

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie a geografie se zaměřením na vzdělávání



Michaela Nevěčná

Význam mykorhizních hub v primární sukcesi

The importance of mycorrhizal fungi in primary
succession

Bakalářská práce

Vedoucí závěrečné práce: doc. RNDr. Zuzana Münzbergová, PhD.

Praha, 2013

Poděkování

Na tomto místě bych ráda poděkovala své školitelce doc. RNDr. Zuzaně Münzbergové, PhD. za odbornou pomoc a přátelský přístup během psaní této bakalářské práce. Velký dík patří také mým rodičům za jejich trpělivost a podporu během mého studia.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci na téma Význam mykorhizních hub v primární sukcesi zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla použita k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V dne

Podpis:

Obsah

1. Úvod	1
2. Sukcese a její význam	2
3. Faktory ovlivňující primární sukcesi vegetace	5
3.1. Podloží a jeho vlastnosti.....	5
3.2. Podnebí	6
3.3. Šíření semen.....	6
3.4. Interakce mezi rostlinami.....	7
3.5. Interakce rostlin s jinými organismy	8
4. Mykorhizní symbióza	10
4.1. Arbuskulární mykorhizní symbióza	11
4.1.1. Kolonizace kořene arbuskulární mykorhizní houbou.....	12
4.2. Ektomykorhizní symbióza.....	14
4.2.1. Kolonizace kořene ektomykorhizní houbou.....	14
4.3. Mykorhizní symbióza se zástupci řádu <i>Ericales</i>	15
4.4. Orchideoidní mykorhizní symbióza	16
5. Faktory ovlivňující mykorhizní houby a vznik mykorhizní symbiózy	17
5.1. Podloží a jeho vlastnosti.....	17
5.2. Interakce mykorhizních hub s jinými organismy.....	18
5.3. Šíření rozmnožovacích částic	19
6. Význam mykorhizních hub v primární sukcesi	20
6.1. Usnadnění příjmu fosforu (P).....	20
6.2. Usnadnění příjmu dusíku (N)	21
6.3. Zvýšení odolnosti proti suchu	22
6.4. Vliv mykorhizních hub na strukturu rostlinného společenstva.....	22
6.5. Vliv mykorhizní symbiózy na vztahy mezi rostlinami	24
6.6. Význam mykorhizní symbiózy na substrátech s vysokým obsahem kovů	25
7. Metody práce s mykorhizními houbami využívané v primární sukcesi	27
7.1. Inokulace	27
7.2. Určení mykorhizního inokulačního potenciálu (MIP).....	28
7.3. Hodnocení závislosti rostlin na mykorhizní symbióze.....	29
8. Závěr	31
9. Seznam použité literatury	33

Abstrakt

Primární sukcese je poměrně dlouhodobý proces osídlení určitého území, které dosud nikdy nebylo ovlivněno žádnou biotickou složkou prostředí. Existuje mnoho faktorů ovlivňujících primární sukcesí. Jedním z nich jsou mykorrhizní houby. Právě vytvoření mykorrhizní symbiózy, tedy mutualistického vztahu mezi rostlinami a mykorrhizními houbami, může být důležitým faktorem usnadňujícím vytvoření vegetačního pokryvu. Pro rostliny tato symbióza znamená zlepšený příjem živin, ochranu před toxickými těžkými kovy nebo výhodu v konkurenčním boji s nemykorrhizními rostlinami. Houby jako nefotosyntetizující organismy získávají od rostlin asimiláty. Usměrnování primární sukcese pomocí přidávání mykorrhizních hub může mít v budoucnu velký význam při rekultivaci těžbou zasažených území a má potenciál nahradit alespoň částečně technické rekultivace.

Klíčová slova: primární sukcese, mykorrhizní symbióza, mykorrhizní houby, výsypka

Abstract

Primary succession is a relatively long-term process of colonization of a certain area, which has never been influenced by any biotic environmental elements. There are many factors that influence primary succession. One of them are mycorrhizal fungi. Establishment of mycorrhizal symbiosis, i. e. a mutualistic relationship between plants and mycorrhizal fungi, can be an important factor facilitating development of vegetation cover. Plants profit from mycorrhizal symbiosis thanks to increased nutrient acquisition, protection against toxic heavy metals or an advantage in a competition with non-mycorrhizal plants. Being non-photosynthetic organisms, fungi gain assimilates from the plants. Modification of the course of primary succession by adding mycorrhizal fungi can have a big importance in reclamation of the areas damaged by mining and there is a potential to substitute, at least partly, technical reclamations.

