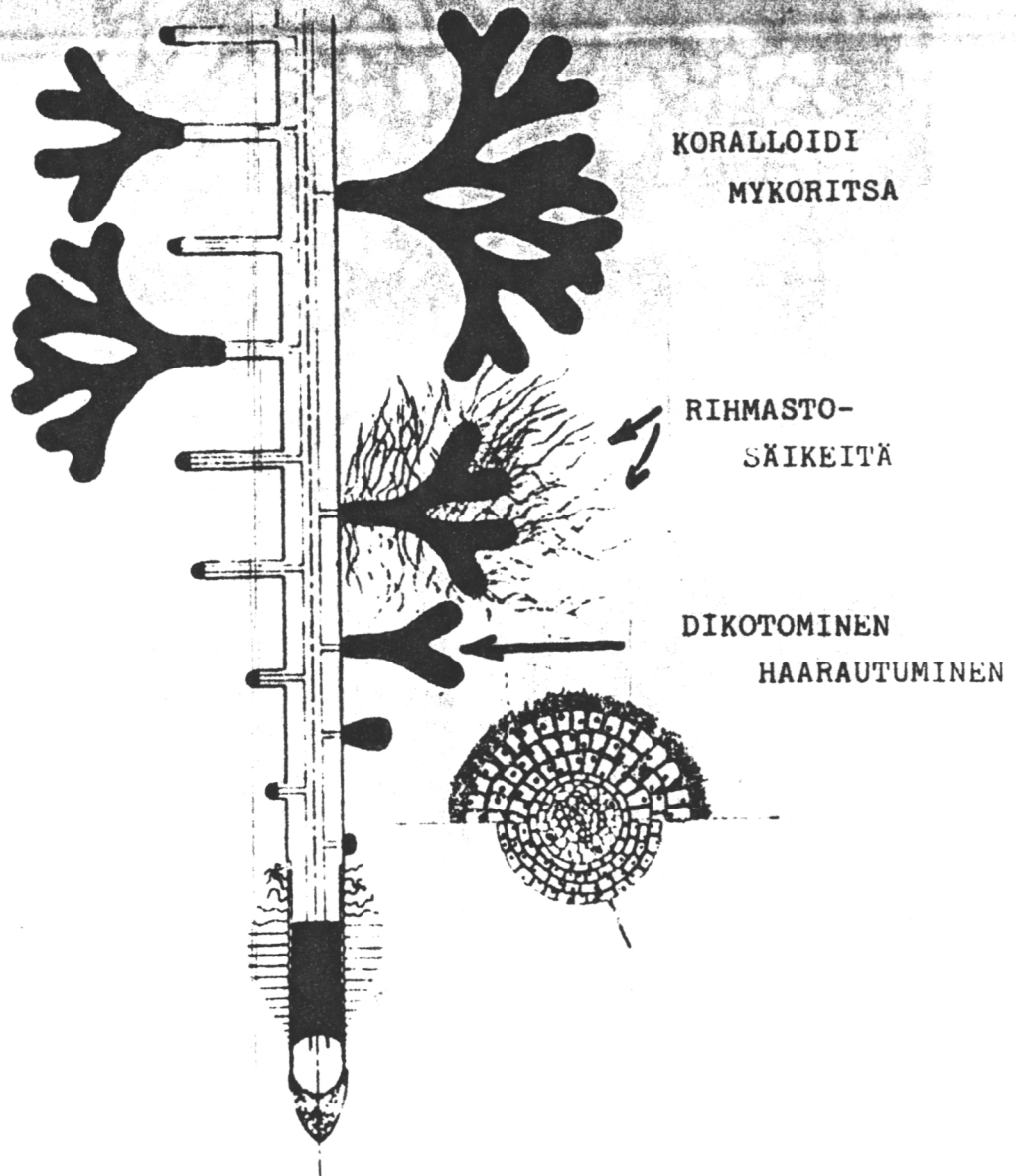
Kuva 10. Kaksi eri Pseudotsuga menziesii -ekto mykoritsaa. Muodostavana sienenä eri Poria terrestris -kannat. A: "Sulkamainen mykoritsa". B: Vaipan ulkopuolista rihmastosäiettä.

