

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta životního prostředí

Katedra ekologie



**Arbuskulární mykorrhiza u trav s důrazem
na *Calamagrostis epigejos***

Bakalářská práce

Vedoucí bakalářské práce: Ing. Pavla Vachová

Zpracovatel: Lukáš Zahrádka

©2015 ČZU v Praze

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Katedra ekologie

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Lukáš Zahrádka

Územní technická a správní služba

Název práce

Abskulární mykorhiza u trav s důrazem na Calamagrostis epigejos

Název anglicky

Arbuscular mycorrhiza on grass with an emphasis on Calamagrostis epigejos

Cíle práce

Práce má shrnout dosavadní poznatky o arbuskulární mykorhize u trav a to s důrazem na rostlinu Calamagrostis epigejos. Dále má za cíl zjistit konkrétní vliv arbuskulární mykorhizní symbiózy na vývoj a růst této rostliny, vliv různých půdních substrátů na tuto rostlinu, vliv arbuskulární mykorhizní symbiózy u Calamagrostis epigejos na ostatní rostliny. Také má prozkoumat poznatky o její mimokořenové síti, vlivu na růst při narušení této sítě a interakce mezi ostatními rostlinnými druhy s touto rostlinou pomocí mimokořenové sítě. Cílem práce je také zaměření na to jak mimokořenová síť vzniká.

Metodika

1. Práce bude řešena pomocí již vyhotovených experimentů uvedených ve vědeckých člancích.
2. První část práce se bude věnovat arbuskulární mykorhize obecně. V druhé části bude práce zaměřena na trávy u kterých se arbuskulární mykorhiza vyskytuje a dále bude pokračovat částí věnované rostlině Calamagrostis epigejos.
3. Práce bude zkoumat konkrétní vlivy arbuskulární mykorhizní symbiózy na růst a život této rostliny.

Doporučený rozsah práce

30 stran

Doporučené zdroje informací

- BRUNDRETT, MC. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *NEW PHYTOLOGIST*. 2002, roč. 154, č. 2, s. 275-304. DOI: 10.1046/j.1469-8137.2002.00397.x.
- ENKHTUYA, B., M. POSCHL a M. VOSATKA. Native grass facilitates mycorrhizal colonisation and P uptake of tree seedlings in two anthropogenic substrates. *WATER AIR AND SOIL POLLUTION*. 2005, roč. 166, 1-4, s. 217-236. DOI: 10.1007/s11270-005-7273-0.
- GRYDNER, M. Mykorhizní symbióza – O soužití hub s kořeny rostlin. Praha: ACADEMIA, 2005. ISBN 80-200-1240-0.
- JANOUSKOVA, M., P. SEDDAS, L. MRNKA, D. VAN TUINEN, A. DVORACKOVA, M. TOLLOT, V. GIANINAZZI-PEARSON, M. VOSATKA a A. GOLLOTTE. Development and activity of *Glomus intraradices* as affected by co-existence with *Glomus claroideum* in one root system. *MYCORRHIZA*. 2009, roč. 19, č. 6, s. 393-402. DOI: 10.1007/s00572-009-0243-4.
- MALCOVA, R., J. ALBRECHTOVA a M. VOSATKA. The role of the extraradical mycelium network of arbuscular mycorrhizal fungi on the establishment and growth of *Calamagrostis epigejos* in industrial waste substrates. *APPLIED SOIL ECOLOGY*. 2001, roč. 18, č. 2, s. 129-142. DOI: 10.1016/S0929-1393(01)00156-1.
- PUSCHEL, D., J. RYNDLOVA a M. VOSATKA. Mycorrhiza influences plant community structure in succession on spoil banks. *BASIC AND APPLIED ECOLOGY*. 510-520, roč. 8, č. 6, s. 510-520. DOI: 10.1016/j.baae.2006.09.002.
- PUSCHEL, D., J. RYNDLOVA a M. VOSATKA. The development of arbuscular mycorrhiza in two simulated stages of spoil-bank succession. *APPLIED SOIL ECOLOGY*. 2007, roč. 35, č. 2, s. 363-369. DOI: 10.1016/j.apsoil.2006.07.001.
- RYNDLOVA, J. a M. VOSATKA. Associations of dominant plant species with arbuscular mycorrhizal fungi during vegetation development on coal mine spoil banks. *FOLIA GEOBOTANICA*. 2001, roč. 36, č. 1, s. 85-97. DOI: 10.1007/BF02803141.

Předběžný termín obhajoby

2015/06 (červen)

Vedoucí práce

Ing. Pavla Vachová

Elektronicky schváleno dne 5. 3. 2015

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 5. 3. 2015

prof. Ing. Petr Sklenička, CSc.

Děkan

V Praze dne 01. 04. 2015

Prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci na téma „Arbuskulární mykorhiza u trav s důrazem na *Calamagrostis epigejos*“ jsem vypracoval samostatně pod vedením Ing. Pavly Vachové, s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů. Všechny literární prameny a publikace, které jsou v mé práci citovány, jsou uvedeny v seznamu literatury na konci této práce.

V Kladně 1. 4. 2015

Podpis:.....

Poděkování

Rád bych poděkoval paní Ing. Pavle Vachové za odborné vedení práce, cenné rady a vstřícnost při konzultacích a vypracování mé bakalářské práce. Dále bych chtěl poděkovat své rodině za podporu, kterou mi po celou dobu mého studia poskytovali.

Arbuskulární mykorhiza u trav s důrazem na *Calamagrostis epigejos*

Arbuscular mycorrhiza on grass with an emphasis on *Calamagrostis epigejos*

Abstrakt

Cílem této práce je vytvořit přehled současného stavu výzkumu, týkajícího se vlivu arbuskulární mykorhizní symbiózy na houby a rostliny. Práce se také zaměřuje na mykorhizu zejména u travních druhů. Je řešena formou literární rešerše a k dosažení cílů vychází z poznatků převážně z oblasti umělých ekosystémů výsypek, které jsou často spojovány právě s arbuskulární mykorhizní symbiózou a *Calamagrostis epigejos* na kterou je v práci kladen značný důraz. Práce rozděluje jednotlivé typy mykorhizní symbiózy. Popisuje arbuskulární mykorhizní symbiózu, její vznik a vliv na růst rostlin. Také se zaměřuje na to jakým způsobem je ovlivněna houba a rostlina, která se účastní této symbiózy. Objasňuje roli arbuskul, vezikul a mycelia, včetně funkce pro arbuskulární mykorhizní houby typického mimokořenového mycelia. Popisuje závislost travních druhů na mykorhize a rozdíly mezi invazními a neinvazními druhy. Shrnuje účinnost a rozdíly mezi jednotlivými houbovými symbionty, faktory ovlivňující mykorhizu a vlivy rozdílných substrátů na mykorhizu. Také popisuje spojení mezi travními druhy a houbami zejména v oblasti výsypek, kde může mykorhiza hrát roli při obnově vegetačního krytu. Dále zkoumá vliv *Calamagrostis epigejos* na růst některých dřevin, které jsou přítomny v oblasti výsypek. A v neposlední řadě se zaměřuje na účinky narušení sítě mimokořenového mycelia a na efekt mateřské rostliny. Práce může být přínosná pro budoucí studium vlivů arbuskulární mykorhizní symbiózy, která je založena mezi arbuskulárními mykorhizními houbami a travním druhem *Calamagrostis epigejos*.

Klíčová slova: *Calamagrostis epigejos*, arbuskulární mykorhiza, arbuskulární mykorhizní houby, arbuskulární mykorhizní trávy, mycelium, výsypky

Abstract

The goal of this Bachelor thesis is to create summary of the current state of research regarding the influence of AM symbiosis on fungi and plants. The thesis is focused on mycorrhiza especially on the grass species. It being solved in the form of literal research and to achieve the objectives it operates with findings mainly from the field of man-made ecosystems of spoil banks, which are often associated with AM symbiosis and *Calamagrostis epigejos* which is considerably emphasized in the thesis. Thesis divides particular types of mycorrhizal symbiosis. It describes arbuscular mycorrhizal symbiosis, its origin and influence on the growth of plants. It is also focused on the fact how are fungi and plant, which are the part of symbiosis, affected. It clarifies the role of arbuscules, vesicles and mycelium, including function for arbuscular mycorrhizal fungi of typical extraradical mycelium. It describes dependence of grass species on mycorrhiza and difference between invasive and non-invasive species. It summarizes efficiency and differences between single fungal symbionts, factors influencing mycorrhiza and effects of different substrates on mycorrhiza. It also describes connection between grass species and fungi especially in the area of spoil banks, where mycorrhiza could possibly play significance role for recovering vegetation cover. It examines influence of *Calamagrostis epigejos* on the growth of some woods, which are located in the area of spoil banks. Last but not least, it is focused on the effects of disrupting extraradical mycorrhizal mycelium and on nurse plant effect. The thesis might be helpful for future studies of effects of arbuscular mycorrhizal symbiosis between arbuscular mycorrhizal fungi and *Calamagrostis epigejos* grass species.

Key words: *Calamagrostis epigejos*, arbuscular mycorrhiza, arbuscular mycorrhizal fungi, arbuscular mycorrhizal grasses, mycelium, spoil banks

Obsah

1	Úvod.....	9
2	Cíle práce	10
3	Symbióza.....	11
3.1	Mykorhiza.....	11
3.2	Typy mykorhizy	11
3.3	Arbuskulární mykorhizní symbióza.....	14
3.4	Mycelium.....	16
3.5	Vznik mykorhizy.....	17
3.6	Arbuskulární mykorhizní houby	19
3.7	Konkrétní vlivy arbuskulární mykorhizy na rostlinu	21
3.8	Ekologie a eroze.....	24
4	Travní druhy.....	25
4.1	Charakteristika <i>Calamagrostis epigejos</i>	25
4.2	Mykorhiza a travní druhy	25
4.3	Specifita arbuskulárních mykorhizních hub.....	28
5	<i>Calamagrostis epigejos</i> a arbuskulární mykorhiza	28
5.1	Rostlinná invaze.....	28
5.2	Arbuskulární mykorhizní houby a <i>Calamagrostis epigejos</i>	30
5.3	Výsypky.....	32
5.3.1	Populace na výsypkách	33
5.3.2	Původní a nepůvodní arbuskulární mykorhizní houby.....	35
5.3.3	Rozdílné substráty.....	37
6	Experiment.....	38
7	Diskuze	39
8	Závěr	41
9	Přehled literatury a použitých zdrojů.....	44

1 Úvod

Mykorhizní symbióza je v přírodě velmi rozšířeným jevem, zejména z toho důvodu, že velká většina rostlin hostí ve svých kořenech mykorhizní houbu. Při průchodu krajinou, je možno říci, že prakticky nepřetržitě procházíme po neviditelné síti jemných vláken (hyf) mykorhizních hub (Gryndler a kol. 2004). Můžeme předpokládat, že tyto organismy v biosféře žijí v nějaké formě symbiotického vztahu, protože všechny složky v biosféře na sebe vzájemně působí. Důvod, proč existuje v přírodě bezpočet příkladů symbiózy mezi různými organismy, není dosud zcela jasný a zřejmě nespočívá pouze v evolučních výhodách plynoucích ze vzniku symbiotického vztahu (Gryndler 2004).

Například můžeme uvést tropický prales, kde v silném zástínu dospělých vzrostlých stromů, přežívají mladé stromy díky pomoci mateřské rostliny, která jim síti houbových hyf posílá potřebné živiny. Po úhynu vzrostlého stromu pak právě tyto nejsilnější a nejlépe připravené stromky mohou velmi rychle nahradit tento strom (Čepička a kol. 2007).

V současné době je známo několik typů mykorhizy (Gryndler a kol. 2004). Moje práce se bude podrobněji věnovat arbuskulární mykorhizní symbióze, která hned v několika ohledech dominuje nad ostatními typy (Gryndler a kol. 2004; Čepička a kol. 2007).

Arbuskulární mykorhiza podporuje rostlinu několika způsoby (Malcová a kol. 1999, Gryndler a kol. 2004; Čepička a kol. 2007). Schopnost podpory růstu rostlin se může výrazně lišit mezi izoláty jednotlivých druhů mykorhizních hub (Munkvold a kol. 2004). Ovšem to jaký bude mít rostlina zisk, může být dáno různými faktory prostředí (Malcová a kol. 2001). Mykorhizní houba může ovlivnit i druhové složení rostlinného společenstva (Scheublin a kol. 2007), ale i houba z této symbiózy něco získává (Gryndler a kol. 2004).

Většina arbuskulárních mykorhizních hub může tvořit arbuskulární mykorhizu s dřevinami a bylinami, včetně trav (Ammani a kol. 1994) a moje práce se zaměřuje na závislost na mykorhize u travních druhů, které vykazují spojitost právě s arbuskulární mykorhizní symbiózou (Hetrick a kol. 1989).

Mykorhizní symbióza může stimulovat růst rostlin na živiny chudých a znečištěných místech (Sylvia a Williams, 1992). Jedná se zejména o stanoviště velmi suchá, s vysokou koncentrací soli, s extrémně nízkou hladinou koncentrace živin, bažinatá nebo močálovitá a také extrémně narušené půdy (důlní výsypky). Na těchto stanovištích se pak vyskytují zejména nemykorhizní rostliny (Brundrett 1991).

Rostliny v komunitě jsou tak schopny komunikovat přes půdní podhoubí různých druhů (Ocampo 1986) a sdílení společné sítě houbového podhoubí může mít pozitivní vliv růst a soužití ostatních rostlin (Gryndler a kol. 2004). Bohužel žádný souhrnný dokument o arbuskulární mykorhize v souvislosti s *Calamagrostis epigejos* a travními druhy zatím nebyl vyhotoven.

2 Cíle práce

Cílem této bakalářské práce je zhodnocení vlivu arbuskulární mykorhizní symbiózy na houby a rostliny. S důrazem na travní druhy a to zejména na *Calamagrostis epigejos*. Snaží se poskytnout užitečné informace vlivu této symbiózy na soužití rostlin, převážně v oblasti výsypek. Potřebná data byla získána díky již provedeným experimentům.

Moje práce si klade tyto otázky:

- Co je to arbuskulární mykorhizní symbióza a jaké jsou její typy?
- Kdo jsou účastníci toho děje a jak jsou jím ovlivněni?
- Jaká je spojitost s mykorhizou a závislost travních druhů na ní?
- Jaké jsou důsledky kolonizace více houbovými druhy a mohou existovat současně v jednom kořenovém systému?
- Jak je zapojena mykorhiza do rostlinné invaze a jaké jsou rozdíly mezi invazními a neinvazními druhy trav?
- Jaké je zapojení arbuskulární mykorhizy do sukcese na výsypkách a jaké jsou její fáze?
- Jaký má vliv množství a složení inokula na rostliny v oblasti výsypek a jaké jsou rozdíly mezi původními a nepůvodními izoláty?
- Jaký je vliv průmyslových substrátů z výsypek na arbuskulární mykorhizní houby a růst rostlin *Calamagrostis epigejos*?
- Jaká je mykorhizní závislost *Calamagrostis epigejos* a je specifická ve svých preferencích houbových symbiontů?
- Může *Calamagrostis epigejos* společně s arbuskulární mykorhizní houbou ovlivnit růst a soužití ostatních rostlin v oblasti výsypek?

3 Symbióza

3.1 Mykorhiza

Mykorhiza je symbiotická asociace mezi speciální půdní houbou a rostlinami (Brundrett 2002). Gryndler a kol. (2004) označují termín mykorhiza jako orgán vzniklý spojením kořene s mykorhizní houbou a symbiotický vztah rostliny a houby pak označují jako mykorhizní symbiózu. Naproti tomu Smith a Read (1997) používají anglický termín mycorrhiza k označení symbiózy. Termín symbióza byl pravděpodobně poprvé použit roku 1877 a popisoval stálé soužití různých organismů, ale neznamenal parazitismus (Gryndler a kol. 2004). Nyní tento termín chápeme v širším pojetí Smith a Read (2008), jenž byl poprvé použit roku 1897, označoval vzájemné soužití dvou organismů (Gryndler a kol. 2004). Sekera a kol. (2006) uvádí, že mykorhiza je soužití kořenů rostlin a houbových hyfů.

Termíny charakterizují symbiózu, jako pouhé soužití dvou nebo více různých organismů, jsou označovány za méně náročné vysvětlení. Je složitá otázka, jak definovat jaký vztah ještě je a jaký již není symbiózou v širším smyslu slova. Přesnější vysvětlení termínu symbióza totiž pracují s faktem, že symbiotické organismy žijí v úzkém vzájemném vztahu, ale zároveň neposkytují dostatečně silné kritérium pro určení jaký vztah je ještě úzký a jaký již nikoli (Gryndler 2004).

V nejčastějším případě jde o soužití, které je vztahem prospěšný pro oba zúčastněné organismy (Gryndler a kol. 2004). Lze také říci, že jde o zvláštní asociaci založenou mezi rostlinou a houbou, která může znamenat vysoký stupeň strukturální, fyziologické a biochemické integrace, z nichž oba účastníci, jak houba, tak i rostlina mají nějaký zisk (Azcón-Aguiar a Bago 1994).

Jistou mykorhizní houbu ve svém kořenu hostí velká většina rostlin (Gryndler 2004). Mykorhiza se vyskytuje u mnoha rostlin kaprad'orostů, jehličnanů, vyšších rostlin (Sekera a kol. 2006) a u lesních dřevin ve všech podnebných pásech (Gryndler 2004). Předpokládá se, že se vyskytuje asi u 95 % druhů cévnatých rostlin, které dnes na Zemi žijí, což je asi 11000 rodů čítajících 225000 druhů. Nejen cévnaté rostliny jsou kolonizovány mykorhizními houbami, náznaky kolonizace mykorhizními houbami byly totiž popsány i u rostlin bezcévnatých (Gryndler a kol. 2004). Lze tedy říci, že potkat v přírodě rostlinu bez mykorhizních hub je obtížný úkol. Můžeme také konstatovat, že když pěstujeme pokusně rostlinu v nepřítomnosti mykorhizních hub, činíme tak něco nepříznivého (Gryndler 2004).

3.2 Typy mykorhizy

Zaměříme-li se na to, jaký je obrovský počet mykorhizních rostlinných druhů, asi nám dojde myšlenka, že se v přírodě můžeme potkat s odlišnými druhy mykorhizní symbiózy (*Obrázek č. 1*). Rozdíl mezi druhy je dán, jak druhovým

spektrům zúčastněných organismů, tak i charakterem osídlení kořenových pletiv, nebo probíhajícími fyziologickými procesy (Čepička a kol. 2007).

Známe sedm typů mykorrhizy, ale některé z nich jsou si velmi podobné (Brundrett 2002). Lze říci, že základem dělení mezi různými druhy mykorrhizní symbiózy je tedy fakt, zda houbové vlákno proniká přímo do buněk hostitelské rostliny nebo zda se spokojí pouze s hostitelovými mezibuněčnými prostory. V prvním případě hovoříme o endomykorrhize, ve druhém o ektomykorrhize (Čepička a kol. 2007).