Key words: primary succession, mycorrhizal symbiosis, mycorrhizal fungi, spoil bank

1. Úvod

Mykorhizní symbióza neboli mutualistický vztah mezi mykorhizními houbami a kořeny rostlin podle Harrisona (2005) existoval ještě dříve, než se rostlinám vyvinuly kořeny. Zdá se také, že právě tento vztah ulehčil rostlinám jejich přechod na souš (Redecker et al. 2000). I z těchto poznatků lze usuzovat na velký význam, který měly a mají mykorhizní houby pro rostliny. Není tedy překvapením, že v mykorhizní symbióze žije naprostá většina druhů cévnatých rostlin (Regvar et al. 2003).

Primární sukcese jako proces obnovy člověkem narušených stanovišť může být ponechána zcela bez zásahu člověka, nebo je s ní manipulováno pomocí různých technických opatření. Zatímco v Nizozemí či Německu převládá spontánní sukcese, ve střední Evropě převažují právě technická opatření (Prach, Pyšek 2001). Jejich výhodou je hlavně rychlost vytvoření vegetačního krytu, jež může sloužit jako protierozní opatření. Spontánní sukcese je sice poměrně pomalá, nicméně druhy schopné kolonizovat nově vzniklé stanoviště jsou na rozdíl od uměle vysazených adaptovány na podmínky, které na stanovišti panují. Takto vzniklá společenstva mají vyšší přírodní hodnotu a jsou méně náchylná k invazi nepůvodních druhů (Prach, Hobbs 2008).

Mykorhizní symbióza může usnadňovat rostlinám kolonizaci území v primární sukcesi, ať jde o sukcesi spontánní, či sukcesi ovlivněnou zásahem člověka. Děje se tak pomocí rozsáhlé myceliální sítě, jež má schopnost zvýšit příjem živin či vody přijímané rostlinou, a tím zmírnit abiotický stres panující na stanovišti. Mykorhizní symbióza může hrát významnou roli v redistribuci živin mezi jedním i více druhy rostlin a v raných fázích primární sukcese usnadňuje kompetici s druhy nemykorhizními, a tak zvyšuje druhovou bohatost stanoviště.

Cílem této bakalářské práce je shrnout poznatky týkající se významu mykorhizních hub v primární sukcesi. Mykorhizní houby jsou jedním z faktorů, nikoliv však jediným ovlivňujícím primární sukcesi. Z tohoto důvodu jsem se zaměřila na biotické i abiotické faktory, které hrají v sukcesi významnou roli. Zvláštní pozornost jsem věnovala procesu vzniku mykorhizní symbiózy a faktorům, které ji ovlivňují, s důrazem na arbuskulární mykorhizní symbiózu jako na převládající typ mykorhizní symbiózy v prvních fázích primární sukcese.

2. Sukcese a její význam

Sukcesí se zabýval už roku 1916 americký ekolog Clements, který formuloval zákonitosti, podle nichž se všechna místa na povrchu zemském pokrývají vegetací. Výjimku tvoří ty, jež mají zcela extrémní podmínky, jako např. extrémní hodnoty teplot, vlhkosti, půdního chemismu, mechanických vlivů či osvětlení (Míchal 1992).

Sukcesi chápeme jako postupnou kontinuální kolonizaci stanoviště populacemi určitých druhů. Ta může být doprovázena vymíráním jiných druhů. Sukcese může trvat desítky i stovky let a v ideálním případě končí tzv. klimaxem. Nejčastějším typem klimaxu je klimatický klimax. Bývá ovlivněn vývojovým stavem půd a právě klimatickými podmínkami (Townsend et al. 2010). Pokud podmínky prostředí neumožňují vytvoření bohatších půd, vzniká „edafický klimax“. Mezi stanoviště, kde je klimax podmíněn edaficky, patří např. zamokřená stanoviště nebo naopak velmi teplá a suchá (xerothermní) stanoviště (Míchal 1992).

Sukcese často bývá spojována s rostlinnou složkou, ale může probíhat stejně tak u ostatních organismů. Sukcese různých skupin organismů většinou neprobíhají v přírodě odděleně, ale navzájem se doplňují. Sukcese vegetace bývá následována sukcesí fauny, anebo naopak druhová skladba a aktivita živočichů podmiňuje vznik některých rostlinných druhů (Townsend et al. 2010).

Sukcesi rozlišujeme na primární a sekundární. O primární sukcesí mluvíme, pokud území nebylo dosud ovlivněno žádnou z biotických složek prostředí. Ke vzniku takových území dochází po ústupu ledovce, po ukončení těžby v dolech nebo po zalití území lávou ze sopečné erupce. (Míchal 1992).