R. Zak

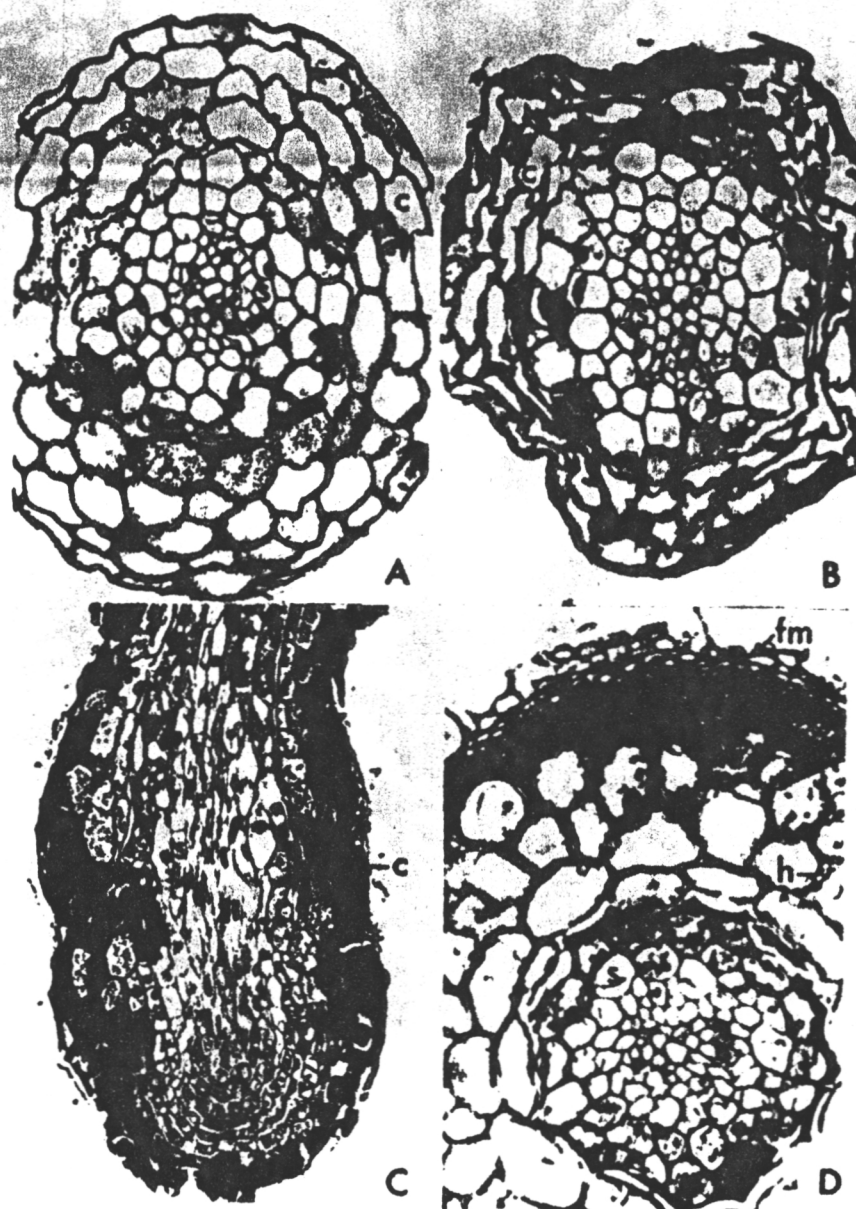
2. Classification of Ectomycorrhizae



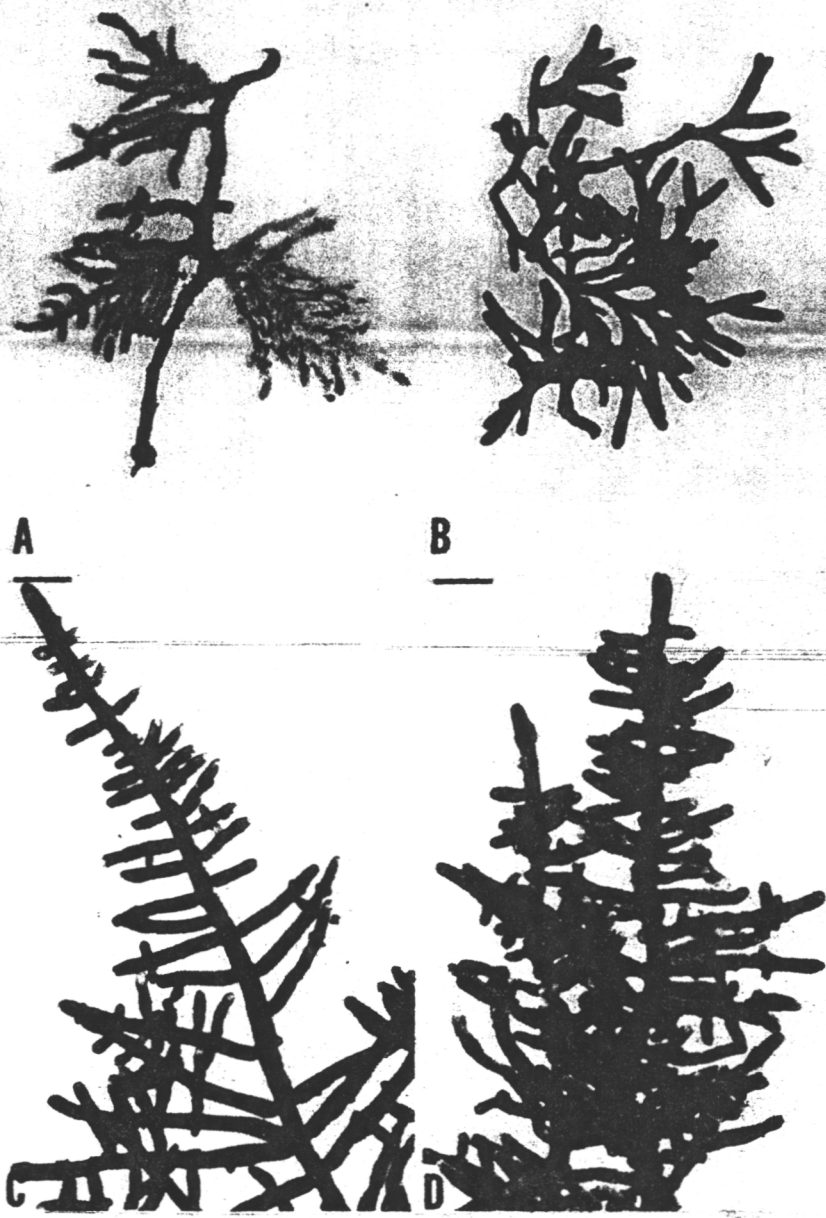
Kuva 10. (jatko) C: Kiertynyttä "sulkamaista" mykoritsaa. D: Vaipan ulkopuolista rihmastosäiettä. Mitakaava A:ssa ja C:ssä on 2 mm ja B:ssä ja D:ssä 20 mikronia (kts. viivoja kuvien yläreunoissa).



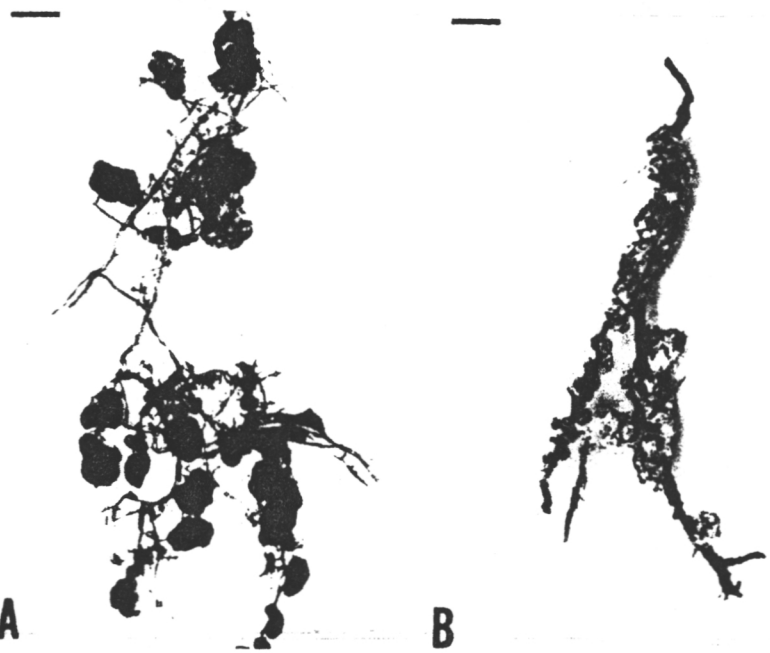
Kuva 11. Kaavamainen esitys mykoritsan-
muodostuksen vaikutuksista männyn juuriin.
Hatch'in (1937) mukaan teoksessa Harley,
(1969).



Kuva 12. Infektoitumattomia lyhytjuuria ja niissä tapahtuvat ektomykoritsasienen aiheuttamat muutokset. c: juurenkuori, fm: vaippa, h: Hartigin verkko, s: keskuslieriö. - Pinus resinosa. - A: Yksivuotisen taimen lyhytjuuri kasvaneena aseptisessä liuosviljelmässä. x250. B: Infektoitumattoman lyhytjuuren juurenkuoren solujen aikainen kokoonlysähtäminen. Aseptinen liuosviljelmä. x 260. C: Kaksivuotiaan taimisarhataimen infektoitumattoman lyhytjuuren pitkittäisleikkaus. Tällaisille juurille on ominaista juurenkuoren solujen aikainen vanheneminen. x120. D: Ektomykoritsa, jolla on paksuseinäisten rihmojen muodostama musta vaippa. Tämä on yleinen Pinus resinosalla. x235. Valokuva Wilcox (1971).



Kuva 13. Sileävaippaisia ektomykoritsoja. A: Tunnistamaton, valkoinen Pseudotsuga menziesii'n mykoritsa. B: Tunnistamaton, ruskea, koralloidi Pinus virginiana'n mykoritsa. C: Oranssin-vihreä "sulka-mainen F. menziesii'n mykoritsa. D: Oranssin-vihreä "sulka-mainen Lactarius sanguifluus (verirousku). D: Tunnistamaton oliivinvihreä "sulkamainen" P. menziesii'n mykoritsa. Mittakaava 2 mm. (Valokuva Zak 1973)