Endomykorrhizní typy se vyznačují pronikáním mykorrhizní houby do vnitřního prostoru buněk hostitelova kořene. Mezi tyto druhy zařazujeme erikoidní mykorrhizní symbiózu, orchideoidní mykorrhizní symbiózu, arbuskulární mykorrhizní symbiózu (Gryndler a kol. 2004) a arbutoidní mykorrhizu (Čuříková a Látr 2006).

Arbutoidní mykorrhiza je endomykorrhizní asociace autotrofních dřevin i bylin, například planika (*Arbutus*), medvědice (*Arctostaphylos*), hruštička (*Pyrola*) s houbami řádu *Basidiomycetes*. Na rozdíl od ostatních endomykorrhiz je tvar kořene změněn (Čuříková a Látr 2006).

Erikoidní mykorrhizní symbióza je endomykorrhizní asociace rostlin čeledi *Ericaceae* (vřesovcovité), *Empetraceae* (vřesovcovité) s vřeckovýtrusnými houbami řádu *Ascomycetes* (rod *Pezizella*). Charakteristická je pro ni tvorba velmi jemných vlasových kořenů (Čuříková a Látr 2006).

Jak již bylo řečeno mykorrhiza je jevem značně rozšířeným (Gryndler a kol. 2004) a můžeme tedy usuzovat, že i největší kvetoucí rostlinná čeleď *Orchidaceae* (vstavačovité) je na mykorrhizních houbách nějakým způsobem také závislá. U některých nezelených terestrických orchidejí byla zpozorována dokonce závislost úplná, jak při stadiu klíčení, tak při dalším růstu rostliny a přežívání této rostliny v dospělosti (Dearnaley 2007). V takovém případě můžeme hovořit o orchideoidní mykorrhizní symbióze (Gryndler a kol. 2004; Sekera a kol. 2006), což je endomykorrhizní asociace zástupců čeledi *Orchidaceae* s houbami z řádu *Basidiomycetes* (Čuříková a Látr 2006).

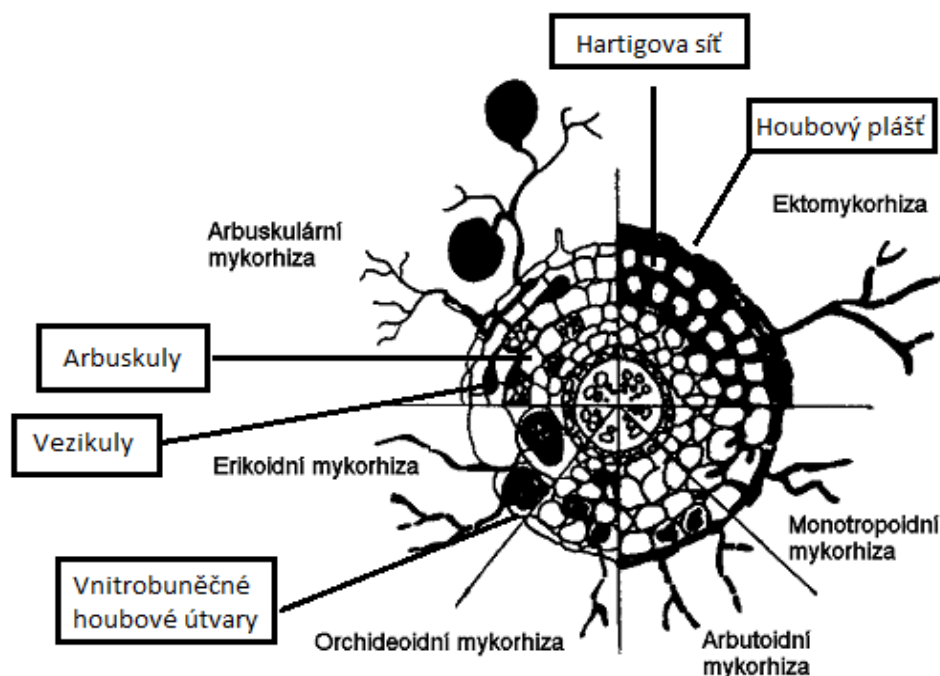
Monotropoidní mykorrhiza je endomykorrhizní asociace heterotrofního hniláku (*Monotropa hypopitys*) a několika dalších rodů z čeledi *Ericaceae* s houbami z řádu *Basidiomycetes*, které mohou vytvářet s jinými hostiteli normální ektomykorrhizy (Čuříková a Látr 2006). Poslednímu typu endomykorrhizy arbuskulární mykorrhizní symbióze se budu věnovat podrobněji v další kapitole této práce.

Další typ, ektomykorrhizní symbióza je evolučně mladší, více specializovaná mykorrhizní asociace dřevin (především boreálních lesů), například *Pinaceae* (borovicovité), *Fagaceae* (bukovité), *Salicaceae* (vrbovité) a také některých bylin (Čuříková a Látr 2006). Vyznačuje se tím, že se mykorrhizní houba vyskytuje pouze v prostorech mezi buňkami, v prostorech mezibuněčných (Gryndler a kol. 2004). Ektomykorrhizu najdeme především v těch půdách, které jsou bohaté na organické látky, mezi tyto místa můžeme zařadit svrchní horizonty lesních půd. U těchto

lesních horizontů může být značně významný poměr fosfátů a dusíkatých látek přítomných ve formě organických sloučenin. A právě ektomykorhizní houby dokáží s možnou solučností asociovaných bakterií tyto organické látky rozkládat a uvolňovat z nich přijatelné minerální formy živin (Kolařík 2010).

Mycelium ektomykorhizních hub dokáže z půdy ke kořeni distribuovat vodu a tím i vysoušet. Dá se říci, že na vlhkosti půdy je závislá rychlost mikrobiálních rozkladných procesů a že při klesající vlhkosti klesá i rychlost rozkladu organických látek obsažených v půdě. Z toho vyplývá, že by ektomykorhizní houby mohly obohacovat půdu o organickou hmotu (Koide a Wu 2003).

Ektendomykorhiza je typem mykorhizy také poměrně rozšířeným, ovšem o této symbióze máme pouze sporné údaje. Je možno říci, že ji mohou vytvářet dřeviny tvořící běžně ektomykorhizu a to hlavně v brzkých ontogenických fázích (Kolařík 2010) s houbami řádu *Ascomycetes* (jedná se pouze o dva druhy *Wilcoxina mikolae* a *Wilcoxina rehmi*). Ektendomykorhiza byla zjištěna například u borovice (*Pinus*), modřínu (*Larix*), smrku (*Picea*) (Čuříková a Látr 2006). Také taxony hub, vytvářejících ektendomykorhizu, mají určitou spojitost s ektomykorhizními houbami. Všechny aspekty rozvoje a tvorby typických struktur jsou podobné jako u ektomykorhizy a to i s vnitrobuněčnou penetrací do buněk primární kůry kořene hostitele (Kolařík 2010). Je vytvářen houbový plášť (Čuříková a Látr 2006), Hartigova síť a také ve stejnou chvíli nastává k prorůstání hyf do nitra buněk, kde se následně hyfy intenzivně větví. Tato vytvořená symbiotická asociace je stabilní a během dlouhé doby nejeví známky stárnutí (Kolařík 2010).



Obrázek číslo 1: typy mykorhizní symbiozy (převzato z Baláž 2012, upraveno podle Čuříková Látr 2006).

3.3 Arbuskulární mykorhizní symbióza

Budeme-li se bavit o mykorhize s rostlinným ekologem, je pravděpodobné, že tento ekolog bude mít na mysli právě mykorhizu arbuskulární. A to z důvodu, že tento typ má hned několik typických vlastností, které převažují nad ostatními druhy mykorhizní symbiózy (Čepička a kol. 2007).

Arbuskulární mykorhizní symbióza (AM), je nejrozšířenějším typem mykorhizní symbiózy, jak uvádí Brundrett (1991). Je dokonce nejrozšířenějším typem symbiózy na zemi (Gryndler a kol. 2004; Čepička a kol. 2007). Z tohoto důvodu vyplývá, že jsou arbuskulární mykorhizy také nejintenzivněji studované a velké zastoupení našich poznatků o fyziologii či genetickém řazení mykorhizních vztahů je založeno na výsledcích studií AM (Čepička a kol. 2007).

Arbuskulární mykorhizní houby byly nalezeny v kořenech zhruba 83 % dvouděložných a 79 % jednoděložných terestrických rostlin (Trappe 1987; Kai a Zhiwei 2006). Je tedy jasné, že převládá u velmi mnoha druhů cévnatých rostlin (Nicolson 1967). Mimo výjimky má každá rostlinná čeleď několik zástupců spolupracujících v symbióze s arbuskulární mykorhizní houbou. Jako příklad čeledi, která v této symbióze nespolupracuje, můžeme uvést například *Dipterocarpaceae* (dvojkřídláčovitě) (Newman a Reddel 1987).

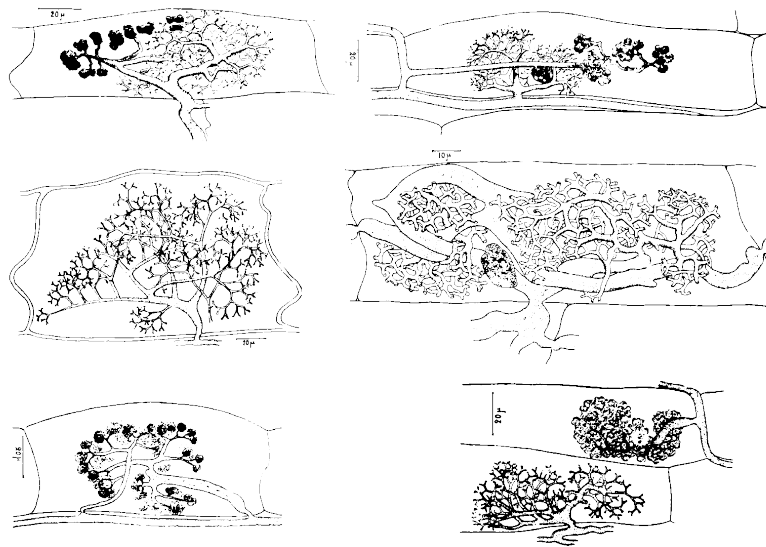
S velkým množstvím rostlinných druhů, které se účastní AM symbiozy kontrastuje velmi omezená škála jejich houbových symbiontů. Jde o nenápadné vláknité houby připadající pouze do jediné třídy *Glomeromycota*, přibližně 200 druhů (Čepička a kol. 2007). Třída hub účastnících se arbuskulární mykorhizní symbiózy se vyznačuje mezibuněčnými i vnitrobuněčnými vlákny houby (hyfy) a hlavně zvláštními rozmanitě větvenými vnitrobuněčnými útvary, které jsou nazývány arbuskuly (Gryndler a kol. 2004).

Arbuskulární mykorhizní symbióza je také označována nejvíce univerzálním (nejméně specializovaným, specifickým) typem této mykorhizní symbiózy. Je důležitá mimo jiných důvodů i proto, že ji nacházíme u velké škály kulturních rostlin. Arbuskulární mykorhizní houby je možno pozorovat skoro ve všech obdělávaných půdách (Gryndler a kol. 2004). Jako jeden z posledních faktorů, v kterých AM dominuje nad ostatními druhy, je fakt, že se jedná také o typ mykorhizní symbiózy vývojově nejstarší. V nedávné době byly totiž nalezeny fosilie hyf a spor arbuskulární houby v devonských sedimentech přibližně 460 milionů let starých (Čepička a kol. 2007).

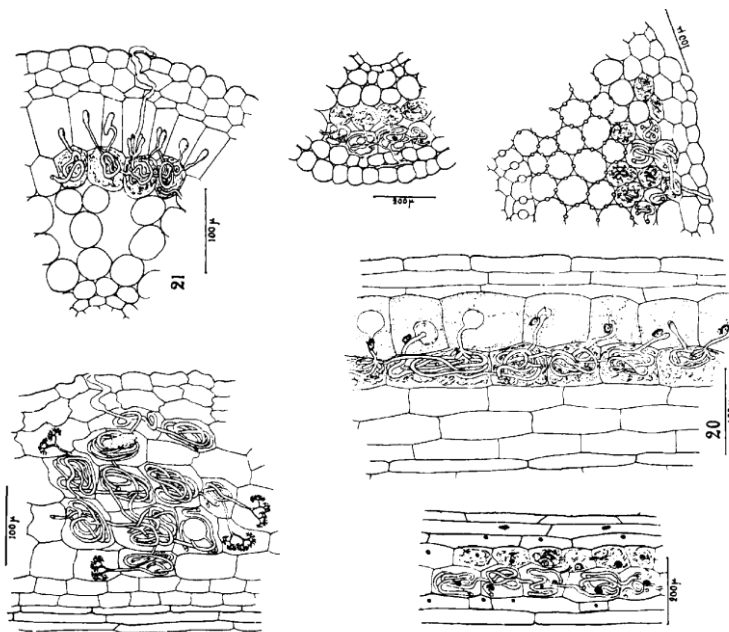
Významným mezníkem v poznání AM symbiózy se staly výzkumy vykonané v 50. letech 20. století, kdy byla arbuskulární mykorhizní houba poprvé izolována a kultivována Mosse (1953) v nádobové kultuře s hostitelskou rostlinou. Výskyt AM byl pozorován nejprve u kosatců (*Iris*) v roce 1842 (Koide a Mosse 2004).

Výše uvedené rozčlenění mykorhizních typů je, tak jako všechny člověkem vytvořené taxonomické systémy, systémem umělým. V rámci jednotlivých typů mykorhiz existují ještě jejich subtypy, lišící se nejen morfologií, ale zřejmě

i odlišným fungováním (Baláž 2012). Příklady takových subtypů najdeme i u AM, která vytváří dva morfologické typy *Arum* (obrázek č. 2) a *Paris* (Obrázek č. 3), které byly popsány roku 1905 (Smith a Read 1997). Typ *Arum* je charakterizován rychlým šířením houby v apoplastickém prostoru primární kořenové kůry hostitele. Typ *Paris* naopak zcela postrádá mezibuněčné hyfy a symbiotická houba se korovým pletivem šíří symplasticky, z buňky do buňky a tvoří mnoho vnitrobuněčných hyfových závitů s arbuskulami (Smith a Read 1997).



Obrázek č. 2: Originální vyobrazení *Arum* morfotypu arbuskulární mykorhizy (převzato z Baláž 2012)



Obrázek č. 3: Originální vyobrazení *Paris* morfotypu arbuskulární mykorhizy (převzato z Baláž 2012)

3.4 Mycelium

Mykorhizní symbióza může vzniknout pouze za určitých podmínek. Pro všechny typy mykorhizních symbióz tedy platí, že má-li být symbióza vůbec založena, je nutné, aby půda (nebo jiný substrát) obsahovala některé z druhů hub schopných mykorhizní symbiózy. Tyto houby mohou být obsaženy v půdě buď v určité formě klidových stadií (spor), nebo jako symbioticky rostoucí či vegetativní podhoubí (mycelium) (Gryndler a kol. 2004).

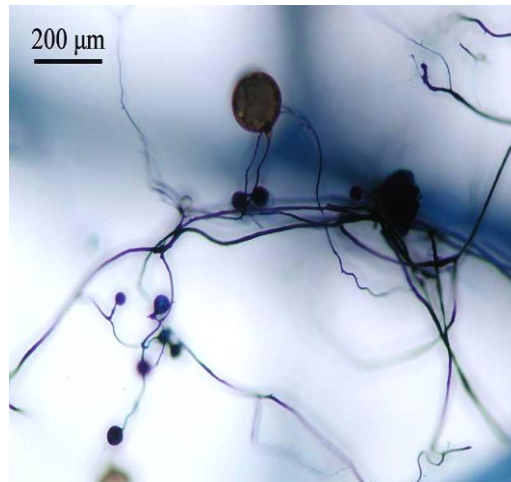
AM symbiózu, je možno prokázat chováním podhoubí zejména u arbuskulárních mykorhizních hub, kdy účinně rozvádí v půdě organicky vázaný uhlík, který byl hostitelskou rostlinou při fotosyntéze začleněn do organických látek a přemístěn do kořene (Gryndler 2004).

Mycelium také musí svoji výživu realizovat jen do té míry, aby svému hostiteli neublížilo a přílišným odčerpáváním energie nesnížilo jeho životaschopnost ve srovnání s dalšími rostlinami, v takovém případě by totiž o svého hostitele přišla. Toto půdní mycelium, je symbiotické nebo vegetativní, ovšem kolonizuje kořeny přímo (Gryndler a kol. 2004).

Růst mycelia AM hub pokračuje nejen uvnitř kořene, ale i mimo něj. Je nutno říci, že hyfy rostoucí v substrátu, mimo kořeny hostitelské rostliny vytváří mimokořenové mycelium (ERM), které je schopné získávat z půdy, nebo jiného substrátu, některé živiny a také zajišťovat pro rostlinu zásobu minerálních prvků, zejména fosforu a dusíku (Gryndler a kol. 2004). I pozitivní zpětná vazba pro houby je zapříčiněna kořenovým myceliem, tím tak houby od rostliny získávají výstupy fotosyntézy, hlavně cukry (Akiyama 2007). Toto ERM u AM hub je klíčovým prvkem právě u AM symbiózy a to v propojení kolonizovaných kořenů s půdní matricí (Dodd 1994).

Rostliny v komunitě jsou schopny komunikovat přes ERM (*Obrázek č. 4*), které je propojené kořeny ze stejných nebo různých druhů (Gryndler a kol. 2004). Johansen a Jensen (1996) naznačují, že role ERM v přenosu živin je důležitá zejména při přenosu živin od rozkládajících se kořenů ke kořenům živých rostlin.

Dokonce sdílení společné ERM sítě se zralými sousedními rostlinami může usnadnit vývoj rostliny podobně jako efekt mateřské rostliny (nurse plant effect) (Gryndler a kol. 2004). To je interakce rostlin s rozdílnými arbuskulární mykorhizními houbami indukce v kořenech nemykorhizních druhů způsobená blízkostí vysoce mykorhizních druhů (Ocampo 1980). Síť ERM je schopna hrát klíčovou roli při propojení nových sazenic s kořeny nebo mykorhizosférou sousední zralé rostliny (Evans a Miller 1990). Použití ERM sítě vyzářující z kořenů mateřské rostliny jako zdroje inokulace potvrzuje například Malcová a kol. (2001).



Obrázek č. 4:

Mimokořenové mycelium arbuskulární mykorhizní houby *Glomus mosseae*, barveno 0,05 % trypanovou modří v laktoglycerolu. Plně vyvinuté spory se trypanovou modří nebarví, na rozdíl od spor mladých, dosud plně nevyvinutých (převzato z Baláž 2012).