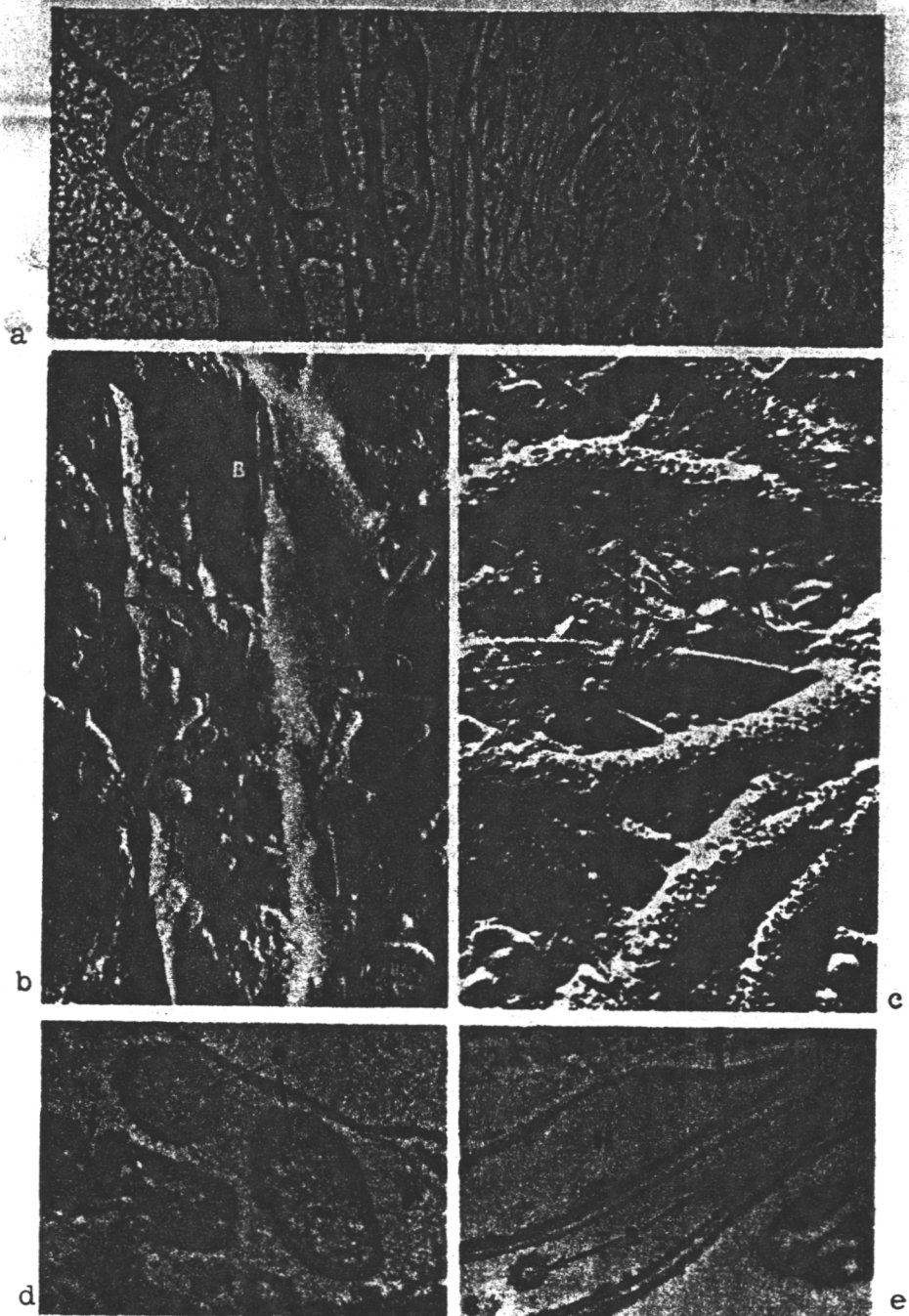
Kuva 14. "Tuberoosinen" (tuberculate) ektomykoritsa. A: Pseudotsuga menziesii + Rhizopogon vinicolor (jäniksentryffeli). B: Tsuga mertensiana + R. cokerii. Mittakaava 1 cm. (Valokuva Zak 1973)

18

VALOKUVA

G. C. Marks and R. C. Foster

(1973)



Kuva 15. RITSOSFÄÄRI

a: Pinus radiata'n punatyypistä mykoritsaa, jossa vasemmalla isäntäpuun tanniinisoluja (T), elävää vaipan rihmasto (M), joissa glykogeenigranuloita, murskautuneita, solusisältöä vailla olevia rihmoja ja useita bakteereja (B) maahiukkasten välissä.

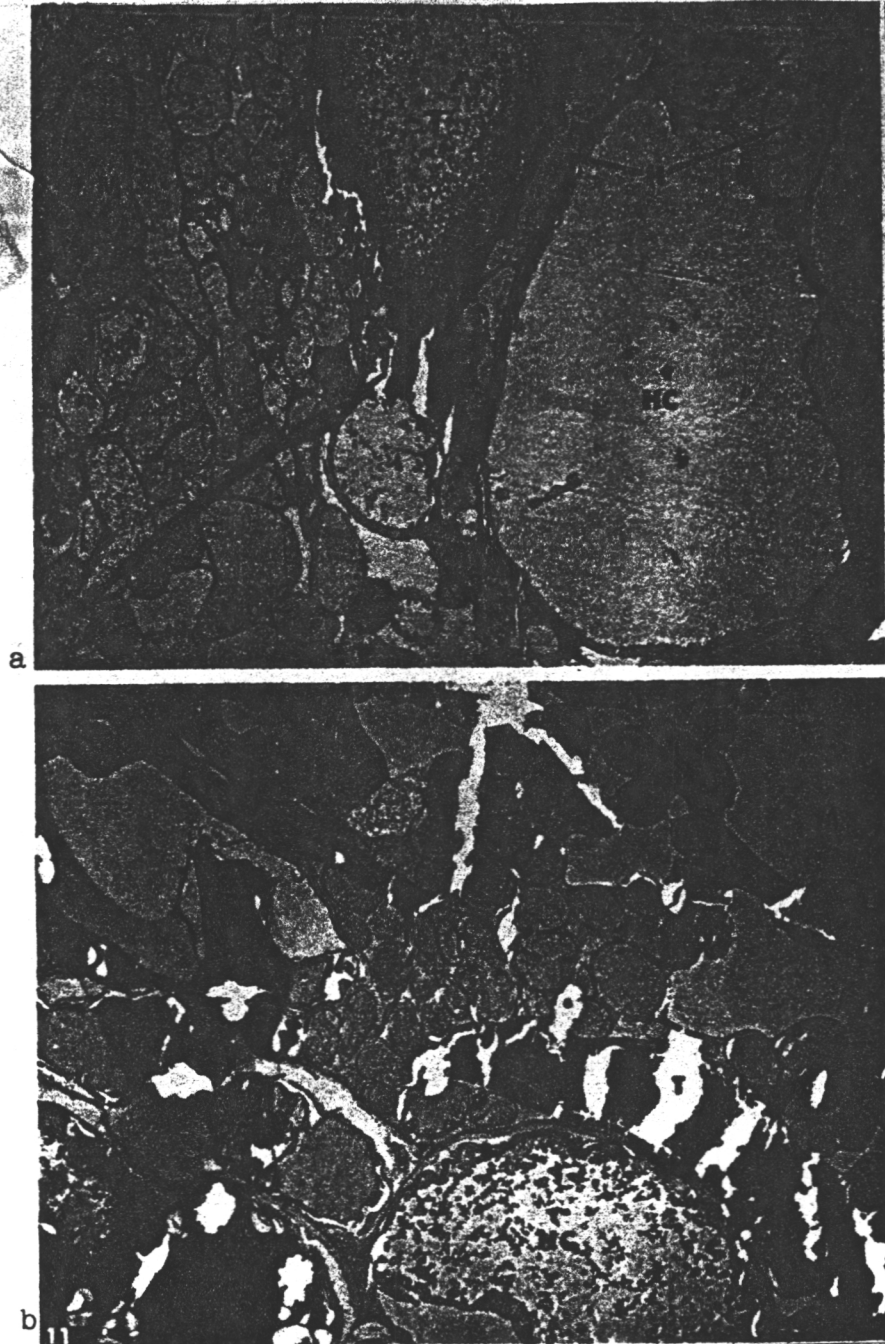
b: Pinus radiata'n valkoisen mykoritsan pintaa. Useita bakteereja (B) on tiiviisti sienirihmaston (F) liittyneenä.

c: Pinus radiata'n musta mykoritsa. Kuvassa näkyy tälle mykoritsalle tyypillistä rihmaston (F) pintaa.

d: Bakteereja (B) Pinus radiata'n punatyypin mykoritsan ritsosfäärissä. Kuvassa näkyy myös maapartikkeleja (S).

e: Bakteereja (B) vaipan sienirihman (rihma vailla solusisältöä) sisällä; Hartigin verkkoa (H) näkyy myös kuvassa.

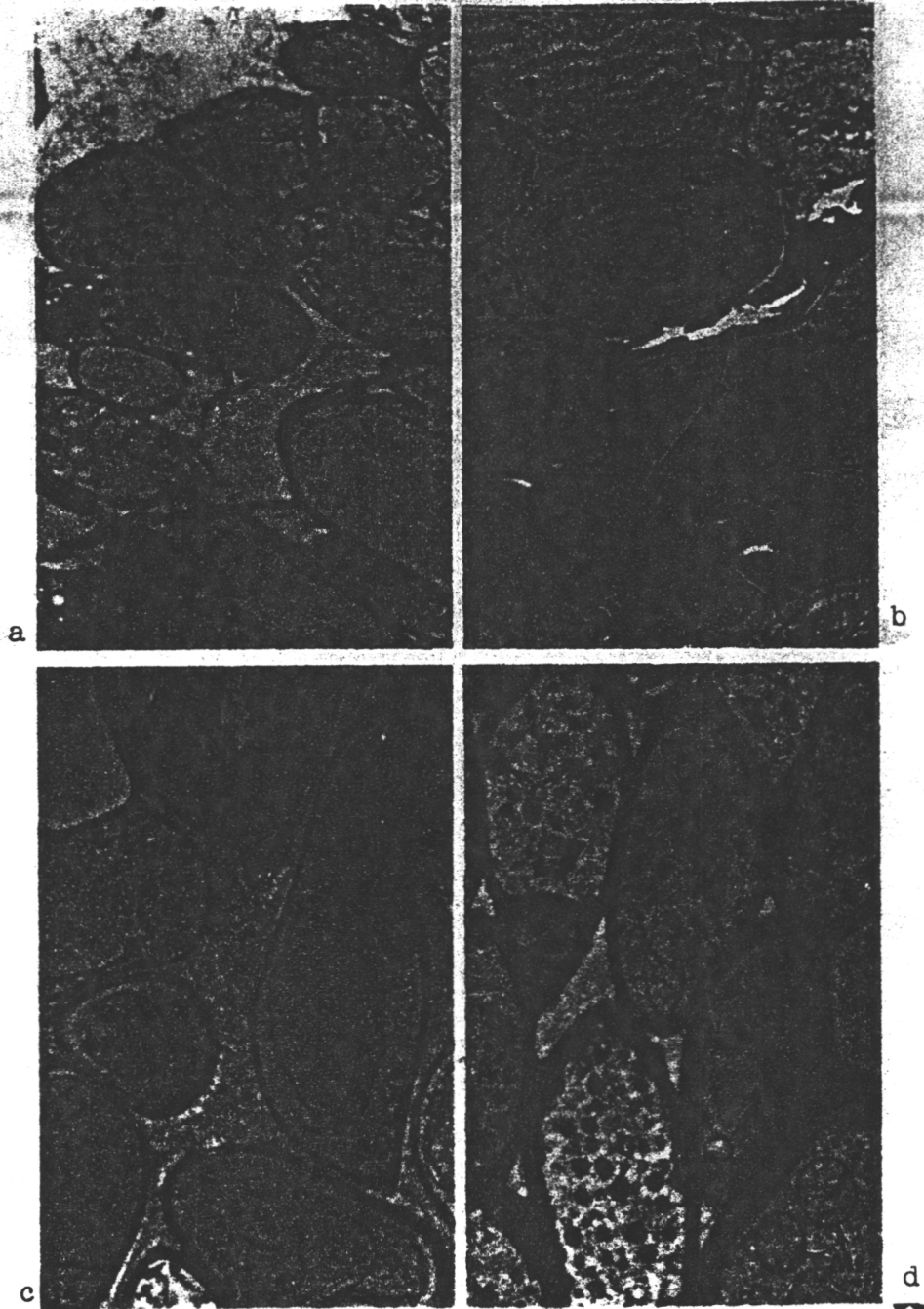
(1973)



Kuva 16. Pseudotsuga menziesii'n mykoritsaa

a: Terveen taimitarhataimen mykoritsaa, jossa hyvin kehittynyt Hartigin verkko (H), Hartigin verkon isäntäsolu (HC), eristäytynyt tanniinisolu (T) ja glykogeenigranuloiden täyttämiä vaipan soluja (M).

b: Edellisen taimen vieressä kasvaneen kasvunsa pysäyttäneen, keltaisen taimen juurta. Hartigin verkko puuttuu ja vaipan rihmoista puuttuvat glykogeenigranulat. Kuvassa näkyy myös tanniinisolu (T) ja isäntäsolu (HC).



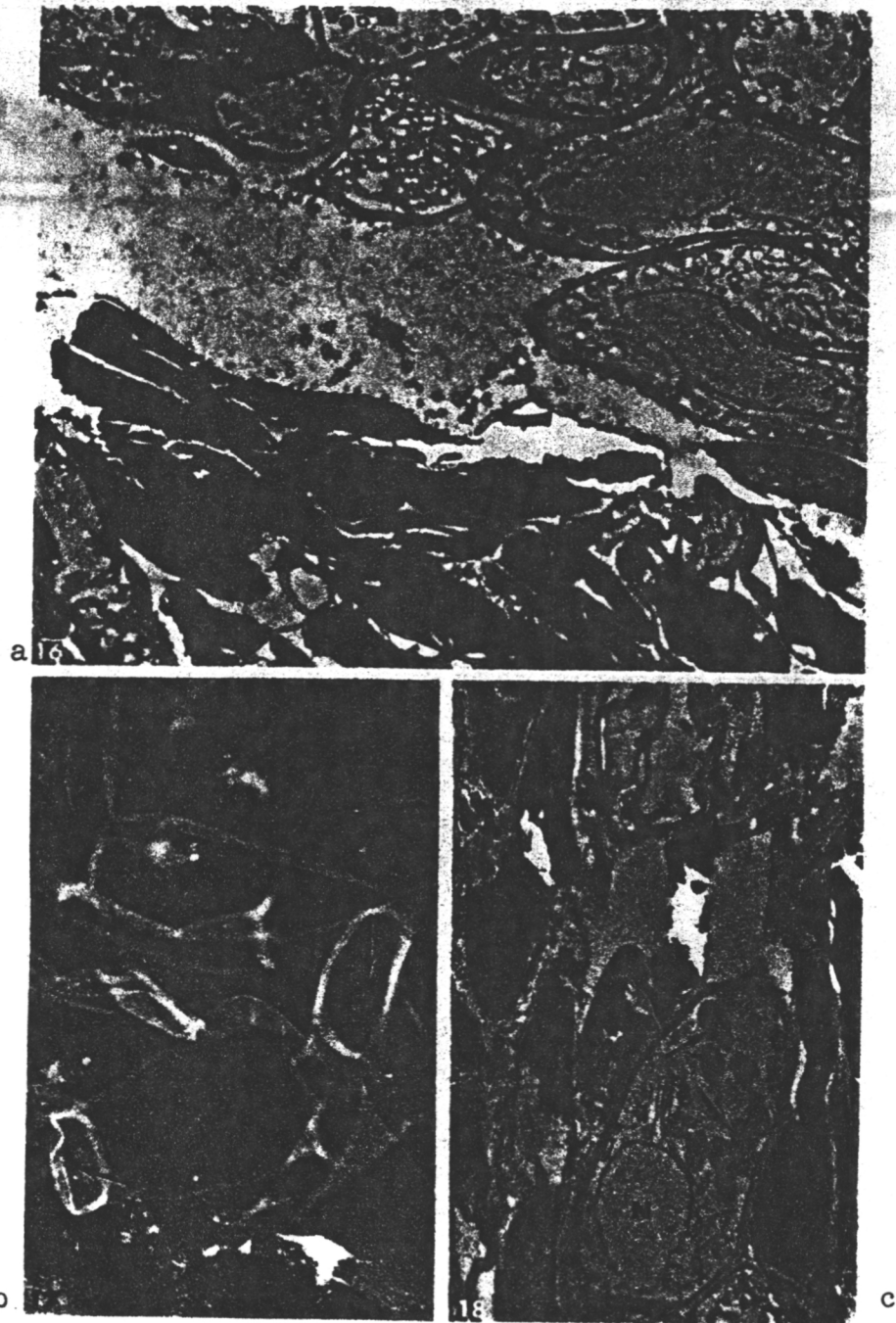
Kuva 17. VAIPPA

a: Pinus radiata'n valkoisen mykoritsan löyhää rihmastoaa. Solut sisältävät glykogeenigranuloita (G). Tumat (N) ovat näkyvissä ja doliporiset väliseinät erottavat solut toisistaan. (kts. nuoli).

b: Pinus radiata'n valkoisen tyyppin mykoritsan vaipan sisemmän osan soluja. Runsaasti glykogeenigranuloita (G) ja polyfenolikerrostumia (P) näkyvissä.

c: Kasvunsa pysäyttäneen Pseudotsuga menziesii'n mykoritsan rihmastoaa. Solunseinät ovat ohuet ja glykogeenigranulat puuttuvat. Tuma (N) näkyvissä.

d: Terveen P. menziesii'n taimen mykoritsan rihmastoaa (vrt. edellisen kuva). Solunseinät ovat paksumpia, ja rihmastot sisältävät runsaasti glykogeenigranuloita (G). Myös mitokondrioita (Mt) on näkyvissä.