3.5 Vznik mykorhizy

Vznik arbuskulární mykorhizy je doprovázen obousměrnou signalizací. V dnešní době je lépe zmapována signalizace ze strany hostitelské rostliny a existence signálních molekul AM hub byla experimentálně prokázána (Bonfante a Requena 2011).

Při vzniku mykorhizy, vzniklé propojením symbiotické houby s hostitelskou rostlinou, se hluboce mění u obou partnerů nastavení exprese genů. Houba tvoří pro ni charakteristické struktury, jako jsou arbuskuly, vezikuly a ERM. Mycelium je tvořeno tlustými hyfami, vypouštějícími do buněk silně vidličnatě větvené útvary - arbuskuly (z lat. *arbuscula*, stromeček) (Gryndler a kol. 2004). Houba tedy lokalizuje a následně pomocí přísavkovitého útvaru na hyfě zvaného apresorium proniká kořeny hostitelských rostlin a kolonizuje je. V kořenové kůře se hyfy diferencují do hustě větvených struktur zvaných arbuskuly (Obrázek č. 5). Tyto útvary jsou považovány za hlavní místo pro výměnu živin mezi houbou a rostlinou (Akiyama 2007). Arbuskuly jsou také místa s velmi intenzivní výměnou informací mezi oběma partnery v symbióze (Gryndler a kol. 2004).

Arbuskula je orgán, který vzniká mnohočetným vidličnatým větvením hyfy symbiotické houby uvnitř buňky kořenové kůry hostitele. Je důležité, že při průniku hyfy houby dovnitř rostlinné buňky nedojde k perforaci cytoplazmatické membrány hostitelské buňky. Cytoplazma hostitele tak zůstává oddělena od okolního prostředí a cytoplazmatická membrána rostlinné buňky se před větvicí se a rostoucí hyfou dále vchlipuje. Vzniká tak rozeklaný váček, který tvoří vchlípená cytoplazmatická membrána buňky hostitele (Gryndler a kol. 2004).

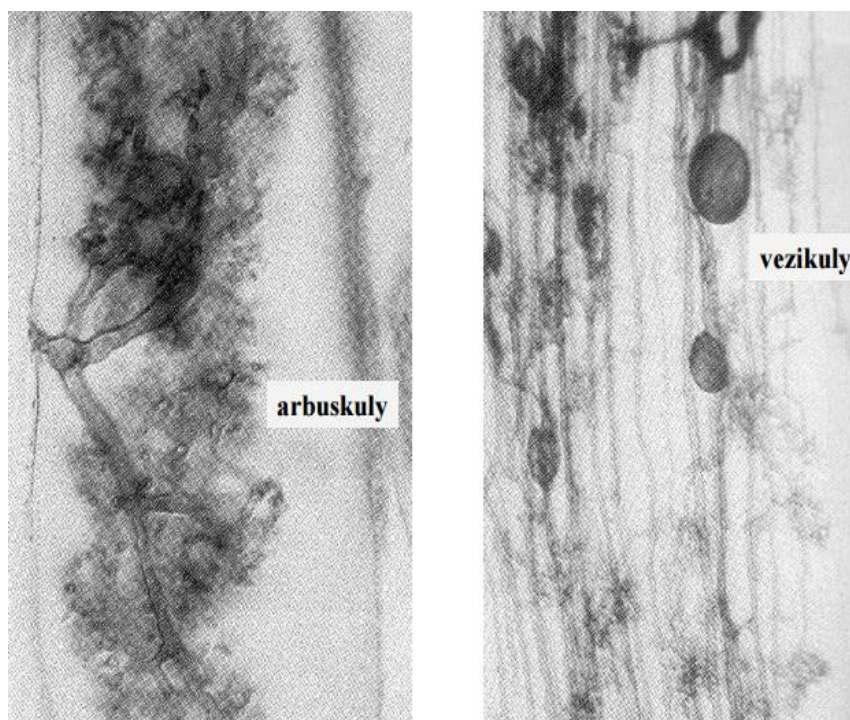
Vezikuly (z lat. *vesicula*, měchýřek) jsou kulovité i nepravidelné útvary vznikající rozšířením hyf kořenového mycelia, od něhož nebývají nijak odděleny (Obrázek č. 5). Jejich funkce není známa, ale předpokládá se, že slouží jako struktury zásobování

(Gryndler a kol. 2004). Některé AM houby vytvářejí vezikuly také mimo kořeny hostitele, tyto útvary se nazývají pomocné buňky a jejich funkce je s velkou pravděpodobností stejná jako funkce interních vezikulů (Akyiama 2007).

Zdá se, že velmi důležitou roli při signalizaci mezi oběma partnery v arbuskulární mykorhizní symbióze hrají flavonoidy, chemické látky, které jsou také významné při obranných reakcích kořene proti patogenům. V průběhu kolonizace kořene arbuskulární mykorhizní houbou jsou v místě, kde jsou přítomny struktury symbiotické houby, exprimovány geny kódující enzymy zúčastněné v biosyntéze flavonoidů (Harrison a Dixon 1994).

Reakce rostlin na přítomnost mykorhizní houby, která se snaží osídlit kořen, je řízena geneticky. Porucha v této regulaci může mít za následek znemožnění vzniku mykorhizní symbiózy. Po dokončení obrané reakce rostliny a vytvoření prvních arbuskul se houba začíná dále šířit v kořenové kůře svého hostitele, vytváří další mezibuněčné hyfy, další arbuskuly a následně i vezikuly (Gryndler a kol. 2004).

Pro růst houby je nutný stálý kontakt s hostitelskou rostlinou. Bez tohoto kontaktu vzniká u klíčících hyf nebo půdního mycelia zástava růstu. Bývá doprovázena retrakcí cytoplazmy z hyf zpět do spory nebo starší části mycelia (Giovannetti a kol. 2001). Při této reakci vznikají na myceliu konvexní přepážky (Gryndler a kol. 2004). Některé druhy AM hub jsou v průběhu růstu schopny tvořit hyfové spoje (anastomózy). Jejich funkce je v propojování jednotlivých větví cenocytického mycelia. Které se stává lépe schopným transportovat látky cytoplazmy (Giovannetti a kol. 2001).



Obrázek číslo 5: Arbuskuly a vezikuly, mykorhizní asociace *Globus versiforme* a kořene *Allium porum* (převzato z Čuříková Látr 2006).

3.6 Arbuskulární mykorhizní houby

Hlavním účastníkem děje nazvaného AM symbióza je tedy symbiotická houba (Gryndler a kol. 2004). Předpokládá se, že předkové těchto dnešních arbuskulárních mykorhizních hub (AMF) asistovali při přechodu rostlin z vodního prostředí na souš (Remy a kol. 1994). Sellose a Le Tacon (1998) uvádějí, že tento přechod nastal odhadem někdy před 430 miliony let. Avšak nejstarší paleontologické nálezy symbiózy rostlin, o kterých je možno s určitou spolehlivostí uvažovat (s podobnými útvary vezikulám a sporám), jsou poněkud mladší struktury. Byly nalezeny v geologických vrstvách devonského stáří (Pirozynski a Dalpé 1989). Půdní povrch mikrobiální komunity, které obsahují houby a řasy byl s velkou pravděpodobností prvním suchozemským spojením mezi houbami a fotosyntetickými organismy (Gehrig a kol. 1996).

Mykorhizní houby se nejvíce vyskytují při povrchu půdy. Tato skutečnost je dána hlavně tím, že půdní povrch bývá dlouhodobě dobře provzdušněn a také, že při povrchu půdy je vysoká hustota kořenů hostitelských rostlin (Gryndler a kol. 2004). Houby často také sporují v dutinách různých organických tělísek, například je možno uvést odumřelá semena (Rydlová a Vosátka 2000). AMF jsou zvláště důležité s ohledem na jejich široký výskyt a jejich důležitou roli v komunitách a ekosystémech (Brundrett 1991).

Hub schopných tvořit AM symbiózu existuje pouze omezený počet (Čepička a kol. 2007; Smith a Read 2008). AMF jsou také z mnoha hledisek velmi odlišné od ostatních hub. Jde o houby řazené do řádu *Glomales* (Schüßler 2002) o němž se také často předpokládá, že všichni jeho zástupci jsou arbuskulárními mykorhizními houbami (Gryndler a kol. 2004). Podle nejnovějších poznatků, zejména z oblasti molekulární biologie, došlo poměrně nedávno k úplnému vyčlenění hub řádu *Glomales* z oddělení *Zygomycota* a zařazení do samostatného oddělení *Glomeromycota* (Schüßler 2002).

Glomeromycota houby produkují poměrně velké (40-800 µm) spory s vrstvenými stěnami, které obsahují několik set až tisíc jader (Becard a Pfeffer 1993). Taxonomie (systematické členění) AMF je založena na morfologických a cytochemických vlastnostech spor a také na analýze genetické informace houby (Gryndler a kol. 2004). Základními rozlišovacími znaky pro zařazení do příslušné kategorie jsou přítomnost sept v hyfách mycelia, intracelulární kolonizace buněk primární kůry kořene, tvorba houbového pláště, Hartigovy sítě, taxonomické zařazení hostitelské rostliny a mykorhizní houby a možnost výskytu u hostitelských rostlin (Baláž 2012).

Identita druhů AMF byla dříve určována na základě odlišnosti spor v půdě. Mezi určující vlastnosti spor patřil jejich vývoj, barva, tvar, ornamentace a v neposlední řadě stavba jejich buněčné stěny (Dodd a Rosendahl 1996). Poměr spor v půdě, ale nemusí odpovídat poměru zastoupení druhů AMF v kořenech rostlin (Renker a kol. 2005).

U různých druhů AMF bylo zjištěno, že vykazují vysokou toleranci týkající se environmentálního stresu (Vosátka a Dodd 1998). Tolerance k nepříznivým půdní podmínkám se zdá být závislá na původu izolátu (Stahl a Christensen 1991). Konkurenční výhoda se vztahuje k předchozímu obsazení kořenového prostoru, ale má fyziologický základ, který by mohl zahrnovat nabídku sacharidů hostitele (Pearson a kol. 1993; Vierheilig 2004).

Houby jsou známé svojí produkcí řady různých látek s baktericidními účinky - antibiotik. Některé houbové druhy dokáží regulovat hustotu hlístic přítomných v půdě (Čepička a kol. 2007). Vlákná mykorhizních hub propojují vnitřní prostor kořene s půdním prostředím a vytvářejí heterogenní síť, která bývá někdy nazývána mycelální kontinuum (Gryndler 2004).

AMF, které se vyskytují na jedné lokalitě, se mohou lišit v jejich kořenové schopnosti kolonizace, vlivu na rostlinnou produkci a snášenlivosti s přítomnými rostlinnými druhy (Helgason a kol. 2002; Gryndler a kol. 2004). Houba nekolonizuje kořen chaoticky, ale omezuje se na některé jeho části. Jsou to pletiva, která označuje jako kořenovou pokožku, což je nejsvrchnější vrstva buněk na povrchu kořene a na primární kořenovou kůru, což je zpravidla několik dalších vrstev buněk pod kořenovou pokožkou (Gryndler a kol. 2004).

Větvení hyf AMF je mechanismus, který je doprovázen strigolaktony, ale jejich účinek je málo prozkoumán. Jejich souvislost s větvením AM hub je potvrzena experimenty (Gomez-Roldan a kol. 2008). V nejnovějších výzkumech bylo ukázáno, že větvení hyf nemusí být stimulováno jen látkami nazývanými se strigolaktony. Některé experimenty s mastnými kyselinami potvrdily jejich vliv na zvýšení větvení hyf u houby *Gigaspora gigantea* už při nízkých koncentracích (Nagahashi a Douds 2011). V přítomnosti těchto strigolaktonů pak hyfy vykazují vyšší větvení, pronikají do kortexu, kde vytváří útvary arbuskuly a vezikuly (Akiyama 2007).

Můžeme konstatovat, že z pohledu houby je vztah poměrně jasný. Prostřednictvím arbuskul, hyfových smotků nebo Hartigovy sítě proudí do mycelia organické látky vytvořené rostlinou při její fotosyntéze (asimiláty). Asimiláty poskytují heterotrofně žijící houbě zdroje energie a stavební látky potřebné pro její život. Tato skutečnost zapříčiňuje, že u mnoha mykorhizních hub není zastoupena velká většina enzymů pro rozklad odumřelé rostlinné hmoty (celulázy, polyfenolázy) a bez vlivu mykorhizy by se tyto houby neměli jak uživit (Čepička a kol. 2007).

Jak již bylo řečeno i houba z této zvláštní asociace něco získává, rostlina tak na oplátku, poskytuje sacharidy (Smith a Read 1997). Rostlina může houbě také dodávat organické látky a poskytuje jí v kořeni ochranu před pro ni nepříznivými změnami okolního prostředí (Sekera a kol. 2006).

Metabolické dráhy hub zvládají syntézu řady látek podobných rostlinným hormonům (látkám řídícím růst a vývoj rostliny), čímž mohou s hostitelskou rostlinou manipulovat. Mohou si například diktovat i to, kam bude rostlina ukládat své zásobní

látky nebo jako moc hustě větvený kořenový systém rostlina vytvoří a jak moc bude závislá na svém mykorhizním symbiontovi (Čepička a kol. 2007).

V půdě je možno nalézt mnoho druhů mykorhizních hub, tvoří tak společenstvo (Gryndler a kol. 2004). Složení tohoto společenstva AM hub je ovlivněno různými abiotickými vlivy, mezi které patří například pH půdy (Hayman a Tavares 1985), nebo také kontaminace půdy těžkými kovy (del Val a kol. 1999). Vědci usuzují, že v malé oblasti s homogenními podmínkami může druh rostliny být hlavním faktorem v ovlivnění tohoto společenstva (Sýkorová a kol. 2007).

Složení společenstva AMF na lokalitě je také možno změnit vlivem zvýšení dostupnosti živin (Egerton-Warburton a kol. 2007; Wang a kol. 2009). To, jak bude změna na druhové složení výrazná, záleží také na typu hnojiva (Wang a kol. 2009). Nejen, že zvýšená koncentrace dusíku a fosforu zapříčiňuje snížení intenzity AM inokulace u rostlin, ale i hojnost druhů AMF a diverzita společenstva je ovlivněna (Wang a kol. 2009, Renker a kol. 2005). Nicméně u půd s velmi nízkým obsahem fosforu tato koncentrace živin druhovou diverzitu AMF zvýšila (EgertonWarburton a kol. 2007).

3.7 Konkrétní vlivy arbuskulární mykorhizy na rostlinu

Smith a Read (1997) uvádějí, že růst a fotosyntéza hostitelských rostlin se často zlepšil díky lepší minerální výživě. Ovšem to jaký bude konkrétní vliv AM symbiózy na růst rostlin, je dán různými faktory okolního prostředí, zejména je to dostupnost živin, také rozličná schopnost jednotlivých druhů nebo izolátů AM hub přijímat z půdy živiny a dodávat je rostlině (Malcová a kol. 1999).

To, jaký užitek bude mít rostlina od své AM houby, je dáno rovnováhou mezi tím, kolik uhlíku si houba vezme od své rostliny a tím kolik rostlina dostane živin od houby nad rámec toho, co by sama přijala kořeny (Johnson a kol. 1997).

Obecně platí, že růstová odezva jednotlivých rostlin na mykorhizu je menší při vyšší hustotě rostlin (Facelli a kol. 1999). Fyziologie AM rostlin je náchylná k významným změnám v důsledku jiných přímých reakcí rostlinného metabolismu, jako jsou hormonální zůstatky (Smith a Read 1997).

Mykorhizní houby jsou schopné z prostředí čerpat těžké kovy, čímž pomáhají chránit své rostliny před škodlivými účinky těchto látek. S tímto jevem se můžeme potkat například na důlních haldách, které obsahují toxické koncentrace těžkých kovů. Příkladem může být *Pisolithus arrhisus* (měcháč písečný), houba poskytující ochranu borovici (*Pinus*), rostoucí na těchto toxickými kovy zamořených místech. Růst borovice je možný jen díky přítomnosti mykorhizní houby (Čepička a kol. 2007).

Podle dostupné literatury lze říci že, mykorhiza zvyšuje absorpci minerálních živin a tak stimuluje rostlinný růst (Gryndler a kol. 2004). Vědci se obecně shodnou na tom, že rostlina je od houby obohacena zejména v usnadnění přístupu k fosforu (Khasa a kol. 2002; Gryndler a kol. 2004; Čepička a kol. 2007). Van Der Heijden

a kol. (2008) uvádějí, že v přirozených ekosystémech rostliny obdrží od AMF dokonce až 90 % fosforu. Proto je příjem fosforu u mykorrhizních rostlin několikrát vyšší než u rostlin bez mykorrhizy (Čepička a kol. 2007). Huynh a kol. (2009) uvádí, že více jak 92 % suchozemských rostlin uplatňuje mykorrhizní symbiózu pro přísun uhlíku nebo fosforu. Důvodem je jeho velmi nízká pohyblivost v původním prostředí. Místo toho, aby volně protékal půdou, navazuje se například na částice jílovitého charakteru. Není to jen příjem fosforu, ale i příjem anorganických látek, který je v přítomnosti mykorrhizních hub jednodušší (Čepička a kol. 2007).

Dále má AM houba vliv na ochranu rostliny před patogeny (Čepička a kol. 2007) a tak pomáhá chránit kořeny proti napadení různými chorobami (Gryndler a kol. 2004). Jsou to zejména paraziti a patogeny jako bakterie, houby a hlístice. To jak mykorrhizní houby působí na rostlinu, je spojeno se zvýšeným přísunem živin. Mykorrhizní houby totiž posilují životaschopnost rostlin, a tím jim pomáhají překonat oslabení způsobená patogeny. Ochrana proti patogenům však může být dána hlavně méně větveným kořenovým systémem. To proto, že menší množství postraních kořenů představuje pro patogeny menší množství vstupů do hostitelské rostliny (Čepička a kol. 2007).

Houba může upravovat u rostliny vodní režim (Augé 2001). Rostlina tak například může přečkat období sucha (Gryndler a kol. 2004). Je možno říci, že AM tak zvyšuje odolnost rostlin k suchu (Allen a Allen 1986). Ovšem složitá otázka je, do jaké míry může mykorrhizní houba usnadnit čerpání vody. Můžeme uvažovat o dvou způsobech, jakými může houba ovlivnit zisk vody. První způsob je transport vody houbovým myceliem. Další způsobem je děj kdy hyfy ovlivňují prorůstáním půdního substrát, mění tak jeho strukturu (Čepička a kol. 2007). Mykorrhizní houby tak zvyšují pohyblivost vody v systému půda/rostlina, což se může projevit právě v rychlejším odčerpávání půdní vody (Ebel a kol. 1996).