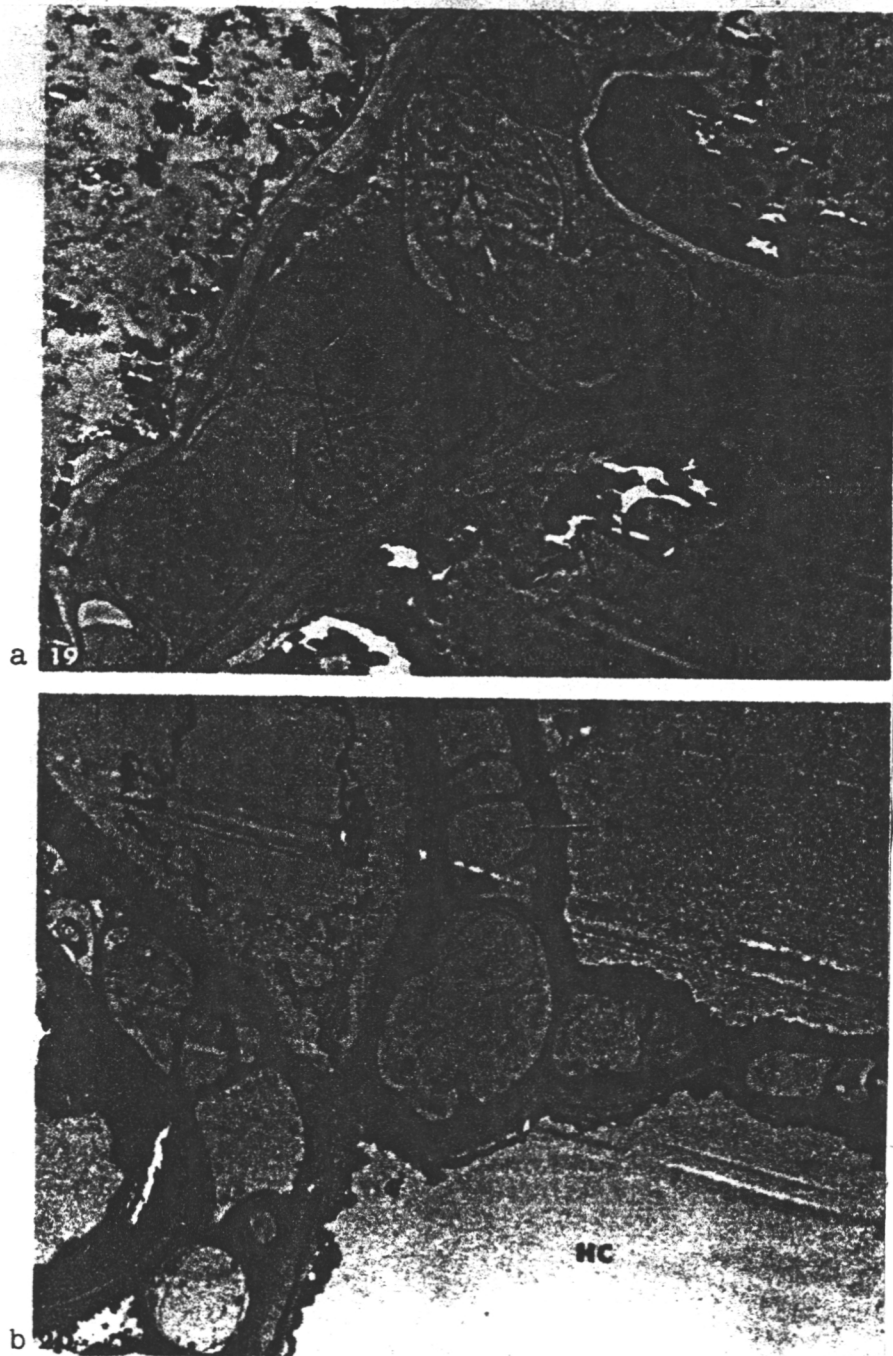


Kuva 18. TANNIINIVYÖHYKE

a: *Pinus radiata*'n valkoisen tyypin mykoritsan vaippatanniini-siirtymäkerros. Kuvan ylä laidassa vaipan sisemmän osan suuria, glykogeenin täyttämiä sienirihmoja ja alalaidassa tanniinikerroksen elektronitiheitä, pienempiä sienirihmoja.

b: Laskostuneita sienirihmoja. Nuoli osoittaa väliseirnioiden keskellä olevat huokokset.

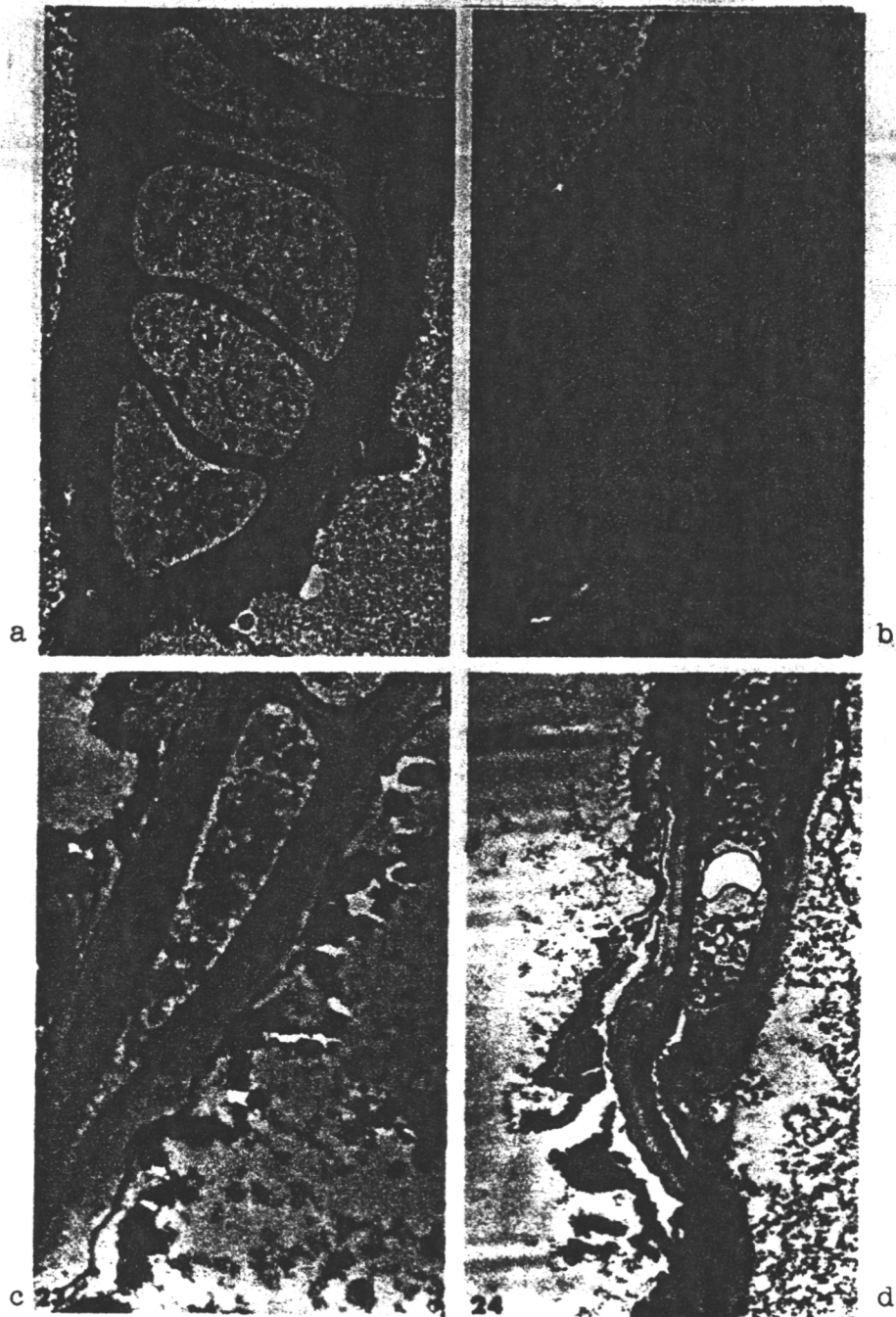
c: Tanniinivyöhykkeen rihmasto. Tuma (N) näkyvissä. Kuvassa epätavallisia organelleja (nuolet).



Kuva 19. HARTIGIN VERKKO

a: Pinus radiata'n mykoritsan Hartigin verkkoa, jossa glykokeenin (G) täyttämiä isäntäsoluja (HC). Isännän soluissa on nähtävissä tanniinikerrostumia vakuoleissa, mikä on tyypillistä tällaisten juurten uloimmille juurenkuoren soluille. Polyfenolikerrostumat (P) ja tumat ovat myös nähtävissä.

b: Pseudotsuga menziesii. Hartigin verkkoa (H), jossa tyypillistä tikapuumaisuutta. Rihmasto sisältää vain muutamia glykokeenigranuloita ja isäntäsoluissa (HC) näkyy vain vähän solulimasisältöä.



Kuva 20. HARTIGIN VERKKO

a: Pseudotsuga menziesii. Kiillamainen sienirihma työntymässä isäntäsolujen välissä. Sienirihma sisältää useita glykogeenigranuloita (G). Mitokondrioita ja endoplasmakalvostoa on näkyvissä.

b: P. menziesii. Tikapuumaisen rakenteen muodostuminen. Rihma jakautuu siten, että väliseinät kasvavat rihman poikki. Kuvassa näkyvissä kaksi vaihetta (1 ja 2). Myös isäntäsolu (HC) ja tuma (N) näkyvät.

c: Mahdollinen isäntäsolujen välissä tapahtuva mekanismi: Kiillamainen glykogeenirikas sienirihma isäntäsolun keskilamellialueella. Kuvassa näkyy ilmeinen keskilamellin hajoaminen. Pinus radiata.

d: Sienirihmojen mahdollinen vakuolisoituminen ja pyöristyminen, minkä takia se näyttää työntävän isäntäsoluja irti toisistaan.

260

VALOKUVA V. Slankin

(1973)



Kuva 21. Pinus strobus. Vanhaan mykoritsaan muodostunut uusi mykoritsa, jossa nähtävissä kurttuista ja kuolevaa juurenkuorta vanhemmassa mykoritsaosassa.
x 15.

7. Rakenne ja toiminta

Ektomykoritsan morfologian ja anatomian tutkiminen ei ole tärkeää vain haluttaessa selvittää eri mykoritsatyyppejä niiden rakenteiden perusteella, vaan myös siitä syystä, että tämä tutkimushaara yhdessä ektomykoritsan ekologisten ja fysiologisten tutkimusten kanssa auttaa selvittämään sekä juuren ja sienen että niiden assosiaation l. mykoritsan rakenteen ja toiminnan välisiä syy- ja seuraussuhteita.

Hatch (1937) totesi ensimmäisenä, että infektoituneiden puun- taimien juuristojen pinta-ala oli suurempi kuin infektoitumattomien. Tämä johtui: (1) infektoituneiden juurien pidentyneestä iästä ja niiden lisääntyneestä haarautumisesta (2) ylimääräiseksi kerrokseksi muodostuneesta vaipasta ja (3) epidermin tai juurenkuoren solujen säteittäisestä laajenemisesta. Lisääntynyt absorptiopinta lisäsi juurten vedenottokykyä ja ravinnesisältöä (etenkin fosforin) verrattuna mykoritsattomiin juuriin. Mykoritsoissa tapahtuvaa fosforin akkumuloitumista ovat tutkineet mm. Bowen ja Theodorou (1967) ja Bowen (1968) (Taulukot 2 ja 3 sekä kuva 22).

Taulukko 2.

Pinus strobuksen reaktio mykoritsaympäykseen

	Ympätty	Ympäämätön
Kuivapaino/taimi(mg)	405	303
Juuri/verso-suhde	0.78	1.04
Typpi % kuivap:sta	1.24	0.85
Typeä/taimi(mg)	5.00	2.69
Fosfori % kuivap:sta	0.196	0.074
Fosforia/taimi(mg)	0.789	0.236
Kalium % kuivap:sta	0.744	0.425
Kalium/taimi(mg)	3.02	1.38
Ravinteiden otto mg/mg juuren kuivapainosta:		
Typpi	0.029	0.016
Fosfori	0.0045	0.0014
Kalium	0.017	0.008

Taulukko Hatch (1937) Julkaisussa Bowen (1973)

Taulukko 3.

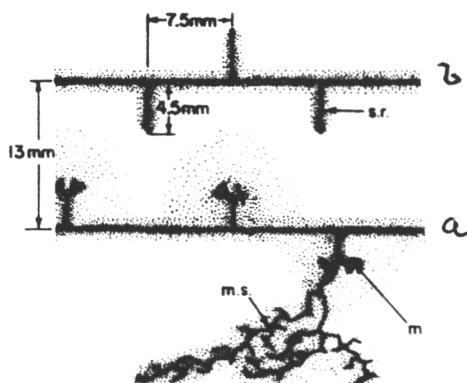
Ympätyn ja ymppäämättömän

Taulukko 3.

Mykoritsaympätyn ja -ymppäämättömän Pinus radiata'n taimien reaktio raakafosfaattiin.

(Bowen ja Theodorou (1967) julkaisussa Bowen, 1973)

Sieni	Kuivapaino per taimi (gm)		Fosforisisältö per taimi (mg)	
	Ei fosf.	Raaka+ fosf.	Ei fosf.	Raaka+ fosf.
<u>Suillus granulatus</u> (jyvästatti)	2.15	4.55	0.75	2.61
<u>Rhizopogon luteolus</u> (kellervä jäniksen-tryffeli)	2.65	4.42	1.10	1.77
<u>S. luteus</u> (voitatti)	1.45	3.00	0.49	1.79
<u>Cenococcum grani-</u> <u>forme</u>	1.58	3.70	0.58	1.42
Ymppäämätön	1.65	3.65	0.58	1.50



Kuva 22. Heikosti hajaantuvan ionin (esim. fosfaatti) kulkeutuminen mykoritsaisen ja mykoritsattoman juuren välisessä maaperässä. s.r.: infektoitumaton lyhytjuuri, m.: mykoritsa, m.s.: sienirihma. Pisteytyksen tiheys osoittaa fosfaatin kulutuksen määrän. Bowen'in 1973 mukaan.

Ritsosfääribakteerien olemassaolo voi edistää isäntäkasvin ravinteiden - etenkin fosforin - ottoa (Bowen ja Rowira, 1966). Tribunskaja (1955) totesi mykoritsaisessa männyn taimien ritsosfäärissä niille suotuisan, korkean typpitalouden omaavan bakteeriflooran. Vastaava typen määrän lisääntyminen, kuten esim. havupuilla (Stephenson, 1959), voisi liittyä ns. mykoritsosfäärin bakteerien aktiivisuuteen (Richards ja Voigt, 1964; Hewett, 1966). On myös osoitettu, että ritsosfäärin bakteerit voivat sitoa typpeä mannitolialustalla (Hassouma ja Wareing, 1964) sekä todettu, että pyökin mykoritsat erittävät tätä sokeria (Lewis ja Harley, 1965). Mykoritsasienen on todettu suosivan suojaavaa ritsosfääriflooraa; mm. Katznelson, Rouatt ja Peterson (1960) totesivat koivulla ritsosfäärifloorassa muutoksen mykoritsan muodostuksen jälkeen. On myös oletettu bakteeriflooran eritteiden toimivan kemiallisena esteenä joillekin patogeeneille (Zak, 1964).

Mykoritsasienen vaippa ja sen pinnalla olevat rihmastot kykenevät kilpailemaan saatavissa olevista ravinteista tehokkaammin muitten maaperän mikro-organismien kanssa kuin pelkät juuret (Slankis, 1958). Vaipalla oletetaan myös olevan rakenteellista suojavaikutusta siten että se on eräänlaisena fysikaalisena esteenä (Zak, 1964). Vaipan hienorakennetutkimuksissa (Foster ja Marks, 1966, 1967; Hofsten, 1969) todettujen vaipan sisempien osien glykogeenigranuloiden määrällisen kasvun katsotaan johtuvan siitä, että hiilihydraatit ovat peräisin isäntäkasvin juuresta eivätkä lehtikarikkeesta kuten Young (1940) oletti (Marks ja Foster, 1973).