Houby jsou schopny urychlovat rozklad půdní organické hmoty a někdy i usnadňovat rostlinám příjem dusíku, který se při jejím rozkladu uvolnil (Martins a Cruz 1998; Hodge 2003). Schopnost podpory růstu rostlin se může výrazně lišit mezi izoláty jednotlivých druhů AMF (Munkvold a kol. 2004).

V neposlední řadě je důležité říci, že mykorrhizní symbióza může stimulovat růst rostlin na živiny chudých a znečištěných míst a snižuje stres způsobený například nízkou kapacitou vodního zadržování, nepříznivou strukturou půdy, nízkým pH, vysokým obsahem soli, těžkými kovy (Sylvia a Williams 1992). Dokonce i rostlina *Calamagrostis epigejos*, na kterou kladu ve své práci důraz, je předmětem studií ve spojitosti s arbuskulární mykorrhizní symbiózou u půd narušených tímto stresem (Malcová a kol. 2001).

AMF také podporuje omezování poškození rostlin při přesazování, kořenění *in vitro* rostlinných kultur a řízků, usnadňuje prezimování rostlin, odlehčuje nekompatibilitu genotypu s okolním prostředím (Gryndler a kol. 2004). Dokonce i do složení hmyzu žijícího na rostlině může přítomnost houby zasáhnout, to jak houba rostlinu ovlivňuje je dáno změnami v „chutnosti“ (Gange a West 1994).

Na druhou stranu neplní-li arbuskulární mykorhizní symbióza kladné efekty, v živinově bohaté půdě rostlinu vyčerpává. V experimentech zásahem hnojení došlo ke snížení hustoty a diverzity AM spor v půdě a také ke snížení kolonizace kořenů AM hub (Wang a kol. 2009). Mezidruhové interakce mezi AM houbami mohou vyústit v negativní vliv na zpětnou vazbu růstu rostlin (Edathil a kol. 1996). V některých experimentech bylo ovlivněno snížení zastoupení arbuskul nebo vesikul v kořenech rostlin (Šmilauer a Šmilauerová 2000; Titus a Lepš 2000). V jiném experimentu přidání dusíkatého hnojiva buď nemělo vliv na intenzitu arbuskulární mykorhizní inokulace, nebo se intenzita arbuskulární mykorhizní symbiózy po tomto zásahu dále zvýšila (Johnson a kol. 2003).

Sít houbových vláken může spojovat více jak jednoho jedince a to i případajícího do různých druhů rostlin. Dokonce, za pomoci hyf, jsou schopni tyto jedinci mezi sebou vzájemně vyměňovat rozdílné anorganické (dusík, fosfor, voda) i organické látky (asimiláty). Ovšem naše poznatky o tom jak často se toto propojení vyskytuje a jak je silné, nejsou zatím dostatečné. Avšak už teď je jasné, že může být velmi významné v roli u ekologie rostlinných společenstev (Čepička a kol. 2007).

Vzhledem k tomu, že interakce mezi AMF druhy a rostlinnými druhy jsou bohaté v jejich variacích a intenzitě, AMF mohou hrát důležitou roli v rostlinné koexistenci a mít vliv i na strukturu rostlinného společenstva (Püschel a kol. 2007a). Grime a kol. (1987) ukázali, že floristická rozmanitost byla vyšší v přítomnosti AMF inokula. A nejen přítomnost nebo absence inokula, ale i rozmanitost a identita AMF byly determinanty rostlinné rozmanitosti a produkce biomasy. Bylo také zjištěno, že různé rostlinné druhy reagovaly jinak na jiné AMF, tedy i změny v AMF složení způsobily změny v struktuře a složení dokonce i v rostlinném společenstvu. Se zvyšující AMF různorodostí se zvýšila rostlinná rozmanitost a produkce biomasy (Püschel a kol. 2007a).

AMF tedy mohou ovlivnit druhové složení rostlinného společenstva (Scheublin a kol. 2007). Urcelay a Diaz (2003) uvádějí, že vliv AMF na diverzitu rostlinného společenstva závisí na stupni mykorhizní závislosti u nedominantních druhů rostlin. Collinse a Fostera (2009) v pokusu dokazují, že nezáleží jenom na mykorhizní závislosti těchto nedominantních rostlin, ale i na dostupnosti živin, hlavně na dostupnosti fosforu. Grime a kol. (1987) poukazuje, na to že tato přeprava mezi kořeny dominantními a podřízenými druhy v rostlinném společenstvu přes ERM působí jako mechanismus určující strukturu rostlinného společenstva. Vliv AM hub na růst rostlin je závislý na genotypu hostitelské rostliny (Kliromonos 2003) a přínos různých druhů hub se může lišit dokonce pro stejný hostitelský genotyp (Cavagnaro a kol. 2005). Z toho důvodu výsledek kompetice uvnitř rostlinného společenstva závisí také na identitě druhů AMF (Scheublin a kol. 2007).

AM symbióza je tedy nezbytná pro funkci rostlinného ekosystému, protože velká většina rostlinných druhů je na ní závislá na základě minerálního příjmu živin. Tento proces je úspěšný díky rozsáhlému mimokořenovému myceliu houbových symbiontů (Merryweather a Fitter 1998).

Eissenstat a Newman (1990) se zaměřili na vnitrodruhovou konkurenci, kde žádný vliv AM symbiózy na vnitrodruhové interakce sazenic a předem stanovených rostlin nebyl nalezen. V kontrastu s tímto zjištěním, Moora a Zobel (1996) pozorovali, že vliv AMF na vnitrodruhovou konkurenci se lišil ve vztahu k věku rostliny. Když byly podobně staré rostliny pěstovány společně, AMF neovlivnily jejich konkurenci. Váha výhonků byla snížena ve chvíli, kdy byly sazenice osázeny velkými sousedy a naočkovány AMF. Autoři došli k závěru, že AM symbióza by mohla zesílit vnitrodruhovou konkurenci díky přítomnosti starších jedinců rostlin. Ovšem o vnitrodruhové konkurenci máme pouze mizivé údaje.

3.8 Ekologie a eroze

Co se ekologických aspektů hub týče, rozšíření mykorhizních hub je podrobena vlivu člověka zejména proto, že se je člověk pokouší využít ve svůj prospěch (Gryndler 2004). Protože některé vlastnosti mykorhizní symbiózy, která působením mykorhizních hub v ekosystému vznikne, vedou ke zlepšení růstu rostlin (Gryndler a kol. 2004), ke zlepšení jejich zdravotního stavu i odolnosti ke škůdcům a konečně i ke zvýšení odolnosti k různým formám stresu vyvolaného prostředím (Sylvia a Williams 1992; Gryndler 2004; Gryndler a kol. 2004). Mykorhizní houby jsou tak do různých kultur introdukovány (Gryndler 2004).

Umělá introdukce mykorhizních hub do prostředí, však může být z ekologického hlediska závažným jevem. Součástí je ničím nekontrolovaná a neomezovaná distribuce různých očkovacích přípravků, které mykorhizní houby obsahují. Také introdukce sazenic jejich hostitelských rostlin do nových prostředí, kdy jsou s rostlinami přemísťovány nepozorovaně i jejich symbiotické houby. Zatím se tak děje, až na výjimky bez závažnějších negativních důsledků, nebo nám tyto důsledky nejsou známy (Gryndler 2004).

Síť houbového ERM může také vykazovat významnou funkci také při stabilizaci půdy a kontrole eroze, jak naznačují Miller a Jastrowa (1992). Bylo prokázáno, že ERM AMF zvyšuje vznik půdních makroagregátů a tím zabraňuje vodní a větrné erozi půdy (Miller a Lodge 1997). Půdní agregace je složitý proces, který je do značné míry závislý také na aktivitě půdních mikroorganismů (Wright a Upadhyaya 1998).

Z Ekologického hlediska jsou důležité látky vylučované do půdy myceliem mykorhizních hub arbuskulárního typu glykoprotein a glomalin (Wright a Upadhyaya 1996). Glomalin pravděpodobně ovlivňuje půdní částičky (Wright a kol. 1996; Wright a kol. 1998). Glomalin produkovaný v hojném množství přes ERM AMF (Wright a kol. 1998) hraje hlavní roli ve stabilizaci půdní agregace a působí jako stabilizační činitel (Wright a Upadhyaya 1998). AM houby tak hrají důležitou roli v agroekosystémech, včetně zapojení ERM při poskytování agregace půd (Rillig a kol. 2004).

4 Travní druhy

4.1 Charakteristika *Calamagrostis epigejos*

Rostlina, které věnuji ve své práci značný prostor v souvislosti s AM, se jmenuje *Calamagrostis epigejos* (třtina křovištní), proto zde uvádím alespoň základní charakteristiku této rostliny.

Je to trsnatá rostlina s plazivými oddenky, které jsou silné, s dlouhými tenkými výběžky. Stébla jsou ztuha přímá, 60-150 cm, silná, s 2-4 kolénky, pod latou je silně drsná. Lata je přímá, laločnatá, větévky až 10 cm, tuhé, štětinaté drsné, klásky 4-10 mm, krátce stopkaté, klubkatě nahloučené, stříbřitě šedé až hnědě nachové, plevy stejné. Roste na půdách vlhkých i suchých, hubených i živných, humózních i písčitých. Na N-Ph je velmi hojná. Velmi variabilní, nápadné odrůdy s řídkou latou a téměř hladkým stéblem (Dostál 1989).

Calamagrostis epigejos (*C. epigejos*) je vytrvalá tráva (*Poaceae*). Přirozená je pro Euro-asijské zeměpisné oblasti. Nedávno bylo prokázáno, že napadá také Severní Ameriku. Distribuce *C. epigejos* v Evropě byla omezena před několika desítkami let většinou na lesní paseky, říční nivy a pobřežní duny. Během posledních desetiletí se rozšířila do stanovišť s mimořádně širokou škálou abiotických podmínek. Jedná se o konkurenčně silný druh, který je schopen ovládat kolonizovaná místa. Jeho dominance je často korelována s negativními změnami struktury a druhovým složením původní vegetace. *C. epigejos* tvoří až 150 cm vysoké výhonky a silné podzemní oddenky, které se mohou šířit až do několika metrů v jednom směru (Březina a kol. 2006). Grime a kol. (1987) uvádějí, že s přibývajícím pokryvností *C. epigejos* se nerovnoměrně snižuje jak počet druhů, tak index diverzity. Je klasifikována jako nebezpečný původní druh (Endresz a kol. 2013).

4.2 Mykorhiza a travní druhy

Arbuskulární mykorhiza, je značně rozšířena a vzhledem k jejímu potenciálu pro šlechtění rostlin je studována z různých perspektiv. Všechny půdy obsahují buď spory AMF, nebo je jimi mykorhiza formována (Ammani a kol. 1994). Nicméně, příspěvek přirozeně se vyskytující AM k výživě zemědělských rostlin není jasně znám (Abbott a Robson 1982). Většina AMF může tvořit arbuskulární mykorhizu s dřevinami a bylinami, včetně trav (Ammani a kol. 1994). Arbuskulární mykorhizní houby je možno pozorovat skoro ve všech obdělávaných půdách (Gryndler a kol. 2004). AM houby jsou tedy rozšířené i v travních porostech (Ammani a kol. 1994).

Obecně platí, že mykorhizní závislost většiny travních druhů vyplývající z rozsáhlého vláknitého kořenového systému je nízká (Hetrick a kol. 1989; Malcová a kol. 2001). Například většina travních druhů použitých u pokusu Rydlová a Vosátka (2001), mezi které bylo zahrnuto *C. epigejos*, v experimentálních podmínkách nevykazovala vysokou závislost na AMF.

Je možno říci, že trávy jsou méně mykorhizní, jak zjistil Hetrick a kol. (1989). Ammani a kol. (1994), Rydlová a Vosátka (2001) naznačují, že trávy s četnými kořenovými vlasy a vysokou schopností absorpce živin jsou méně závislé na AMF ve srovnání rostlinami s hrubými kořeny. Podobná pozorování byla nalezena u třech druhů *Pennisetum* (vyšší klasifikace: lipnicovité) (Ammani a kol. 1994). Nízké hladiny mykorhizy pro trávy podporují také Sparling a Tinker (1978) a uvádějí, že u trav s jemnými kořeny mykorhizní symbióza nemá velký význam, pokud tyto rostliny rostou v půdách s deficitem živin. U některých druhů trav bylo zjištěno, že jsou vysoce mykorhizní na degradovaných půdách (Read a kol. 1976).

Výskyt AMF byl nalezen u dvou členů *Cyperaceae* (šáchorovité) (Ammani a kol. 1994). Nicméně, houbová kolonizace byla atypická kvůli nepřítomnosti arbuskul. Ke kolonizaci došlo u těchto druhů jen za přítomnosti silně mykorhizní hostitelské rostliny (Ammani a kol. 1994). Efekt mateřské rostliny jak jej pojmenoval Ocampo (1980). Nalezená absence arbuskul a nízká míra kolonizace naznačují, že tyto AM sružení jsou nefunkční. I přes vyšší úroveň inokulace, byl počet spor přítomných v rhizosféře u trav velmi nízký. Například *Echinochloa colonum* (vyšší klasifikace: lipnicovité) s 80 procenty kořenové kolonizace měla pouze 68 výtrusů na 100 g půdy. Mykorhizní inokulace s nízkým počtem spor u různých stanovišť byla nalezena již dříve v několika experimentech (Ammani a kol. 1994). Sparling a Tinker (1975) naznačují, že mykorhizní endofyty v porostu jsou špatně sporující formy a nové kořeny jsou pravděpodobně napadány z již existujícího mykorhizní mycelia.

Druhy trav (*Aristida hystrix*, *Brachiaria ramosa*, *Chloris barbata*, *Chloris montana*, *Chrysopogon fulvus*, *Chrysopogon aciculatus*, *Cyperus compressus*, *Cyperus triceps*, *Cyanodon dactylon*, *Cymbopogon coloratus*, *Dactyloctenium aegyptium*, *Digitaria adscendens*, *Dinebra retroflexa*, *Echinochloa colonum*, *echinochloa colonum*, *Echinochloa crushgalli*, *Eragrostis viscosa*, *Eragrostis Plumosa*, *Panicum psilopodium*, *Setaria glauca*, *Urochloa panicoides*) zahrnuté do průzkumu Ammani a kol. (1994) byly mykorhizní a skoro všechny druhy byly silně kolonizovány, kdy test ukazuje 50 až 80 procent inokulace. Ovšem byly nalezeny rozdíly mezi jednotlivými druhy stejného rodu a to v procentech jejich inokulovaných kořenů.

Endresz a kol. (2013) shromáždili vzorky kořenů z druhů trav *C. epigejos*, *Chrysopogon Gryllos* (zlatovous jižní), *Cynodon dactylon* (troskut prsnatý), *Bromus inermis* (sveřep bezradný), *Festuca vaginata* (kostřava ametystová) a *Stipa borysthenica* (kavyl písečný).

Endresz a kol. (2013) u prvního testu zjistili téměř 100 % frekvence AMF kolonizovaných kořenů pro *C. epigejos*. Intenzita AMF inokulace byla mezi 31 a 91 %, a ukázala podstatné rozdíly s dvěma invazními druhy (*Cynodon dactylon* a *C. epigejos*) dosahují pouze polovinu až dvě třetiny hodnoty některých neinvazních druhů (například *Chrysopogon Gryllos* a *Bromus inermis*). Výskyt váčku byl výrazně nižší (3 - 23 %) a invazní druhy vždy dosahovali nižší hodnoty, než buď neinvazní, nebo rezidentní dominantní druh (33 - 68 %).

Endresz a kol. (2013) v prvním testu také zjistili, že AMF stupeň kolonizace kořenů dvou invazních trav byla soustavně nižší než u neinvazních. To potvrzuje hypotézu Pringle a kol. (2009), a to, že invazní rostliny jsou pravděpodobně nemykorhizními nebo fakultativní symbionty.

Endresz a kol. (2013) zjistili pozoruhodně nízkou ($\leq 10\%$) četnost arbuskul nalezených u invazních trav. Nicméně, téměř 100 % frekvence AMF kolonizovaných kořenů ukazuje, že i invazní travní druhy jsou schopny vytvořit AMF asociace v jejich nových stanovištích (Endresz a kol. 2013). Možná kvůli nízké hostitelské specifitě AMF (viz kapitola 4.3) (Ammani a kol. 1994). Velmi nízká intenzita stupně kolonizace může znamenat, že výměna živin mezi cizí trávou a rezidentní AMF komunitou není podstatná (Endresz a kol. 2013).

Ve srovnání s neinvazními druhy trav, byla zjištěna nemykorhizní závislost v jižní africké savaně u invazivní *Cenchrus biflorus* (Endresz a kol. 2013). V dřívějším průzkumu komunit v Maďarsku Kovács a Szigetvári (2002) zjistili u neinvazních travin (například u *Festuca vaginata*, *Stipa capillata*) intenzivní AMF sdružení, ale žádnou nebo velmi slabou mykorhizní symbiózu pro invazní nebo exotické trávy (například *Cenchrus incertus*, *Tragus racemosus*), s výjimkou *Cynodon dactylon*, která měla více intenzivní AMF inokulaci.

Invazní rostliny mohou mít prospěch ze vztahů jako je AM symbióza, AMF asociace byly nalezeny méně často společně s invazními druhy, než s neinvazními (Endresz a kol. 2013).

Bez ohledu na toto zjištění byly také hlášeny případy, kdy invazní druh měl intenzivnější AMF inokulaci než je tomu u rezidentních společenství a existuje několik invazních rostlin silně kolonizovaných AMF v jejich nových stanovištích jako například *Ambrosia artemisiifolia* (ambrozie peřenolistá) (Endresz a kol. 2013).

Studie Endresz a kol. (2013) tedy prokázala vyšší stupeň AMF kolonizace pro neinvazní druhy trav, než u invazních druhů. AMF kolonizace invazní *C. epigejos* a *Cynodon dactylon* byla soustavně nižší než u *Chrysopogon gryllos* a *Bromus inerm.*

Také studie Caporale a kol. (2014) je zaměřena na AM u travního druhu. Poskytuje užitečné informace o možném využití vetiver trávy (*Chrysopogon zizanioides*) pro úspěšné fytoremediace arsenem (As) znečištěného prostředí vody a půdy ve spojitosti s AM. Vliv AMF očkování totiž výrazně posílil růst těchto rostlin, a to především tím, že stimuloval rozvoj jejich kořenového systému. Z této studie je možno také vyvodit závěr který ukazuje na to, že používání naočkované vetiver trávy s AMF u fytoremediačních technologií by bylo vhodnější pro dekontaminaci arsenem kontaminované vody ve srovnání s půdou.