Tanniinikerroksessa todettujen tanniinipartikkelien ja polyfenolien (Foster ja Marks, 1966, 1967; Hofsten, 1969) vaikutusta pidetään isäntäkasvin kannalta patogeeneja vastaan suojaavana. Pinus radiata'lla ja Pseudotsuga menziesii'llä havaittujen polyfenolien ja pihkan on todettu olevan fungistaattisia (Hillis ym., 1968). Foster ja Marks (1966, 1967) olettivat, että isäntäsolun erittämät tanniinit voivat toimia biologisena siivilänä, joka valikoi vain sellaiset sienilajit, jotka sietävät näitä yhdisteitä ja kykenevät symbioosiin isäntäkasvin kanssa. Woodin (1967) mukaan polyfenolit ovat tunnetusti myrkyllisiä sienille ja joil-

lakin isäntäkasveilla erot sairauksien kestävydessä tai alttiudessa ovat johdettavissa eroihin polyfenolien muodostuksessa.

Tanniinikerroksen sienirihmastoissa todetut muutokset (Foster ja Marks, 1967) verrattuna Hartigin verkon rihmastoihin voisivat Marks'in ja Fosterin (1973) mukaan johtua tanniinikerroksen solujen erittämien vapaitten polyfenolien vaikutuksesta sienirihmastoihin.

Hyvin muodostunutta Hartigin verkkoa pidetään todellisen ektomykoritsan tunnusomaisimpana ominaisuutena (Marks ja Foster, 1973). Hartigin verkko muodostaa laajan kontaktipinnan sienien ja isäntäkasvin välillä, ja sen muodostumisen katsotaan olevan selvä symbioosin osoitus, jossa ravinteiden kuljetusta tapahtuu kummankin organismin välillä (Melin, 1923; Laiho 1965). Hofsten (1969) korostaa lisäksi Pinus sylvestriksellä tekemässään tutkimuksessa Hartigin verkon olevan osoitus tasapainoisesta symbioosista ektendomykoritsan solunsisäisiin rihmastoihin verrattuna.

Foster ja Marks (1966, 1967) ja Hofsten (1969) ovat tutkimuksissaan todenneet, että juurenkuoren solut säilyivät elävinä kohtalaisen kauan, mikä vahvisti aikaisempia käsityksiä siitä, että mykoritsasienet pidentävät juurenkuoren solujen ikää. Lisäksi Foster'in ja Marks'in (1966, 1967) mukaan isäntäsolujen plastidien tärkkelyksen katoaminen, mikä näkyi niiden surkastumisena ja jyväs-koon pienenemisenä sytologisesti muuten muuttumattomissa soluissa, olisi todiste hiilihydraattien kulkeutumisesta isännästä sieneen. Scannerini (1968) on taas sitä mieltä, että solut, jotka ovat yhteydessä sienirihmastoon eivät tuottaisi tärkkelystä.

Foster ja Marks (1966) ja Hofsten (1969) ovat toisistaan riippumatta todenneet, että vaikka isäntäsoluissa oli todettavissa solunseinän vähäistä hajoamista, niin basidiomykeetti assosiaatiassa se oli rajoittunut keskilamellin ainesosiin. Hajoamisesta huolimatta pääosa isäntäkasvin juurenkuoren soluista säilyi hengissä ja säilytti normaalin sytoplasmisen organisaationsa, mitä he pitivät osoituksena siitä, että sieni ja isäntäkasvi elävät rinnakkain aiheuttaen toisilleen vain vähäisiä vahinkoja.

Myös sieniosakkaalla on todettu olevan ektomykoritsassa suojavai-
kutuksia. Krupa ja Nylund (1972) ovat todenneet, että mykoritsa-
muodostuksen kautta juuren soluihin indusoituu sellainen fysiolo-
ginen tila, joka alentaa parasitiittisten sienten infektiovalmiutta.
Mykoritsoja muodostavien juurten onkin osoitettu sisältävän 2 - 8-
kertaisia määriä sienille myrkyllisiä monoterpeenejä.

Marx (1966, 1967) on osoittanut, että mykoritsasieni (eräs
valmuska) Leucopaxillus cerealis kykenee inhiboimaan männyn juuren
patogeeneja (esim. Phytophthora cinnamoni). Sasek (1967) on osoitta-
nut, että eräät Suillus bovinus-kannat (nummitatti) ja Tricholoma
saponaceum (suopavalmuska) pystyvät suojaamaan isäntäkasviaan
patogeenia Rhizoctonia solaniita vastaan.

Edellä esitetyt ektomykoritsan morfologiaa ja anatomiaa sekä
hienorakennetta koskevat tutkimustulokset osoittavat hyvin ekto-
mykoritsaa koskevien tutkimusten laajan alueen sekä sen, että
rakenne ja toiminta ovat toisistaan riippuvia. Hienorakenteen
tutkiminen tulee olemaan yksi keino, kun pyritään saamaan sel-
ville rakenteen ja toiminnan välisiä vuorovaikutuksia. Marks
ja Foster (1973) toteavatkin olevan merkittävää, että hienora-
kennetta koskevat, toisistaan riippumattomien tutkimusten tulok-
set ovat olleet hyvin samankaltaisia huolimatta lajien erilaisuu-
desta, isäntäkasvin eri-ikäisyydestä, ilmaston mahdollisesta vai-
kutuksesta, vuodenajasta ja fiksointimenetelmästä. Lisätutkimusten
tarve on ilmeistä haluttaessa selvittää vuorovaikutuksia mykorit-
sosfäärissä, fenolisten yhdisteitten merkitystä, solujenvälisen
rihmaston kulkeutumisen mekanismeja ja juurenkuoren solujen elossa-
pysymistä niiden ollessa sienirihmaston ympäröiminä.

8. Kirjallisuus

- Björkman, E. 1941. Mykorrhizans utbildning och frekvens på askgödslade och ogödslade delar av en dikad myr. - Medd. Statens Skogsförsöksanst. 32.
- 1970. Forest tree mycorrhiza - the conditions for its formation and the significance for tree growth and afforestation. - Plant and Soil 32:589.
- Bowen, G.D. 1973. Mineral nutrition of ectomyorrhizae. - Teoksessa Hacs-kaylo, E.(toim). - Mycorrhizae. - US. Govt. Printing Office, Washington D.C.
- & Theodorou, C. 1967. Studies on phosphate uptake by mycorrhizas. - Proc. Int. Union Forest. Res. Organ., 14th, 1967 Sect.24:116.
- Cerny, G. 1974. Mykorrhiza der Waldbäume- Entstehung, Bedeutung für den Ernährungszustand und für die Disposition zum Befall durch pathogene Pilze. - Forstarchiv. Heft 5:77.
- Chilvers, G.A. 1968. Low power electron microscopy of the root cap region of eucalypt mycorrhizas. - New Phytol. 67: 663.
- & Pryor, L.D. 1965. The structure of eucalypt mycorrhizas. - Aust. J. Bot. 13:245.
- Clowes, F.A.L. 1951. The structure of mycorrhizal roots of Fagus sylvatica. - New Phytol. 50:1
- 1954. The root cap of ectotrophic mycorrhizas. - New Phytol. 53:525
- Dominik, T. 1956. Tentative proposal for a new classification scheme of ectotrophic mycorrhizae established on morphological and anatomical characteristics. - Roczn. Nauk Les. 14:223.(sit. Zak'in 1973 mukaan).
- 1959. Development dynamics of mycorrhizae formed by Pinus silvestris and Boletus luteus in arable soils. - Pr. Szczecinskiego Tow. Nauk. 1:17 (sit. Zak'in 1973 mukaan).
- 1969. Key to ectotrophic mycorrhizae. - Folia Forest. Pol. Ser. A No. 15. (sit. Zak'in 1973 mukaan)
- Foster, R.C. & Marks, G.C. 1966. The fine structure of the mycorrhiza of Pinus radiata D. Don.-Aust. J. Biol. Sci. 19:1027.
- 1967. Observations on the mycorrhizas of forest trees. II. The rhizosphere of Pinus radiata D. Don. - Aust. J. Biol. Sci. 20:915.
- Frank, A.B. 1885. Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Blüme durch Unterirdische Pilze. - Ber. Dtsch.bot. Ges. 3:128
(sit. Harley'in 1969 mukaan)

- Harley, J.L. 1956. The mycorrhiza of forest trees. - Endeavour 15:43
- 1969. The biology of mycorrhiza. 2nd ed. - Leonard Hill. London
- Hassouma, M.G. & Wareing, P.F. 1964. Possible role of rhizosphere in the nitrogen metabolism of Ammophila arenaria. - Nature (London) 202:467.
- Hatch, A.B. 1934. A jet-black mycelium forming ectotrophic mycorrhizae. - Svensk Bot. Tidskr. 28:369.
- 1937. The physical basis of mycotrophy in the genus Pinus. - Black Rock For. Bull. 6.
- Hewett, E.J. 1966. A physiological approach to the study of forest tree nutrition. - Forestry 39. Suppl.:49
- Hillis, W.E., Ishikura, N., Foster, R.C. & Marks, G.C. 1968. Role of extractives in the formation of ectotrophic mycorrhizae. - Phytochemistry 7:409.
- Hofsten, A. von 1969. The ultrastructure of mycorrhiza I - Ectotrophic and ectendotrophic mycorrhiza of Pinus silvestris. - Svensk Bot. Tidskr. 63:455.
- Jahn, E. 1934. Die peritrophe Mykorrhiza. - Ber. deut. bot. Ges. 52.
- Katznelson, H., Rouatt, J.W. & Peterson, E.A. 1960. Der Rhizospäreneffekt mykorrhizer und nicht mykorrhizer Wurzeln von Sämlingen der Gelbbirke. - Int. Mykorrhizasymp. Weimar 1960. - VEB G. Fischer, Jena. (sit. Cerny 1974).
- Krupa, S. & Nylund, J.E. 1972. Studies on ectomycorrhizae of pine. III. Growth inhibition of two root pathogenic fungi by volatile organic constituents of ectomycorrhizal root systems of Pinus silvestris L. Eur. J. For. Path. 2:88.
- Laiho, O. 1965. Further studies on the ectendotrophic mycorrhiza. - Acta Forest. Fenn. 79:1.
- 1967. Field experiments with ectendotrophic Scotch pine seedlings. - Proc. Int. Union Forest. Res. Organ., 14th, 1967 Sect. 24: 149.
- Lewis, D.H. & Harley, J.L. 1965. Carbohydrate physiology of mycorrhizal roots of beech. I. Identity of endogenous sugars and utilization of exogenous sugars. - New Phytol. 64:224.
- Linnell, D. 1942. Cenococcum graniforme als Mykorrhizabildner von Waldbäumen. - Symb. Botan. Upsal. 5:1. (sit. Björkmanin 1970 - mukaan)*
- Marks, G.C. & Foster, R.C. 1973. Structure, morphogenesis, and ultrastructure of ectomycorrhizae. - Teoksessa Marks, G.C. & Kozlowski, T.T. (toim.). - Ectomycorrhizae - their ecology and physiology. - Academic Press. New York ja Lontoo.

- Marx, D.H. 1966. The role of ectotrophic mycorrhizal fungi in the resistance of pine roots to infection by Phytophthora cinnamomi Rands. Thesis for the degree of doctor of philosophy. - N. Carol. St. Univ. Raleigh, (sit. Björkmanin 1970 mukaan).
- "- 1967. Ectotrophic mycorrhizae as biological deterrents to pathogenic root infections by Phytophthora cinnamomi. - Proc. Int. Union Forest Res. Organ., 14th, 1967 Sect. 24: 172.
- Melin, E. 1917. Studier över de norrländska myrmarkernas vegetation med särskild hänsyn till deras skogsvegetation efter torrläggning. - Acad. Avh. Uppsala: 1. (sit. Harley'n 1969 ja Björkman'in 1970 mukaan).
- "- 1923. Experimentelle untersuchungen über die Konstitution Ökologie der Mykorrhizen von *Pinus sylvestris* und *Picea abies*. - Mycologische Untersuch. 2:73. (sit. Björkman'in 1970 ja Marks'in Ja Foster'in 1973 muk.)
- "- 1925. Untersuchungen über die Bedeutung der Baummykorrhiza. Eine ökologische physiologische Studie. - G. Fischer, Jena, (sit. Björkmanin 1970 mukaan).
- "- 1927. Studier över barrträdsplantans utveckling i råhumus. II. Mykorrhizans utbildning hos tallplantan i olika råhumusformer. - Medd. Skogsförsöksanst. Stockholm 23:433.
- "- 1936. Methoden der experimentellen Untersuchungen mykotropher Pflanzen. - Handb. biol. Arbeitsmeth., XI. (sit. Mikolan ja Laihon 1962 mukaan).
- Meyer, F.H. 1973. Distribution of ectomycorrhizae in native and man-made forests. - Teoksessa Marks, G.C. & Kozlowski, T.T. (toim.). Ectomycorrhizae. - Academic Press. Lonteo ja New York.
- Mikola, P. 1948. On the black mycorrhiza of birch. - Arch. Soc. Zool. - Bot. Fenn. Vanamo 1:81.
- "- 1948a. On the physiology and ecology of Cenococcum graniforme. - Commun. Inst. For. Fenn. 36:1.
- "- 1961. The bright yellow mycorrhiza of raw humus. - Proc. 13th Congr. I.U.F.R.O., Vienna.
- Modess, O. 1941. Zur Kenntnis der Mykorrhizabildner von Kiefer und Fichte. - Symb. Botan. Upsal. 5:1. (sit. Björkmanin 1970 mukaan).
- Morrison, T.M. 1956. The mycorrhiza of silver beech. - N.Z.J. Forest. 7:47. (sit. Marks'in ja Foster'in 1973 mukaan).
- Wald, P.P.P. 1971. Transport of C^{14} -labeled substances in mycelial strands of Thelephora terrestris. - Teoksessa Hackaylo, F. (toim.). Mycorrhizae. - US Govt. Printing Office, Washington D.C.
- Wheeler, B.N. & Voigt, G.K. 1964. Role of ectomycorrhizae in nitrogen nutrition. - Nature (London) 201:719.

- Šašek, V. 1967. The protective effect of mycorrhizal fungi on the host plant. Proc. Int. Union Forest. Res. Organ., 14th, 1967 Sect. 24: 18
- Scannerini, S. 1968. Sull'ultrastruttura delle ectomicorrize. II. Ultrastruttura di una micorriza di Ascomycete Tuber albidum x Pinus strobus - Allionia 14:77/ (sit. Marksini ja Fosterin 1973 mukaan).
- Slankis, V. 1958. Mycorrhiza of forest trees. - Ist Am. For. Soil Conf. 1958, Michigan State Univ. Agr. Expt. Sta.:130
- "- 1973. Hormonal relationships in mycorrhizal development. - Teoksessa Marks, G.C. & Kozlowski, T.T. (toim.). Ectomycorrhizae. - Academic Press.
- Stephenson, G. 1959. Nitrogen fixation in non-nodulated seed plants. - Ann. Bot. (London) (N.S.)23:622.
- Trappe, J.M. 1962. Fungus associations of ectotrophic mycorrhizae. - Bot. Rev. 28:538.
- "- 1967. Principles of classifying ectotrophic mycorrhizae for identification of fungal symbionts. - Proc. Int. Union Forest. Res. Organ., 14th, 1967 Sect 24:46.
- "- 1971. Mycorrhiza-forming Ascomyces. - Teoksessa HacsKaylo, E. (toim.). Mycorrhizae. - US. Printing Office, Washington D.C.
- Tribunskaja, A. 1955. Russ. Mikrobiologija 24:188. (sit. Slankisin 1958 mukaan).
- Wilcox, H.E. 1971. Morphology of Ectendomycorrhizae in Pinus resinosa. - Teoksessa HacsKaylo, E. (toim.) Mycorrhizae. - US. Govt. Printing Office, Washington D.C.
- Wood, R.K.S. 1967. Physiological plant pathology. - Blackwell, Oxford. (sit. Marksini ja Fosterin 1973 mukaan).
- Young, H.E. 1940. Mycorrhizae and the growth of Pinus and Araucaria. - Bulletin Queensl. Forestry Serv. 13:108. (sit. Marksini ja Fosterin 1973 mukaan).
- Zak, B. 1964. Role of mycorrhizae in root disease. - Ann. Rev. Phytopatol. 2:377.
- "- 1973. Classification of ectomycorrhizae. - Teoksessa Marks, G.C. & Kozlowski, T.T. (toim.). Ectomycorrhizae. - Academic Press, New York ja Lontoo.