4.3 Specifita arbuskulárních mykorhizních hub

U AM symbiůzy dosud nebyl nalezen pŕipad druhove specificity, obecne se pŕedpoklada, e druhova specificita u AM symbiůzy neexistuje. Jednotlive druhy AMF mohou vytvaret funkcni symbiůzu prakticky se vsemi druhy hostitelskych rostlin (Balaz 2012).

Vsechny vzorky trav, ktere pouzil Ammani a kol. (1994), mely vice nez jednu AMF. Pokus dokazuje, e AM houby nejsou specificke a ty houby vyskytujci se na jednom travnim druhu mohou kolonizovat i ostatni druhy. Autoŕi take uvadeji, e 14 AMF hub tvoŕilo asociace s použitymi travnimi druhy. Vysledky jasne ukazuji, e AMF kolonizovaly koŕeny vsesh druhu trav, ktere tvoŕi vicenasobne mykorhiznich asociace.

Jisty stupen ekologicke specificity je, ale pro AM pŕece jen prokazan. Za urcitych ekologickych podminek mohou ruzne druhy hostitelskych rostlin byt pŕednostne kolonizovany ruznymi druhy hub (Balaz 2012).

Ammani a kol. (1994) identifikovali kvalitativni aspekty pŕuzkumu plodnic *Glomus microcarpus*, *Stilbella clavispora*, *Sclerocystis rubiformis*, *Glomus fasciculatum*, *Glomus macrocarpum* a dalsich dvou druhu *glomus*. Spory *Glomus mosseae*, *Glomus macrocarpum*, *Glomus fasciculatum*, *Glomus geosporum*, *Glomus constrictum*, *Glomus aggregatum*, *Glomus microaggregatum* a *Glomus microcarpum* byly v rhizosfere v pomerne hojnem poctu, zatimco spory *Acaulospora spp*, *Gigaspora spp* a *Scutellospora pellucida* byly relativne v mensim poctu. Ze vsesh AMF byla *Glomus fasciculatum* bezne spojena se vsemi travnimi druhy, ktere byly pouity. Hojnost spor *Glomus fasciculatum* a schopnost zlepsit hostitelsky pŕijem ivin, kterou nalezl Ammani a kol. (1994) take potvrzuje ekologicky vyznam AM symbiontu.

5 *Calamagrostis epigejos* a arbuskulrni mykorhiza

5.1 Rostlinna invaze

Ve velke vetsine aspektu jsou invadujci cizorode a puvodni druhy rostlin funkcne nerozlisitelne. Pŕesto mivaji cizorode druhy nekolik spolecnych znaku. Byvaji spie klonalni, polykarpicke trvalky se vzpŕimenym, olistenym stonkem. Ekologicke atributy uspesnych cizorodych invaznich druhu jsou silne zavisle na vlastnostech biotopu (Thompson a kol. 1995).

Obecnou podminkou uspesne invaze je vyssi kompeticni schopnost cizorodeho druhu v danem pŕostŕedi ve srovnani s druhy puvodnimi. Mezi konkretni vlastnosti, ktere se u uspesnych invaznich druhu objevuji, patŕi vysoka rychlost rustu, siroky rozsah ekologicke valence, vysoky reprodukcni potencial a produkce biomasy (Pysek 2001).

V posledni dobe se pozornost obratila k pudni biote jako moznemu mediatoru rostlinne (plant-plant) interakce u rostlinne invaze (Klironomos 2002). AMF, jsou

zvláště důležité v tomto ohledu vzhledem k jejich širokému výskytu a roli v komunitách a ekosystémech (Brundrett 1991). Většina bylinných druhů má AMF symbionty a jak již bylo řečeno i invazní druhy jsou spojeny s AMF (Endresz a kol. 2013).

Invazní rostliny mohou měnit složení půdního mikrobiálního společenstva (Klironomos 2002). Endresz a kol. (2013) uvádějí, že rychlý vývoj rostlin snížil jejich závislost na AMF symbiontech během invaze.

Rostlina také může zúžit rozmanitost AMF partnerů pro rezidentní společenství. Nebylo nalezeno sezónní kolísání AMF struktur v lesní půdě. Šíření invazních druhů je jedním z nejzávažnějších hrozeb pro travní porosty v dnešní době (Endresz a kol. 2013). Údaje o AMF a sdružení rostlin v této vegetaci se začaly objevovat v posledním desetiletí například u Kováč a Bagi (2001). Nedávný výzkum ukazuje, že mikrobiální komunity, zejména AMF, mohou ovlivnit rostlinnou invazi (Endresz a kol. 2013).

Endresz a kol. (2013) zkoumali, zda kořeny rezidentských původních druhů vykazují odlišnou míru AMF kolonizace v lokalitách infikovaných invazními druhy oproti stanovištím bez invazní rostliny. Porovnali mykorhizní kolonizaci dvou původních druhů trav bez přítomnosti invazních druhů a za přítomnosti *C. epigejos*.

Několik studií prokázalo, že je možné zvýšit úspěch AMF invaze rostlinných druhů a výsledky podporují hypotézu, že invazní druhy mohou snížit mykorhizní stupeň kolonizace neinvazních druhů. Rozsah mykorhizní stupně kolonizace pro druhy rezidentní trav byla největší na svém rodném místě. Je třeba provést další experimenty a pochopit, zda se jedná o přímý účinek invazních druhů (Endresz a kol. 2013).

Studie Endresz a kol. (2013) prokázala, že neinvazní travní druhy vykazovaly nižší stupeň AMF kolonizace, pokud byly pěstovány v travním porostu nakaženém invazním *C. epigejos*. Tyto výsledky jasně poukazují na zapojení AMF půdního společenství v procesu rostlinné invaze.

Autoři také uvádí snížení mykorhizní kolonizace *Chrysopogon gryllos* (zlatovous jižní) a *Bromus inerm* (sveřep bezbranný) v blízkosti *C. epigejos* (Endresz a kol. 2013). Je možné, že na mykorhize méně závislé plevelné druhy, přidělují méně ze svých prostředků na udržení mykorhizní houby. Proto dominance invazních druhů rostlin může mít negativní vliv na rezidentní komunitu AMF. Je třeba provést další experimenty a pochopit, zda se jedná o přímý účinek invazních druhů (Endresz a kol. 2013), nebo zavedené rostliny nepřímo snížily celkovou mykorhizní hustotu, jak uvádějí Vogelsang a Bever (2009) a nebo se změnili AMF v komunitě studie (Endresz a kol. 2013).

5.2 Abuskulární mykorhizní houby a *Calamagrostis epigejos*

Různé AMF druhy mohou mít i různý stupeň kolonizace (Sánchez-Castro a kol. 2012). AM parametry se mohou lišit v závislosti na hostitelském druhu rostliny (Püschel a kol. 2007a). Otázkou zůstává, jaká bude reakce *C. epigejos* na očkování s jednotlivými AMF symbionty a zda mohou koexistovat v jednom kořenovém systému. Například některé zprávy obsahují důkazy o snížení obsahu těžkých kovů v inokulované rostlině (Malcová a kol. 2001), jiné ukazují na vyšší obsah těžkých kovů v rostlinách inokulovaných s AMF (Killham a Firestone 1983).

Püschel a kol. (2007a) zjistili, že celková produkce biomasy produkovaná u *C. epigejos* byla obecně vyšší u naočkovaných rostlin. Očkování s *Glomus claroideum* a se smíšeným inokulem se zdálo být účinnější než naočkování *Glomus mosseae*. Komunita produkovala nejrozsáhlejší kořenový systém za přítomnosti smíšeného inokula. Naopak, očkování s *Glomus mosseae* mělo za následek méně vyvinutý kořenový systém. Různé AMF měly jiný vliv na příspěvek jednotlivých druhů rostlin do celkové produkce biomasy komunitou.

Nejlepší růstová odezva byla pozorována u léčby naočkovaním s *Glomus intraradices*, *Glomus claroideum* a také se smíšeným inokulem. Nicméně, příspěvek k celkové produkci biomasy byl významně nižší se smíšeným inokulem ve srovnání s *Glomus intraradices*. Suchá kořenová biomasa byla naopak vyšší u smíšeného inokula. I když výhonky a kořenová biomasa vyrobená *C. epigejos* u nenačkované léčby nebyla významně odlišná při léčbě naočkované *Glomus mosseae*, tato léčba byla nejnižší ze všech příspěvků celkové produkce biomasy (Püschel a kol. 2007a).

Hodnoty počtu vyrobených odnoží *Glomus intraradices* se nelišil od *Glomus claroideum* a od smíšené léčby. Výrazně méně odnoží bylo vyrobeno ve sdružení s *Glomus mosseae*, podobně jako u nenačkované léčby (Püschel a kol. 2007a).

Významné interakce byly mezi rostlinnými druhy a léčbou naočkovaním ve všech sledovaných parametrech. Bylo zjištěno, že se odlišné AMF izoláty lišily v jejich vývoji v kořenech různých modelových rostlin, kdy očkování *C. epigejos* s *Glomus intraradices* mělo za následek nejvyšší hodnoty všech parametrů mykorhizy, které studovali Püschel a kol. (2007a).

Další dvě ošetření AMF měli vysokou frekvenci mykorhizy, arbuskulární hojnosti a intenzita kolonizace byla signifikantně nižší. Smíšené inokulum bylo, pro *C. epigejos*, nejméně úspěšnou léčbou se zřetelem na intenzitu kolonizace. Na konci pokusu byly nalezeny nejvyšší hodnoty délky ERM u léčby naočkovaním *Glomus claroideum* (přibližně 1200 mm / g půdy). U jiných mykorhizních ošetření, byla délka ERM významně nižší (nejnižším v *Glomus intraradices*, 770 mm / g půdy) (Püschel a kol. 2007a).

C. epigejos bylo méně specifické v preferencích symbiotických AMF, mělo stejnou růstovou odpověď na očkování s *Glomus claroideum* a *Glomus intraradices*. Počet výhonků *C. epigejos* navazoval na výsledky produkce biomasy. Tento parametr

může, samozřejmě, být velmi významným faktorem ovlivňujícím strukturu rostlinné komunity (Püschel a kol. 2007a).

Püschel a kol. (2007a) také zjistili, že se AMF mohou lišit ve své schopnosti zvýšit příjem fosforu a růst hostitelské rostliny i když rozsah kořenové kolonizace je podobný. Taková změna může být způsobena buď rozdílem ve funkcích na úrovni rozhraní hostitelské houby, nebo v rozdílu ve vlastnostech vnějších hyf, jako je například délka a distribuce, nebo příjem fosforu a translokace (Püschel a kol. 2007a).

Pokus Püschel a kol. (2007a) potvrdil pozitivní vliv AMF na mykorhizních rostlinách. *C. epigejos* u každé mykorhizní léčby se v jejich experimentu dařilo mnohem více než u nenaočkovaných ošetření. Rozsah tohoto pozitivního účinku, nicméně, nebyl stejný pro každý AMF izolát.

Janoušková a kol. (2009) ve svém pokusu zkoumali soužití dvou různých AMF (*Glomus claroideum* a *Glomus intraradices*) s *C. epigejos*, kdy mykorhizní kolonizace měla podobnou frekvenci a intenzitu.

Vysoký podíl kořenových segmentů obsazených jak u *Glomus claroideum* tak i u *Glomus intraradices*, který byl nalezen v jejich pokusu, potvrzuje, že nedošlo k prostorovému vyloučení mezi dvěma houbami, na rozdíl od předchozích pozorování na komunitách pěti AMF morfotypů (Janoušková a kol. 2009).

Dá se předpokládat, že tyto dvě houby kolonizovaly současně podobné kořenové tkáně. Rostliny naočkované dvěma houbami měly stejnou, nebo jen o málo vyšší, úroveň kořenové kolonizace ve srovnání s rostlinami naočkovanými jen jednou houbou. To naznačuje, že jedna nebo obě houby tvoří méně intraradikální (vnitrokořenové) struktury v přítomnosti další houby, což je v souladu s předchozími pozorováními některých autorů (Janoušková a kol. 2009).

Interakce mezi různými druhy AMF v jednom kořenovém systému závisí na rychlosti šíření, kdy rychlejší kořenová kolonizace může přinést konkurenční výhodu (Jansa a kol. 2008). Konkurenční schopnost AMF proto může být ovlivněna mykorhizním potenciálem inokula, ačkoli byly hlášeny výsledky, kdy rovný mykorhizní potenciál společně naočkovaných hub nezajistil jejich vyvážený rozvoj v kořenech (Janoušková a kol. 2009).

V experimentu Janoušková a kol. (2009) byly očkovací látky *Glomus claroideum* a *Glomus intraradices* standardizované na stejný mykorhizní potenciál, tedy houby kolonizovaly kořeny rostlin v podobné míře v brzké fázi vývoje mykorhizy. To bezpochybně přispělo k úzkému soužití obou hub v kořenovém systému svých hostitelů (Janoušková a kol. 2009). Výsledky Janoušková a kol. (2009) ukazují na existenci interaktivní kompatibility mezi *Glomus claroideum* a *Glomus intraradices* v kořenech *C. epigejos*.

Z výsledků zjištěných v pokusu, který provedla Janoušková a kol. (2009) vyplývá, že současná kolonizace těmito dvěma konkrétními druhy hub neměla jakýkoli synergický efekt v oblasti růstu *C. epigejos* nebo zvýšení příjmu fosforu, na rozdíl

od výsledků Jansa a kol. (2008), kteří používají další izoláty stejných houbových druhů. Jansa a kol. (2008) naznačují, že nedostatek účinků kolonizace více druhů, jak se často uvádí v experimentech, může být způsoben tím, že se jeden druh stává dominantním.

Na základě výsledků pořízených v experimentech Janoušková a kol. (2009), byla zjištěna také aktivita alkalické fosfatázy (ALP) v houbových strukturách. Očekávalo se, že nastane i u *C. epigejos* mezi šestým a devátým týdnem kultivace, kdy *Glomus intraradices* byla jediná kolonizující houba. Nicméně stav zůstal stabilní u obou rostlinných druhů.

V pokusu Janoušková a kol. (2009) je také potvrzena myšlenka, že dva druhy AMF mohou úzce koexistovat v jednom kořenovém systému *C. epigejos*, na základě podobné kolonizace a slučitelné konkurenceschopnosti, i když to nevyústí v pozitivní vliv na růst rostlin nebo příjem fosforu. Úroveň exprese testovaných houbových genů se změnila v čase.

Expres některých houbových genů je modulována hostitelskou rostlinou a soužitím s dalšími AMF a tyto změny by měly být dále zkoumány, abychom porozuměli jemně laděným fyziologickým základům mykorrhizních účinků (Janoušková a kol. 2009).

5.3 Výsypky

Hlavním důvodem proč se tématu výsypek zaobírám podrobněji, je fakt, že vytrvalé trávy zejména *C. epigejos*, jsou studovány ve spojitosti s AM na těchto umělých ekosystémech (Püschel a kol. 2007a; Rydlová a Vosátka 2001).

Povrchová uhelná těžba je doprovázena tvorbou rozsáhlých oblastí výsypek (obrázek č. 6) (Püschel a kol. 2007a). Výsypky jsou umělé ekosystémy, místa kde jsou skladovány zatěžované materiály. Výsypky jsou využívány pro odstranění popílku z elektráren spalujících uhlí (Enkhtuya a kol. 2005). Substráty málo plodného, uhelného nadloží (Püschel a kol. 2007a) jsou složeny převážně z jíly (Malcová a kol. 2001). Jíly, těžené z hloubky přibližně 200 metrů, jsou obvykle charakteristické nepříznivými fyzikálními vlastnostmi (Püschel a kol. 2007a).

Substráty z výsypek se vyznačují velmi nepříznivými podmínkami pro růst rostlin (Enkhtuya a kol. 2005). Mezi tyto vlastnosti můžeme zařadit náchylnost k erozi, nízké drenážní schopnosti a suché nebo hypoxické podmínky (Malcová a kol. 2001; Püschel a kol. 2007a).

Rostliny rostoucí v substrátech z umělých ekosystémů, jako jsou výsypky nebo i sedimentační rybníky jsou ovlivněny různými stresy. Samovolná rostlinná sukcese je většinou pomalá a dlouhodobá a obnova vegetačního krytu substrátu je problematická vzhledem k vysoké úmrtnosti transplantovaných rostlin (Malcová a kol. 2001).

V poslední době bylo vynaloženo velké úsilí na rekultivaci takto zničených ekosystémů. Ovšem v mnoha případech byly rekultivační postupy neúčinné

vzhledem k vysoké úmrtnosti sazenic dřevin v průběhu prvního roku po výsadbě. Jedním z hlavních důvodů se zdá být nedostatek rostlinám prospěšné mikroflóry, zejména mykorhizních symbiontů (Enkhtuya a kol. 2005). Úspěšný růst rostlin v těchto substrátech je tedy značně závislý nejen na abiotických vlastnostech, ale také na aktivitě mikrobiální populace. Nedostatek mykorhizních symbiontů tak může být zodpovědný i za problémy při obnově vegetace (Malcová a kol. 2001).

Nízká aktivita AMF populací v průmyslových substrátech a degradovaných půdách byla prokázána díky snížené sporulaci AMF (Vosátka a kol. 1999; Malcová a kol. 2001). Přestože se zdá být AMF rozmanitost na umělých stanovištích nízká (Vosátka a kol. 1999), AMF společenstva s takto nízkou diverzitou stále mohou obsahovat značnou funkční různorodost (Munkvold a kol. 2004).

Například severní část území České republiky, je region, kde průmyslové aktivity vedly k vytvoření umělých stanovišť s velmi nepříznivými podmínkami pro růst rostlin. Toto území dokonce patří mezi jedno z nejvíce znečištěných oblastí v Evropě (Malcová a kol. 2001).



Obrázek č. 6: Výsypka Malé Březno (převzato z Kašpar a Horešová 2012)

5.3.1 Populace na výsypkách

Substrát na výsypkách je vystaven enviromentálním vlivům a může obsahovat semena rostlin a dokonce i propagule z AMF. V důsledku toho, se mohou objevit místa výskytu obou jak mykorhizních, tak nemykorhizních jednoletých rostlin (Püschel a kol. 2007a).

Mezi první vetřelce na výsypkách patří hlavně rostlinné druhy s žádnou nebo nízkou závislostí na mykorhize a teprve později kolonizují tyto místa mykorhizně závislé rostliny (Püschel a kol. 2007a). Mezi tyto první vetřelce na výsypkách, patří rostliny jako *Atriplex sagittata* (lebeda lesklá) nebo *Sisymbrium loeselii* (hulevník Loeselův), to jsou typicky nemykorhizně závislé rostliny z rodiny *Chenopodiaceae* (merlíkovité) a *Brassicaceae* (brukvovité) (Rydlová a Vosátka 2001).

Spontánní rostlinná sukcese na výsypkách je relativně pomalá a především jednoleté rostliny, většinou nemykorhizní druhy napadají tyto místa na začátku sukcese. I když

u kořene nemykorhizních druhů může dojít ke kolonizování a dokonce bylo nalezeno i několik arbuskul, funkce tohoto sdružení zůstává nejasná (Rydlová a Vosátka 2001).

Sekundární kolonizátoři z výsypek, jsou zejména trávy, které patří k fakultativně mykorhizním (Rydlová a Vosátka 2001). Vyrvalé trávy (*C. epigejos*), jsou dominantní rostlinné druhy, i po 30 letech spontánní sukcese na výsypkách (Püschel a kol. 2007a). Malcová a kol. (2001) uvádí, že *C. epigejos* je běžným druhem trav zapojeným do sukcese na výsypkách. Enkhtuya a kol. (2005) ji označují za travu spontánně kolonizující poškozené ekosystémy.

Mezi další rostliny označované za sekundární kolonizátory, patří členové rodiny *Asteraceae* (hvězdnicovité). *Asteraceae* jsou považovány za často závislé na mykorhizním sdružení (Read a kol. 1976). Například relativně vysoká kolonizace a pozitivní růstová reakce na očkování pro *Lactuca sativa* a *Carduus acanthoides*, který ve svém pokusu použili Rydlová a Vosátka (2001), je běžná pro většinu členů *Asteraceae* (Medve 1984).

Významné rozdíly v mykorhizních vztazích různých druhů rostlin dominujících v sukcesních etapách na výsypkách se mohou týkat především jejich mykorhizního statusu, nebo množstvím mykorhizních propagulí v půdě (Rydlová a Vosátka 2001).

Gould a kol. (1996) studovali vývoj AMF populací na několika ekosystémech výsypek a mykorhizní kolonizace, počet spor a propagulí byly významně ovlivněny věkem výsypky. Nebylo zjištěno, zda nízké osídlení po prvním roce byla způsobena nízkou úrovní očkování v půdě, nebo neschopností hostit AMF ve druhém roce. Ovšem když byla zvýšena vegetační rozmanitost, hustota inokulovaných propagulí byla podstatně větší.

Nicméně, v půdách z prvních fází sukcese vegetace na výsypkách se složení přirozené AMF populace může lišit od druhé etapy a tam by mohl být nalezen rozdíl v účinnosti AMF populací. Výskyt kolonizace může být důležitý, pokud jde o přežití AMF, když žádné vhodné mykorhizní hostitelské rostliny nejsou přítomny (Rydlová a Vosátka 2001). Můžeme říci, že přítomnost a složení AMF je jedním z klíčových faktorů, které určují pokrok ve struktuře rostlinných společenstev v rámci sukcese na výsypkách (Püschel a kol. 2007a).

Püschel a kol. (2007a) zjistili, že přítomnost AMF může mít pozitivní vliv na celkovou produkci biomasy v jejich modelech rostlinných společenství v substrátů z výsypek. Kromě toho, specifické účinky určitých AMF na jednotlivé modelové rostlinné druhy ovlivnily strukturu komunity. Účinnost konkrétní AMF populace v půdě může být tedy ovlivněna různými hostitelskými rostlinami (Rydlová a Vosátka 2001).

Jakmile je zahájena asociace příslušných mykorhizních rostlinných druhů, ERM se šíří půdou. Z kolonizovaných kořenů a vytváří efektivní matrix, který může naočkovat okolní rostliny nebo nově vznikající sazenice rychleji a efektivněji (Malcová a kol. 2001; Püschel a kol. 2007a). Püschel a kol. (2007b) odhalili,

že vyvinutá ERM síť, v pozdější fáze sukcese v porovnání s propagulemi v časných stádiích, má zvýšený potenciál kolonizovat kořeny rostlin a kromě toho arbuskuly zahájily formaci i v kořenech nemykorhizních druhů rostlin.

Je jasné, že i rostlina *C. epigejos* vytváří ERM síť (Malcová a kol. 2001). Z výsledků Enkhtuya a kol. (2005) je dokonce možno učinit závěr, že kořeny *Acer pseudoplatanus* (javor klen), *Alnus glutinosa* (olše lepkavá), *Salix purpurea* (vrba nachová) mohou být kolonizovány z ERM sítě vyzařované z rychle rostoucích trav, jako je například *C. epigejos*, která může působit jako důležitý prostředek pro AMF distribuci a usnadnění mykorhizy vysázených stromů v průmyslových substrátech. Zejména u *Salix purpurea*, se *C. epigejos* tráva být jako zásadní ochranná rostlina pro dosažení úspěšné kořenové kolonizace (Enkhtuya a kol. 2005).

Malcová a kol. (2001) se zabývali otázkou jaký má účinek narušení ERM sítě na růst sazenic *C. epigejos* v substrátu z výsypek. Navzdory tomu, že proces kolonizace v pokusu Malcová a kol. (2001) byl zpomalen narušením ERM, růst sazenic *C. epigejos* nebyl ovlivněn ve většině procedur, což vyvrací předpokládanou roli ERM vazeb v podzemní interakci hostitelských rostlin.

V předchozích studiích s použitím podobné metody narušení ERM, jako u pokusu Malcová a kol. (2001) narušení významně ovlivnilo výsledek konkurence dvou druhů trav a také mělo za následek snížení přenosu ³²P radioizotopu mezi kořeny dvou travních druhů vázaných přes ERM (Vosátka a Dodd 1998).

Nedostatek reakce na poruchu ERM vazeb mezi mateřskou rostlinou a sazenicemi byl pravděpodobně způsoben tím, že podzemní interakce, například množství živin přepravovaných přes ERM, nebyla biologicky významná. Narušení ERM vazeb mezi mateřskou rostlinou a sazenicemi zpomalilo mykorhizu sazenic *C. epigejos*. Nicméně, neměnilo nic na růstové reakci sazenic (Malcová a kol. 2001).

Nedostatek růstové odpovědi semenáčků na ERM narušení nepodpořila hypotézu pozitivní role ERM propojení se zralými rostlinami ve vybudování a růstu sazenic *C. epigejos* (Malcová a kol. 2001). Jasper a kol. (1989) prokázali úlohu ERM sítě jako distribučního agenta AM symbiózy, nicméně, našli významné omezení mykorhizní inokulace po poškození ERM.

5.3.2 Původní a nepůvodní arbuskulární mykorhizní houby

Mohou existovat rozdíly mezi původními (native) a nepůvodními (non-native) AMF. Otázkou zůstává, zda jsou původní AMF lépe přizpůsobeny edafických podmínkám půd z výsypek, než nepůvodní izoláty (Rydlová a Vosátka 2001). Význam vlivu půdy z výsypek na mykorhizní kolonizace a mykorhizní růstovou odezvu kukuřice (*Zea*) byl pozorován již dříve, ale mezi původními a nepůvodními druhy AMF nenastaly žádné podstatné rozdíly (Enkhtuya a kol. 2000).

Původní AMF nejsou vždy nejvíce efektivní na růstové odpovědi rostlin (Rydlová a Vosátka 2001). Pozorování Ryndlové a Vosátky (2001) potvrdila předchozí výsledky Diaz a Honrubia (1995) kteří zjistili, že původní AMF z míst znečištěných

Pb (olovem) a Zn (zinkem) a nepůvodní *Glomus fasciculatum* byly inokulovány, ale nebyly účinné při zvyšování růstu *Lygeum spartum* (čeleď lipnicovité) a *Anthyllis cytisoides* (čeleď bobovité) v nesterilizovaných půdách.

Bylo potvrzeno účinné očkování pro *Glomus fistulosum* do sterilních půd, ale s nižší účinností při naočkování v nesterilizované půdě. Výsledky byly v kontrastu s dřívějšími poznatky, kdy byla nalezena vysoká kolonizace kořenů rostlin a pozitivní růstová reakce po inokulaci AMF v sterilizovaných a nesterilizovaných půdách (Rydlová a Vosátka 2001).

Nalezená neúčinnost AMF očkování v nesterilizované půdě byla vysvětlena jako účinek jiné půdní mikroflóry. Bylo zjištěno, že přítomnost původní půdní mikroflóry může omezit klíčení spor sporulaci, kořenovou kolonizaci, mykorhizní růstovou reakci a také ovlivnit fosfor, zejména u extrémně neplodných půd. Účinek půdní mikroflóry je pravděpodobně způsoben konkurenčním bojem o živiny, konkurence je totiž obvykle snížena přidávkem živin (Rydlová a Vosátka 2001).

Nicméně Rydlová a Vosátka (2001) ve svém testu nepozorovali takové změny. Diaz a Honrubia (1995) navrhli, že neúčinnost očkování do nesterilizované půdy může být také způsobena konkurencí mezi původními a nepůvodními AMF. Konkurence mezi AMF izoláty, která může být podstatně ovlivněna pH půdy, dostupností fosforu nebo kombinací AMF a rostlinných druhů (Rydlová a Vosátka 2001).

Bez ohledu na to, že rostliny kolonizující výsypky byly často nalezeny v asociacích s původními AMF a také s nepůvodními AMF, mykorhiza byla nalezena mnohem méně v porovnání s *Lactuca sativa*. Funkce AMF může být výraznější v polních podmínkách, kde je více půdních stresových faktorů v kombinaci s nepříznivými klimatickými podmínkami (Rydlová a Vosátka 2001). Přes nedostatek podstatných efektů AMF na růst rostlinných dominant na výsypkách, zdroj očkovací látky v těchto půdách může být důležitý pro pozdní fáze sukcese, jak uvádí Noyd a kol. (1995).

Množství a složení zdroje inokula by mohlo mít vliv na rostliny ve společenství a na biologickou rozmanitost (Gange a kol. 1990; Rydlová a Vosátka 2001). Dominantní rostlinné druhy na čtyřech místech v pokusu Rydlová a Vosátka (2001) ukázaly různé rozsahy kolonizace AMF a odlišnou závislost na AMF. Autoři došli k závěru, že výskyt a účinnost mykorhizních sdružení může primárně souviset s mykorhizní závislostí dominant spíše, než na množství mykorhizních propagulí v půdě.

Také Malcová a kol. (2001) se zabývali tématem původních a nepůvodních druhů AMF. Cílem jejich studie bylo zhodnotit roli ERM sítě původních a nepůvodních AMF při zakládání a růstu různě starých rostlin *C. epigejos*, v průmyslových odpadních substrátech.

Malcová a kol. (2001) nenalezli žádný rozdíl u původních a nepůvodních AMF izolátů s výjimkou substrátu odvalu z uhelného dolu Březno, který byl vytvořen po těžbě hnědého uhlí. V jiných průmyslových substrátech se původní a nepůvodní

izoláty vyvíjely podobně jako v písku. To ukazuje na vysokou plasticitu některých druhů AMF spíše než na adaptaci původní AMF izolátů na konkrétní půdní stres (Malcová a kol. 2001).

V substrátu z Března byl rozvoj nepůvodního izolátu *Glomus mosseae* negativně ovlivněn substrátem ve srovnání s původním izolátem, zatímco v písku nebyl tento výsledek docílen. Vyšší tolerance původní AMF izolátů na stresový faktor, zejména vysoký obsah těžkých kovů, byl prokázán, již dříve. Nicméně, žádné rozdíly mezi původními a nepůvodními izoláty nebyly zjištěny, s ohledem na jejich účinky na růst sazenic v jakémkoliv průmyslovém podkladu (Malcová a kol. 2001).

Z dat zjištěných Malcová a kol. (2001), lze dojít i k závěru, že ERM jak původních a nepůvodních AMF je schopno v průmyslových substrátech kolonizovat kořeny sazenic *C. epigejos*.

5.3.3 Rozdílné substráty

To jaký bude konkrétní vliv AM symbiózy na růst rostlin, je dán různými faktory okolního prostředí, zejména je to dostupnost živin, také rozličná schopnost jednotlivých druhů nebo izolátů AM hub přijímat z půdy živiny a dodávat je rostlině. Kromě rozdílných reakcí na AMF, může být AM u *C. epigejos* ovlivněna také typem a složením substrátu (Malcová a kol. 2001).

Značný rozdíl v intenzitě kolonizace a výskytu arbuskul v testu Endresz a kol. (2013) byl u *C. epigejos* nalezen mezi oběma zkouškami jejich studie, kdy v prvním testu byly vzorky *C. epigejos* odebrány z uzavřeného sprašového travního porostu, zatímco v druhém testu, z otevřeného písčitého travního porostu.

Půda uzavřených sprašových travních porostů je obvykle bohatá na humus a v důsledku toho na rostlinné živiny, zatímco půda otevřených písečných travních porostů má vážné nedostatky v těchto ohledech (Molnár a kol. 2012; Endresz a kol. 2013). Endresz a kol. (2013) zjistili vyšší stupeň AMF kolonizace pro *C. epigejos* v otevřeném písku oproti uzavřenému sprašovému travnímu porostu.

Může to být způsobeno větší závislostí rostlin na AMF symbiontech na půdách chudých na živiny, než u půd na živiny bohatých. Přesto je potřeba provést další studie k objasnění pozadí rozdílů v AMF kolonizaci pro *C. epigejos* v různých prostředích (Endresz a kol. 2013).

Malcová a kol. (2001) zjistili nedostatek pozitivní růstové reakce sazenic *C. epigejos* na AMF v písku, což může být připsáno extrémně nízkým obsahům fosforu. Jak je známo, parazitní efekt AM symbiózy se může objevit při podmínkách na živiny chudých, protože AMF i nadále přijímají fotosynthaty od hostitelských rostlin, ale nejsou schopny dodat více živin na oplátku (Allen 1991).

Mykorhiza může fungovat jako samoregulační systém, v němž nízká koncentrace fosforu může být kompenzována vyšší kořenovou kolonizací a naopak. Když je plodnost půdy zvyšována s postupující sukcesí a se zvýšeným vstupem organické

hmoty z rozpadajícího se rostlinného materiálu, rostliny by mohly reagovat snížením mykorhizní kolonizace (Rydlová a Vosátka 2001).

Malcová a kol. (2001) potvrdili předchozí zprávy o významu AM symbiózy pro růst rostlin a přežití v silně narušených půdách. Nejvýraznější pozitivní růstová reakce na AMF pro *C. epigejos* ve třech průmyslových substrátech, byla nalezena v substrátu odvalu z uhelného dolu Březno, který byl vytvořen po těžbě hnědého uhlí. Což může být připisováno vyššímu prospěchu od AMF v substrátech s nízkým obsahem fosforu (Malcová a kol. 2001).

Sazenice *C. epigejos* byly pravděpodobně schopny vyrovnat se stresem a ukázaly lepší růst v písku, bez ohledu na nízký obsah živin. Průmyslové substráty omezují v polních podmínkách růst vegetace, pravděpodobně i AMF sukcesi, nejen nepříznivými charakteristikami (např. zhutnění, nedostatek držení vody, vysoký obsah manganu a slanost), ale také stresem, ze sucha a náchylností k erozi (Malcová a kol. 2001).

Vliv průmyslových substrátů na růst rostlin *C. epigejos* byl významně odlišný pro mateřskou rostlinu a sazenice. Přestože tři z použitých průmyslových substrátů se vyznačují různými typy půdních stresů, jejich účinky na růst rostlin ukázaly stejný trend, podpořili růst starších rostlin. Pozitivní účinky průmyslových podkladů na růst mateřských rostlin může být vysvětlen zvýšeným obsahem živin v porovnání s na živiny chudými písky a větší schopností starších rostlin k udržení napětí průmyslových půdních substrátů (Malcová a kol. 2001).

Výsledky Malcová a kol. (2001) podporují hypotézu, že interakce AMF a nepříznivých faktorů životního prostředí je silně v závislosti na hostitelské rostlině, AMF druhu izolátu a typu stresového faktoru a mykorhizní kolonizace zahájená od zavedeného mechanismu ERM sítě se ukázala být významná při podpoře raného vývojového stádia *C. epigejos* v průmyslových substrátech.

6 Experiment

Z výše uvedených poznatků navrhuji nádobový experiment. Kdy bude rostlina *C. epigejos* pěstována společně s mykorhizní houbou. Různě staré rostliny budou inokulovány mykorhizním druhem hub v nádobovém uspořádání. Pro růst různě starých rostlin budou vybrány substráty vyznačující se určitým druhem stresového faktoru, rostliny v uspořádání budou odděleny materiálem (např. Nylon), který umožní růst sítě ERM od starších rostlin k mladším rostlinám. Po zahájení růstu nejmladších rostlin bude postupně přidáváno hnojivo. Bude vypočtena např. mykorhizní závislost, suchá kořenová biomasa a počet spor obsažených v půdě a další určující parametry mykorhizy. Cílem experimentu bude zaměřit se na reakci rostlin *C. epigejos* a AM na zásah hnojiva (dusík, fosfor), dále se pokus pokusí objasnit roli ERM a jejího narušení při tomto zásahu. V poslední řadě se pokus pokusí porovnat reakci různě starých rostlin na zásah přidání hnojiva.

7 Diskuze

Pozitivní vliv AMF na mykorrhizních rostlinách, který ve svém pokusu potvrdili Püschel a kol. (2007a), je dobře znám (Grime a kol. 1987; Smith a Read 1997). Zajímavý byl, ale výskyt AMF nalezený ve spojitosti s nemykorrhizními druhy rostlin. AMF byly totiž nalezeny u dvou členů *Cyperaceae* (šáchorovité), které jsou považovány za nemykorrhizní (Ammani a kol. 1994). Také Rydlová a Vosátka (2001) našly hyfy u nemykorrhizní rostlin *Sisymbrium loeselii* (hulevník Leoselův).

Janos (1980) se zabýval tématem, zda nemykorrhizní druhy rostlin mohou zahájit kolonizaci přes AMF, ale nebylo tomu tak, nevykazovaly žádnou růstovou odpověď na kolonizaci a neměli prospěch z mykorrhizní asociace. Naproti tomu Read a kol. (1976) zjistili, plně funkční mykorrhizní asociace pro druhy z typicky nemykorrhizní rodiny *Juncaceae* (sítinovité) a *Cyperaceae*, pokud tedy tyto rostliny rostly ve vysoce konkurenčním prostředí.

Francis a Read (1995) pozorovali snížení výnosu a vysokou mortalitou u několika nemykorrhizních druhů rostlin pěstovaných v přítomnosti AMF mycelia. AMF hyfy kolonizovali jejich kořeny a vezikuly byly přítomny v kořenech některých druhů rostlin. V dalším experimentu Francis a Read (1994) dokázali, že pouhá přítomnost ERM z AMF snížila růst nemykorrhizních rostlin.

Velký stupeň rozšíření AM symbiózy je obecně znám (Gryndler a kol. 2004). Proto ani určitá spojitost mezi travními druhy a AMF (Malcová a kol. 2001) nebyla překvapením. Dokonce většina AMF s nimi může tvořit AM. AMF jsou považovány za značně rozšířené v travních porostech (Ammani a kol. 1994). AMF v pokusu, který provedli Ammani a kol. (1994), kolonizovaly kořeny všech druhů trav, které tvoří vícenásobné mykorrhizní asociace.

Ovšem u travních druhů platí obecně nízká mykorrhizní závislost (Hetrick a kol. 1989; Malcová a kol. 2001), která je potvrzena například v pokusu který provedli Rydlová a Vosátka (2001). Narušení ERM sítě *C. epigejos* u pokusu Malcová a kol. (2001) nemělo žádný podstatný vliv na růst rostlin, mohlo tomu tak být právě díky obecně nízké mykorrhizní závislosti většiny travních druhů vyplývající ze svého rozsáhlého vláknitého kořenového systému (Baylis 1945). Mezi invazními a neinvazními travními druhy platí rozdíl ve stupni kolonizace AMF (Endresz a kol. 2013).

Titus a Dee Moral (1998) neprokázali žádné účinky AMF na růst průkopnického rostlinného druhu. Autoři došli k závěru, že mykorrhiza nehraje důležitou roli v zapojení do rostlinné sukcese v prostředí výsypek u travních druhů *Deschampsia flexuosa* (metlička křivolaká) a *Calamagrostis villosa* (třtina chloupkatá). V kontrastu s tímto zjištěním, jsou poznatky o *C. epigejos*. Mykorrhizní kolonizace zahájená od zavedeného mechanismu ERM sítě se ukázala být významná při podpoře raného vývojového stádia *C. epigejos* v průmyslových substrátech (Malcová a kol. 2001). Složení AMF je jedním z klíčových faktorů, které určují pokrok ve struktuře rostlinných společenstev v rámci sukcese na výsypkách a specifické vlastnosti

některých AMF ovlivnily strukturu komunity (Püschel a kol. 2007a). Schopnost AMF regulovat soužití rostlinných druhů prokázali také Grime a kol. (1987). Například Heijne a kol. (1996) zjistili růst deprese u *Deschampsia flexuosa* (metlička křivolaká).

Množství a složení AMF inokula by mohlo mít vliv na rostlinné společenství a na biologickou rozmanitost (Gange a kol. 1990; Rydlová a Vosátka 2001). Zdroj očkovací látky AMF tak může být důležitý pro pozdní fáze sukcese na výsypkách (Noyd a kol. 1995).

Například nižší stupeň kolonizace u nepůvodního izolátu *Glomus mosseae* ve srovnání s původním *Glomus mosseae* v substrátu z Března, který našla Malcová a kol. (2001), byl pozorován již dříve Enkhtuya a kol. (2000). Původní druhy AMF nejsou vždy nejvíce efektivní na růstové odpovědi rostlin (Rydlová a Vosátka 2001).

Rostliny mohou reagovat různě i na různé AMF symbionty (Malcová a kol. 2001). I v pokusu Püschel a kol. (2007a) jednotlivé druhy AMF měli různé účinky na jednotlivé druhy rostlin. Není to jen druh AMF, který ovlivňuje AM u travních druhů. Je potvrzen vliv substrátu s ohledem na soužití travních druhů a AMF. Vliv průmyslových substrátů na růst rostlin *C. epigejos* byl významně odlišný pro mateřskou rostlinu a sazenice. Rozdílná reakce souvisí s typem stresového faktoru (Malcová a kol. 2001). Růst původních druhů trav může být ovlivněn také přítomností invazního druhu. Endresz a kol. (2013) totiž uvádí snížení mykorhizní kolonizace rostlin v jejich blízkosti.

Poměrně vysoké hodnoty mykorhizní závislosti u pokusu Püschel a kol. (2007a) vykazovalo právě *C. epigejos* (71 %). Toto zjištění bylo překvapivé, protože Rydlová a Vosátka (2001) zjistili mnohem méně závislé odezvy *C. epigejos* v jejich experimentu s použitím půdy z výsypek ve čtyřech různých věkových kategoriích, kdy pozitivní růstová odpověď byla pozorována u *C. epigejos* v půdě u nejmladších výsypek. Takto vysoká mykorhizní závislost je v kontrastu s obecně nízkou mykorhizní závislostí travních druhů (Hetrick a kol. 1989).

C. epigejos pěstovaná v podobných podmínkách prokázala v pokusech, které provedli Rydlová a Vosátka (2001) a Püschel a kol. (2007a) odlišnou mykorhizní závislost. Z toho vyplývá, že mykorhiza u *C. Epigejos* by měla být dále zkoumána.

Je také důležité upozornit na to, že Janoušková a kol. (2009) našli absenci kladné růstové odpovědi na inokulaci i přes zlepšený příjem fosforu u rostlin kolonizovaných s *Glomus intraradices*. Naopak Püschel a kol. (2007a) uvádějí pozitivní mykorhizní růstové účinky na *C. epigejos* naočkované stejnými izoláty. Může tomu být díky špatným podmínkám pro světlo. Špatné světelné podmínky, jsou totiž často zodpovědné za absenci pozitivní růstové reakce u mykorhizních rostlin (Smith a Read 1997).

8 Závěr

Závěrem je možno říct, že známe několik druhů mykorrhizní symbiózy. Je popsáno 7 druhů, ale některé z nich jsou si podobné. Nejrozšířenějším druhem je AM, je dokonce nejrozšířenější symbiózou na zemi. Vytváří dva morfologické typy *Arum* a *Paris*.

Jde o zvláštní asociaci založenou mezi rostlinou a houbou, z které oba účastníci, mohou mít nějaký zisk. AMF jsou v současné době považovány za samostatné oddělení *Glomeromycota*. AM a AMF patrně hráli důležitou roli v přechodu rostlin na souš. Složení společenstva AMF je ovlivněno různými abiotickými vlivy.

Houba tvoří do primární kořenové kůry jejího hostitele, pro ni charakteristické struktury jako kořenové mycelium, arbuskuly a vezikuly. Mycelium má funkci jemného půdního potrubí, jímž proudí cytoplazma unášející různé látky. Arbuskuly jsou považovány za hlavní místo výměny živin mezi houbou a rostlinou. Funkce vezikul není známa, ale předpokládá se, že slouží jako struktury zásobování.

Hyfy rostoucí v substrátu, mimo kořeny hostitelské rostliny, vytváří ERM, které je schopné získávat z půdy, nebo jiného substrátu některé živiny a také zajišťovat zásobu pro rostlinu minerálními prvky, zejména fosforem a dusíkem. ERM AMF je klíčovým prvkem AM pro propojení kořenů s půdní matricí. Prostřednictvím arbuskul, hyfových smotků a Hartigovy sítě proudí do mycelia organické látky vytvořené rostlinou při její fotosyntéze (asimiláty). Asimiláty poskytují heterotrofně žijící houbě zdroje energie a stavební látky, potřebné pro její život. ERM může také vykazovat funkci při stabilizaci půdy a kontrole eroze.

Rostlina je na oplátku od houby obohacena usnadněním přístupu k fosforu. Ale není to jen příjem fosforu, kterým je rostlina obohacena, houby pomáhají chránit rostliny před škodlivými účinky těžkých kovů. Dále má AMF vliv na ochranu rostliny před patogeny. Houba může také upravovat u rostliny vodní režim, urychlovat rozklad půdní organické hmoty a někdy i usnadňovat rostlinám příjem dusíku. AMF může také ovlivnit druhové složení rostlinného společenstva. Na druhou stranu neplní-li arbuskulární mykorrhizní symbióza kladné efekty, v živinově bohaté půdě rostlinu vyčerpává.

Většina AMF může tvořit AM s dřevinami a bylinami, včetně trav. Obecně platí, že mykorrhizní závislost většiny travních druhů, je nízká. Některé druhy trav jsou vysoce mykorrhizní na degradovaných půdách. U trav s jemnými kořeny mykorrhizní symbióza nemá velký význam, pokud tyto rostliny rostou v půdách s deficitem živin. I přes vyšší úroveň inokulace, počet spor přítomných v rhizosféře u trav může být velmi nízký. Vetiver trávy a AMF jsou zapojeny dokonce do fytoimediačních technologií asanace, dekontaminace Arsenu. AM houby jsou rozšířené v travních porostech a kolonizovaly kořeny druhů trav, které tvoří vícenásobné mykorrhizní asociace. Většina druhů trav, ukázala více než jednu AMF a nebyly specifické.

Moje práce se zaměřila na AM v souvislosti s travním druhem *C. epigejos*. *C. epigejos* je vytrvalá tráva (*Poaceae*), konkurenčně silný druh, který je schopen ovládat kolonizovaná místa. *C. epigejos* je klasifikován jako nebezpečný původní druh s tendencí stát se invazivním. *C. epigejos* a AMF hrají roli v soužití rostlin na výsypkách.

Byla zjištěna současná kolonizace dvěma druhy hub *Glomus claroideum* a *Glomus intraradices* neměly jakýkoli efekt v oblasti růstu rostlin *C. epigejos* nebo zvýšení příjmu fosforu. Na rozdíl od jiných výsledků, u kterých byly použity také izoláty stejných houbových druhů. Nedostatek účinků kolonizace více druhů, je zřejmě způsoben tím, že se jeden druh stává dominantním. Dva druhy AMF, ale mohou koexistovat v jednom kořenovém systému, na základě podobné kolonizace a slučitelné konkurenceschopnosti, i když to nevyústí v pozitivní vliv na růst nebo příjem fosforu rostlin *C. epigejos*.

Je také podpořena hypotéza, že invazivní rostlinné druhy mezi které patří *C. epigejos* mohou snížit mykorhizní stupeň kolonizace původních druhů. Invazivní druhy mohou změnit AMF složení půdy a tím ovlivňovat interakci mezi houbou a rostlinou.

Značná pozornost byla věnována *C. epigejos* a AMF v souvislosti soužití na výsypkách. Experimentů zaměřených na *C. epigejos* v této souvislosti bylo provedeno hned několik. Kdy každý z pokusů byl odlišný a kladl důraz na různé aspekty týkající se *C. epigejos* a výsypek.

Je to povrchová uhelná těžba, která je doprovázena tvorbou rozsáhlých oblastí výsypek, které se skládají z neplodného materiálu předchozích uhelných nadloží. Tyto jíly, těžené z hloubky asi 200 m, jsou obvykle charakterizovány nepříznivými fyzikálními vlastnostmi, jako je náchylnost k větrné erozi a nízká drenážní schopnost. Mezi první vetřelce na těchto místech patří hlavně na rostlinné druhy s žádnou nebo nízkou závislostí na mykorhize a teprve později kolonizují tyto místa mykorhizně závislé rostliny. Vytrvalé trávy, zejména *C. epigejos*, jsou dominantními rostlinnými druhy, i po 30 letech spontánní sukcese na výsypkách.

Většina travních druhů, mezi které patří právě i *C. epigejos*, v experimentálních podmínkách neukázaly vysokou závislost na AMF. Dominantní rostlinné druhy ukázaly různé rozsahy kolonizace AMF a odlišnou závislost na AMF. Můžeme tedy dojít k závěru, že výskyt a účinnost mykorhizních sdružení může primárně souviset s mykorhizní závislostí dominant spíše než na množství mykorhizní propagulí v půdě.

Lze také dojít k závěru, že ERM jak původní a nepůvodní AMF je schopno v testovaných průmyslových substrátech kolonizovat kořeny sazenic *C. epigejos*. Mykorhizní kolonizace zahájená od zavedeného mechanismu ERM sítě se ukázala být významná při podpoře raného vývojového stádia *C. epigejos* v průmyslových substrátech. Výsledky také podporují hypotézu, že interakce AMF a nepříznivých faktorů životního prostředí je silně v závislosti na hostitelské rostlině, AMF druhů, izolátu a typu stresového faktoru.

Obecně platí, že přítomnost AMF sítě měla tedy pozitivní vliv na celkovou produkci biomasy v modelové rostlinné komunitě. Kromě toho, specifické vlivy některých AMF na jednotlivé modelové rostlinné druhy (např. *C. epigejos*) ovlivnily strukturu komunity. Příspěvek každé rostliny s celkovou produkcí biomasy se lišil v závislosti na různých AMF izolátech. Pokusy potvrdili pozitivní vliv AMF na mykorhizních rostlinách, rozsah tohoto pozitivního účinku byl odlišný pro každý AMF izolát a pro každý mykorhizní druh rostlin. *C. epigejos* bylo méně specifické v preferencích symbiotických AMF. Nejlepší růstová odezva byla pozorována u léčby naočkování s *Glomus intraradices*, *Glomus claroideum*.

V neposlední řadě je důležité říci, že *C. epigejos* může působit jako důležitý prostředek pro AMF distribuci a usnadnění mykorhizy vysázených stromů. Zejména u *Salix purpurea* se tráva zdá být jako zásadní ochranná rostlina pro dosažení úspěšné kořenové kolonizace.

Nedostatek růstové odpovědi semenáčků *C. epigejos* na ERM narušení nepodpořila hypotézu pozitivní role ERM propojení se zralými rostlinami ve vybudování a růstu sazenic. Navzdory tomu, že proces kolonizace byl zpomalen narušením ERM, růst sazenic *C. epigejos* nebyl ovlivněn ve většině procedur, což vyvrací předpokládanou roli ERM vazeb v podzemní interakci hostitelských rostlin.

Moje práce se pokusila shrnout poznatky o AM obecně, vysvětlit základní mechanismy toho symbiotického vztahu. Zaměřila se na AM u travních druhů rostlin, ovšem nejvíce byl kladen důraz na *C. epigejos*, kdy poznatky o AM u *C. epigejos* byly nalezeny především v pokusech týkajících se výsypek. Autoři se ve svých pracích shodnou, že role AM by měla být dále zkoumána a to i ve spojitosti s *C. epigejos*. Právě z důvodu menšího počtu informací o AM u *C. epigejos* navrhuji experiment pro svou budoucí diplomovou práci.

9 Přehled literatury a použitých zdrojů

Abbott L. K., Robson A. D., 1982: The role of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in agriculture and the selection of fungi for inoculation. *Crop and Pasture Science* 33/2 389-408.

Akyiama K., 2007: Chemical Identification and Functional Analysis of Apocarotenoids Involved in the Development of Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis. *Biosci. Biotechnol. Biochem* 71/6:1405-1414.

Allen E. B., Allenn M.F., 1986: Water relations of xeric grasses in the field- Interactions of mycorrhizas and competition. *New Phytologist* 104/4:559-571.

Allen M.F., 1991: The Ecology of Mycorrhizae. *Cambridge University Press, New York*.

Ammani K., Venkateswarlu K., Roa A.S., 1994: Vesicular-arbuscular mycorrhizae in grasses: Their occurrence, identity and development. *Phytomorphology* 44/3-4: 159-168.

Augé R. M., 2001: Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* 11/1: 390-415.

Azcón-Aguliar R. C., Bago B., 1994: Physiological characteristics of the host plant promoting an undisturbed functioning of the mycorrhizal symbiosis. In *Impact of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural ecosystems* : 47-60.

Baláž M., 2012: Mykorhizní symbiózy. *Přírodovědecká fakulta MU, Brno, online: <http://www.sci.muni.cz/~mykorrhiz/>, cit 5.2.2015.*

Baylis G. T. S., 1975: magnolioid mycorrhiza and mycotrophy in root systems derived from it. In *Endomycorrhizas; Proceedings of a Symposium*.

Becard G., Pfeffer P. E., 1993: Status of nuclear division in arbuscular mycorrhizal fungi during in vitro development. *Protoplasma* 174/1-2: 62-68.

Březina S., Koubek T., Münzbergová Z., Herben T., 2006: Ecological benefits of integration of *Calamagrostis epigejos* ramets under field conditions. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 201/6 461-467.

Brundrett M.C., 1991: Mycorrhizas in natural ecosystems. *Advances in Ecological Research* 21: 171- 313.

Brundrett M. C., 2002: **Coevolution** of roots and mycorrhizas of land plants. *New phytologist* 154/2:275-304.

Bonfante P., Requena N., 2011: Dating in the dark: how roots respond to fungal signals to establish arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Current opinion in plant biology* 14/4: 451-457.

Caporale A. G., Sarkar D., Datta R., Punamiya P., Violante A., 2014: Effect of arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomus* spp.) on growth and arsenic uptake of vetiver grass (*Chrysopogon zizanioides* L.) from contaminated soil and water systems. *Journal of soil science and plant nutrition* 14/4: 955-972.

Cavagnaro T. R., Smith F. A., Smith S. E., Jakobsen I., 2005: Functional diversity in arbuscular mycorrhizas: exploitation of soil patches with different phosphate enrichment differs among fungal species. *Plant, Cell & Environment* 28/5 642-650.

Collins C. D., Foster B. L., 2009: Community-level consequences of mycorrhizae depend on phosphorus availability. *Ecology* 90/9: 2567-2576.

Čepička I., Kolář F., Synek, 2007: Mutualismus: vzájemně prospěšná symbióza. *MŠMT ČR, Praha.*

Čuříková M., Látr A., 2006: Mykorhiza. *Katedra botaniky Přírodovědecké fakulty Univerity Palackého, Olomouc, online:*
<http://old.botany.upol.cz/prezentace/latr/Mykorhiza.pdf>, cit 2. 2. 2015

Dearnaley J. D., 2007: Further advances in orchid mycorrhizal research. *Mycorrhiza* 17/6: 475-486.

del Val C., Barea J. M., Azcón-Aguilar C., 1999: Assessing the tolerance to heavy metals of arbuscular mycorrhizal fungi isolated from sewage sludge-contaminated soils. *Applied soil ecology* 11/2: 261-269.

Diaz G., Honrubia M., 1995: Effect of native and introduced arbuscular mycorrhizal fungi on growth and nutrient uptake of *Lygeum spartum* and *Anthyllis cytisoides*. *Biologia plantarum* 37/1 121-129.

Dodd J. C., 1994: Approaches to the study of the extraradical mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi. In: *Impact of Arbuscular Mycorrhizas on Sustainable Agriculture and Natural Ecosystems* :147-166.

Dodd J. C., Rosendal S., 1996: The BEG Expert System - a multimedia identification system for arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 6/4: 275-278.

Dostál J., 1989: Nová květena Čssr 2, *Academia, Praha* .

- Ebel H., Rust D., Tronnier V., Böker D., Kunze, S., 1996:** Chronic precentral stimulation in trigeminal neuropathic pain. *Acta neurochirurgica* 138/11: 1300-1306.
- Edathil, T. T., Manian S., Udaiyan K., 1996:** Interaction of multiple VAM fungal species on root colonization, plant growth and nutrient status of tomato seedlings (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Agriculture, ecosystems & environment* 59/1: 63-68.
- Egerton-Warburton L.M., Querejeta J.I., Allen M.F., 2007:** Common mycorrhizal networks provide a potential pathway for the transfer of hydraulically lifted water between plants. *Journal of experimental botany* 586: 1473-1483.
- Eissenstat D. M., Newman E. I., 1990:** Seedling Establishment Near Large Plants: Effects of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizas on the Intensity of Plant Competition. *Functional Ecology* 4/1: 95-99.
- Endresz G., Somodi I., T. Kalapos T., 2013:** Arbuscular mycorrhizal colonisation of roots of grass species differing in invasiveness. *Community Ecology* 14/1: 67-76..
- Enkhtuya B., Rydlová J., Vosátka M., 2000:** Effectiveness of indigenous and non-indigenous isolates of arbuscular mycorrhizal fungi in soils from degraded ecosystems and man-made habitats. *Applied Soil Ecology* 14/3: 201-211.
- Enkhtuya B., Pöschl M., Vosátka M., 2005:** Native grass facilitates mycorrhizal colonisation and P uptake of tree seedlings in two anthropogenic substrates. *Water, air, and soil pollution* 166/1-4: 217-236.
- Evans, D. G., Miller M. H., 1990:** The role of the external mycelial network in the effect of soil disturbance upon vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization of maize. *New Phytologist* 114/1: 65-71 .
- Faceli, E., Facelli J.M., Smith S.E., Mclaughlin M.J., Parke J.L., Shawn W. Kaeppler, Sanders I.R., 1999:** Interactive effects of arbuscular mycorrhizal symbiosis, intraspecific competition and resource availability on *Trifolium subterraneum* cv. Mt. Barker. *New Phytologist* 141/3: 535-547.
- Francis R., Read D. J., 1994:** The contributions of mycorrhizal fungi to the determination of plant community structure. *Plant and soil*, 159/1: 11-25.
- Francis R., Read D. J., 1995:** Mutualism and antagonism in the mycorrhizal symbiosis, with special reference to impacts on plant community structure. *Canadian Journal of Botany*, 73/S1: 1301-1309.

Gange A. C., Brown V. K., & Farmer L. M., 1990: A test of mycorrhizal benefit in an early successional plant community. *New Phytologist*, 115/1: 85-91.

Gange, A. C., West H.M., 1994: Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and foliar-feeding insects in *Plantago lanceolata* L. *New Phytologist* 128/1: 79-87.

Gehrig H., Schüßler A., Kluge M., 1996: Geosiphon pyriforme, a fungus forming endocytobiosis with Nostoc (Cyanobacteria), is an ancestral member of the glomales: Evidence by SSU rRNA Analysis. *Journal of Molecular Evolution* 43/1: 71-81.

Giovannetti, M., Fortuna P., Citerinesi A. S., Morini S., Nuti M. P., 2001: The occurrence of anastomosis formation and nuclear exchange in intact arbuscular mycorrhizal networks. *New Phytologist* 151/3: 717-724.

Gould A. B., Hendrix J. W., Ferriss R. S., 1996: Relationship of mycorrhizal activity to time following reclamation of surface mine land in western Kentucky. I. Propagule and spore population densities. *Canadian Journal of Botany* 74/2: 247-261.

Grime J.P., Mackey J.M.L., Hillier S.H., Read D.J., 1987: Floristic diversity in a model system using experimental microcosms. *Nature* 328: 420-422.

Gryndler M., 2004: O soužití kořenů hub s kořeny rostlin. In: Mykorhiza v lesích a možnosti její podpory: sborník referátů: 15.-16. dubna 2009, Lidový dům, Frýdek-Místek: Česká lesnická společnost, 2009. *Zámek 1,28163, Kostelec nad černými les, s. 4-10.*

Gryndler M., Baláž M., Hršelová H., Jansa J., Vosátka M., 2004: Mykorhizní symbióza. O soužití hub s kořeny rostlin. *Academia, Praha*: 366s.

Gomez-Roldan V., Fermas S., Brewer P. B., Puech-Pagès V., Dun E. A., Pillot, J. P., Letisse F., Matusova R., Danoun S., Portais J.C., Bouwmeester H., Becard G., Beveridge A., Rameau C., Rochange, S. F., 2008: Strigolactone inhibition of shoot branching. *Nature* 455/7210: 189-194.

Harrison M. J., Dixon R., 1994: Spatial patterns of expression of flavonoid/isoflavonoid pathway genes during interactions between roots of *Medicago truncatula* and the mycorrhizal fungus *Glomus versiforme*. *The plant journal* 6/1: 9-20.

Hayman D. S., Tavares M., 1985: Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. *New Phytologist* 100/3: 367-377.

Heijne B., Van Dam D., Heil G. W., Bobbink R., 1996: Acidification effects on vesicular-arbuscular mycorrhizal (VAM) infection, growth and nutrient uptake of established heathland herb species. *Plant and Soil*, 179/2: 197-206.

Helgason T., Merryweather J. W., Denison J., Wilson P., Young J. P. W., & Fitter A. H., 2002: Selectivity and functional diversity in arbuscular mycorrhizas of co-occurring fungi and plants from a temperate deciduous woodland. *Journal of Ecology* 90/2 371-384

Hetrick B. D., Wilson G. T., Hartnett D. C., 1989: Relationship between mycorrhizal dependence and competitive ability of two tallgrass prairie grasses. *Canadian Journal of Botany* 67/9: 2608-2615.

Hodge A., 2003: N capture by *Plantago lanceolata* and *Brassica napus* from organic material: the influence of spatial dispersion, plant competition and an arbuscular mycorrhizal fungus. *Journal of experimental botany* 54/391: 2331-2342.

Huynh T. T., Thomson R., Mclean C. B., Lawrie A. C., 2009: (Orchidaceae). *Annals of Botany* 104/4:757-765.

Janos D. P., 1980: Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica*, 12:56-64.

Janoušková M., Seddas P., Mrnka L., van Tuinen D., Dvořáčková A., Tollot M., Vosatka M., Gollotte A., 2009: Development and activity of *Glomus intraradices* as affected by co-existence with *Glomus claroideum* in one root system. *Mycorrhiza* 19/6: 393-402.

Jansa J., Smith F. A., Smith S. E., 2008: Are there benefits of simultaneous root colonization by different arbuscular mycorrhizal fungi? *New Phytologist* 177/3: 779-789.

Jasper D. A., Abbott L. K., Robson A. D., 1989: Soil disturbance reduces the infectivity of external hyphae of vesicular—arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 112/1 93-99.

Johansen A., Jensen E.S., 1996: Transfer of N and P from intact or decomposing roots of pea to barley interconnected by an arbuscular mycorrhizal fungus. *Soil Biology and Biochemistry* 28/1 73-81.

Johnson N.C., Graham J. H., Smith F. A., 1997: Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytologist* 135/4: 575-586.

Johnson N.C., Rowland D.L., Corkidi L., Egerton-Warburton L.M., Allen E.B., 2003: Nitrogen enrichment alters mycorrhizal allocation at five mesic to semiarid grasslands. *Ecology* 84/7: 1895-190.

Kai W., Zhiwei Z., 2006: Occurrence of arbuscular mycorrhizas and dark septate endophytes in hydrophytes from lakes and streams in southwest China. *Int Rev Hydrobiol* 91: 29–37.

Kašpar J., Horešová L., 2002: Velkoplošné rekultivace výsypkových těles. *DIAMO státní podnik, Stráž pod Ralskem, online: http://slon.diamo.cz/hpvt/2002/sekce/zahlazovani/Z15/P_15.htm, cit. 5.3.2015*

Khasa, P. D., Hambling B., Kernaghan G., Fung M., Ngimbi E., 2002: Genetic variability in salt tolerance of selected boreal woody seedlings. *Forest Ecology and Management* 165/1: 257-269.

Killham K., Firestone M. K., 1983: Vesicular arbuscular mycorrhizal mediation of grass response to acidic and heavy metal depositions. *Plant and Soil* 72/1:39-48.

Klironomos J.N., 2002: Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. *Nature* 417/6884: 67-70.

Klironomos J.N., 2003: Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecology* 84/9: 2292-2301.

Koide R. T., Wu T., 2003: Ectomycorrhizas and retarded decomposition in a *Pinus resinosa* plantation. *New Phytologist* 158/2:401-407.

Koide R., Mosse B., 2004: A history of research on arbuscular mycorrhiza. *Mycorrhiza* 14/3:145-163.

Kolařík J., 2010: Péče o dřeviny rostoucí mimo les. *ČSOP, Vlašim*.

Kováč M.G., Bagi I., 2001: Mycorrhizal status of plants in a mixed deciduous forest from the Great Hungarian Plain with special emphasis on the potential mycorrhizal partners of *Terfezia terfezioides* (Matt.) Trappe (Pezizales). *Phyton* 41/2: 161-168.

Kovács M.G., Szigetvári Cs., 2002: Mycorrhizae and other root-associated fungal structures of the plants of a sandy grassland on the Great Hungarian Plain. *Phyton* 42/2: 211-223.

Malcová R., Vosátka M., Albrechtová J., 1999: Influence of arbuscular mycorrhizal fungi and simulated acid rain on the growth and coexistence of the grasses *Calamagrostis villosa* and *Deschampsia fleuosa*. *Plant soil* 207/1: 45-57.

Malcova R., Albrechtova J., Vosatka M., 2001: The role of the extraradical mycelium network of arbuscular mycorrhizal fungi on the establishment and growth of *Calamagrostis epigejos* in industrial waste substrates. *Applied soil ecology* 18/21: 29 - 142.

Martins M. A., Cruz A. F., 1998: The role of the external mycelial network of arbuscular mycorrhizal fungi III. A study of nitrogen transfer between plants interconnected by a common mycelium. *Revista de microbiologia* 29/4 289-294.

Medve R.J., 1984; The mycorrhizae of pioneer species in disturbed ecosystems in western Pennsylvania. *American Journal of Botany* 71: 787-794.

Merryweather J. W., Fitter A.H., 1998: Patterns of arbuscular mycorrhiza colonisation of the roots of *Hyacinthoides non-scripta* after disruption of soil mycelium. *Mycorrhiza* 8/2 :87-91.

Miller R. M., Lodge D.J., 1997: Fungal responses to disturbance: agriculture and forestry. *The mycota* 4: 65-84.

Miller R. M., Jastrow J. D., 1992: The role of mycorrhizal fungi in soil conservation. *Mycorrhizae in sustainable agriculture* : 29-44.

Molnár Z., Biró M., Bartha S., Fekete G., 2012: Past trends, present state and future prospects of Hungarian forest-steppes. In *Eurasian steppes. Ecological problems and livelihoods in a changing world* 6: 209-252.

Moora M., Zobel M., 1996: Effect of arbuscular mycorrhiza on inter- and intraspecific competition of two grassland species. *Oecologia* 108/1: 79–84.

Mosse B., 1953: Fructifications associated with Mycorrhizal Strawberry Roots. *Nature* 171/4361: 974-975

Munkvold L., Kjoller R., Vestberg M., Rosendahl S., Jakobsen I., 2004: High functional diversity within species of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 164/2: 357-364.

Nagahashi G., Douds D. D., 2011: The effects of hydroxy fatty acids on the hyphal branching of germinated spores of AM fungi. *Fungal biology* 115/4: 351-358.

Newman E. I., Reddel P., 1987: The distribution of mycorrhizas among families of vascular plants. *New Phytologist* 106/4: 745-751.

Nicolson TH., 1967: Vesicular-arbuscular mycorrhiza-a universal plant symbiosis. *Sci. Prog.* 55/220: 561-581.

Noyd R. K., Pflieger F. L., Russelle M. P., 1995: Interactions between native prairie grasses and indigenous arbuscular mycorrhizal fungi: implications for reclamation of taconite iron ore tailing. *New Phytologist* : 651-660.

Ocampo J. A., 1980: Effect of crop rotations involving host and non-host plants on vesicular-arbuscular mycorrhizal infection of host plants. *Plant and Soil* 56/2: 283-291.

Ocampo J. A., 1986: Vesicular-arbuscular mycorrhizal infection of “host” and “non-host” plants: effect on the growth responses of the plants and competition between them. *Soil Biology and Biochemistry*, 18/6: 607-610.

Pearson M. N., Bjornson R. M., Ahrens C., Rohrmann G. F., 1993: Identification and characterization of a putative origin of DNA replication in the genome of a baculovirus pathogenic for *Orgyia pseudotsugata*. *Virology* 197/2: 715-725.

Pirozynski K. A., Dalpé Y., 1989: Geological history of the Glomaceae with particular reference to mycorrhizal symbiosis. *Symbiosis* 7: 1-36.

Pringle A., Bever J. D., Gardes M., Parrent J. L., Rillig M. C., Klironomos J. N., 2009: Mycorrhizal symbioses and plant invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 699-715.

Püschel D., Rydlová J., Vosátka M., 2007a: Mycorrhiza influences plant community structure in succession on spoil banks. *Basic and Applied Ecology* 8/6: 510-520.

Püschel D., Rydlová J., Vosátka M., 2007b: The development of arbuscular mycorrhiza in two simulated stages of spoil-bank succession. *Applied soil ecology* 35/2: 363-369.

Pyšek P., 2001: Past and future of predictions in plant invasions: a field test by time. *Diversity and Distributions* 7/3: 145-151.

Read D. J., Koucheki H. K., Hodgson J., 1976: Vesicular-arbuscular mycorrhiza in natural vegetation systems. *New Phytologist*, 77/3: 641-653.

Remy W., Taylor T. N., Hass H., Kerp H., 1994: Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91/25: 11841-11843.

Renker C., Blanke V., Buscot F., 2005: Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in grassland spontaneously developed on area polluted by a fertilizer plant. *Environ Pollut* 135/2: 255–266.

Rilling M.C., Giasson P., Karam A., Jaouich A., Bethlenfalvay G.J., Linderman R.G., 2004: Arbuscular mycorrhizae, glomalin, and soil aggregation. *Canadian Journal of Soil Science* 84/4: 355-363.

Rydlová J., Vosátka M., 2000: Sporulation of symbiotic arbuscular mycorrhizal fungi inside dead seeds of a non-host plant. *Symbiosis* 29/3: 231-248.

Rydlová J., Vosátka M., 2001: Associations of dominant plant species with arbuscular mycorrhizal fungi during vegetation development on coal mine spoil banks. *Folia Geobotanica* 36/1: 85-97.

Sánchez-Castro I., Ferrol N., Cornejo P., Barea J. M., 2012: Temporal dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi colonizing roots of representative shrub species in a semi-arid Mediterranean ecosystem. *Mycorrhiza* 22/6: 449-460.

Scheublin T. R., Van Logtestijn R. S., Van Der Heijden M. G., 2007: Presence and identity of arbuscular mycorrhizal fungi influence competitive interactions between plant species. *Journal of Ecology* 95/4: 631-638.

Schüßler A., 2002: Molecular phylogeny, taxonomy, and evolution of Geosiphon pyriformis and arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil* 244: 75-83

Sekera P., Obdržálek J., Ponert J., 2006: Orchideje v zahradě. *Grada publishing, Praha.*

Selosse M. A., Le Tacon F., 1998: The land flora: a phototroph-fungus partnership?. *Trends in Ecology & Evolution* 13/1: 15-20.

Smith S.E., Read D.J., 1997: Mycorrhizal Symbiosis. *Academic Press, London.*

Smith S.E., Read D.J., 2008: Mycorrhizal symbiosis. *Academic Press, Amsterdam.*

Sparling G. P., Tinker P. B., 1975: Mycorrhizas in Pennine grassland. In *Endomycorrhizas; Proceedings of a Symposium.*

Sparling G. P., Tinker, P. B., 1978: Mycorrhizal infection in Pennine grassland. I. Levels of infection in the field. *Journal of Applied Ecology* 15: 943-950.

Stahl P. D., Christensen M., 1991: Population variation in the mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*: breadth of environmental tolerance. *Mycological Research* 95/3: 300-307.

Sýkorova Z., Ineichen K.; Wiemken A.; Redecker D., 2007: The cultivation bias: different communities of arbuscular mycorrhizal fungi detected in roots from the field, from bait plants transplanted to the field, and from a greenhouse trap experiment. *Mycorrhiza* 18/1: 1-14.

Sylvia D.M., S.E. Williams S.E., 1992: Vesiculararbuscular mycorrhizae and environmental stress. *Mycorrhizae and Sustainable Agriculture* 54: 101-124.

Šmilauer P., Šmilauerová M., 2000: Effect of AM symbiosis exclusion on grassland community composition. *Folia Geobotanica* 35/1: 13-25.

Thompson K., Hodgson J. G., Rich T. C., 1995: Native and alien invasive plants: more of the same? *Ecography*, 18/4: 390-402.

Titus, J., Del Moral R., 1998: The role of mycorrhizal fungi and microsites in primary succession on Mount St. Helens. *American Journal of Botany* 85/3: 370-370.

Titus J. H., Lepš J., 2000: The response of arbuscular mycorrhizae to fertilization, mowing, and removal of dominant species in a diverse oligotrophic wet meadow. *American Journal of Botany* 87/3: 392-401.

Trappe J.M., 1987: Phylogenetic and ecologic aspects of mycotrophy in the angiosperms from an evolutionary standpoint. *Ecophysiology of VA mycorrhizal plants* : 5-25.

Urcelay C., Diaz S., 2003: The mycorrhizal dependence of subordinates determines the effect of arbuscular mycorrhizal fungi on plant diversity. *Ecology Letters* 6/5: 388-391.

Van Der Heijden M. G., Bardgett R. D., Van Straalen N. M., 2008: The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology letters* 11/3 296-310.

Vierheilig H., 2004: Regulatory mechanisms during the plant arbuscular mycorrhizal fungus interaction. *Canadian Journal of Botany* 82/8: 1166-1176.

Vogelsang K. M., Bever, J. D., 2009: Mycorrhizal densities decline in association with nonnative plants and contribute to plant invasion. *Ecology* 90/2: 399-407.

Vosatka M., Dodd J.C., 1998: The role of different arbuscular mycorrhizal fungi in the growth of *Calamagrostis villosa* and *Deschampsia flexuosa*, in experiments with simulated acid rain. *Plant and Soil* 200/2: 251-263.

Vosatka M., Jansa J., Regvar M., Sramek F., Malcova R., 1999: Inoculation with mycorrhizal fungi-a feasible biotechnology for horticulture. *PHYTON-HORN* 39/3: 219-224.

Wang M.Y., Hu L.B., Wang W.H., Liu S.T., Li M., Liu R.J., 2009: Influence of long-term fixed fertilization on diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Pedosphere* 19/5: 663-672.

Wright S. F., Upadhyaya A., 1996: Extraction of an abundant and unusual protein from soil and comparison with hyphal protein of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Sci* 161/9 575-58.

Wright S. F., Franke-Snyder, Morton M.J., Upadhyaya J. B., 1996: Time-course study and partial characterization of a protein on hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi during active colonization of roots. *Plant Soil* 181/2: 193-203.

Wright S. F., Upadhyaya A., 1998: A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and soil* 198/1: 97-107.

Wright E. F., Coates K. D., Canham C. D., Bartemucci P., 1998: Species variability in growth response to light across climatic regions in northwestern British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research* 28/6: 871-886.