Primární sukcesie je tedy proces rozvoje ekosystému vznikajícího na neúrodných plochách, na nichž došlo k odstranění jakékoliv biologické aktivity. Primární sukcesie začíná, když rostliny, zvířata nebo mikroorganismy kolonizují nově vzniklý povrch. Proces je ovlivněn lokálními podmínkami a historií místa. Všechny nové povrchy, jež jsou vytvořeny na zemském povrchu například po ústupu ledovce nebo po výbuchu sopky, jsou původně bez života. Primární sukcesie je proces navracející do těchto systémů život, a tak lze říci, že všechna společenstva rostlin, živočichů a půdní společenstva jsou výsledkem primární sukcesie (Walker, del Moral 2003).

Pokud na stanovišti dojde k úplnému nebo částečnému odstranění druhů vlivem některých přírodních faktorů (požárem, záplavou, vichřicí), ale zachová se vyvinutá půda a také semena, spory nebo larvy, proces, který nastává, se nazývá sekundární sukcese (Míchal 1992).

Dnes se o sukcesi mluví hlavně v souvislosti se zvyšující se antropogenní činností. Sukcese je chápána jako nástroj obnovy člověkem narušených stanovišť. Využívá se v mnoha rekultivačních projektech, ať už je využita spontánní sukcese, nebo jsou druhy, které budou použity pro sukcesi, cíleně vybrány člověkem (Prach, Pyšek 2001).

V některých případech je výhodné sloučit oba přístupy. Na území, které je ohroženo erozí, lze záměrně zasít druhy vyskytující se v okolí, a tak podpořit rychlost růstu těchto druhů, které budou sloužit jako prevence pro možné sesouvání půdy. Na okolním rovinném území pak ponecháme volný průběh primární sukcese. Po několika letech vzájemného přenosu semen z jednoho území na druhé dojde k druhovému sloučení těchto ploch tak, že nelze poznat, která z ploch byla ovlivněna zásahem člověka (Baasch et al. 2012).

Srovnáme-li spontánní sukcesi se sukcesí ovlivněnou člověkem, pak o spontánní sukcesi platí, že bývá levnější, poměrně rychlá, invazivní druhy se zde objevují v menším počtu a plochy takto osídlené mají větší přírodní hodnotu. Na druhé straně je spontánní sukcese ohrožována expanzí ruderalních druhů trav (*Calamagrostis epigejos*), které mohou vytlačovat ostatní druhy rostlin, a některé sukcesní dominanty mohou být zdrojem alergenů ve formě pylu (*Betula pendula*) (Prach, Pyšek 2001).

Při obnově člověkem narušených stanovišť jsou možná následující řešení:

- a) Zcela se spolehnout na primární sukcesi
- b) Přijmout technická opatření
- c) Kombinovat oba předcházející způsoby a manipulovat se spontánní sukcesí

Při výběru řešení je nutné mít na zřeteli, kdy a za jakých podmínek se můžeme spolehnout na spontánní sukcesi a kdy se neobejdeme bez využití technických opatření (odstranění půdy, ameliorace). Dále je třeba zvážit, jaké máme na rekultivovaném území cíle, jaká je poloha místa a jaké zdroje diaspor se v jeho okolí vyskytují.

Prach a Hobbs (2008) se domnívají, že primární sukcese by měla být preferována před technickou rekultivací. Technická rekultivace by měla být využívána pouze na místech, jejichž abiotický práh nepřipouští primární sukcesí.

Prach a Walker (2011) zmiňují další důvody, které nás vedou ke studiu sukcese. Studium tohoto ekologického fenoménu nám může objasnit otázky týkající se ztráty biodiverzity, klimatických změn a invazních druhů. Biodiverzita je ohrožována destrukcí a zabíráním habitatů (stanovišť) člověkem. Je pro nás tedy důležité zabývat se sukcesí u ohrožených druhů, neboť můžeme pomocí různých pokusů sledovat odpověď ohrožených druhů na lokální disturbance a můžeme rozeznat, v jakých stádiích života jsou tyto rostliny nejvíce ohroženy vyhynutím. Zkoumáním sukcese a vytvořením sítě výzkumných ploch lze dobře zjistit vliv klimatických změn na populace a také na procesy probíhající v ekosystémech. Výzkum sukcese nám ukazuje vliv invazních druhů na průběh sukcese a důsledky jejich šíření. Díky těmto poznatkům můžeme určit, jaká sukcesní stadia jsou náchylná k invazi a jaké jsou prahové podmínky pro invazi nepůvodních druhů.

3. Faktory ovlivňující primární sukcesí vegetace

Názory na důležitost jednotlivých faktorů ovlivňujících primární sukcesí se poměrně liší. Nicméně závislost mezi způsobem, jakým se vyvíjí primární sukcese, a podmínkami prostředí, ať už abiotickými nebo biotickými, byly prokázány v mnoha studiích (např. Walker, del Moral 2003). Mezi abiotické podmínky jsou řazeny půdní vlastnosti (např. pH, obsah vody), klima atd., mezi biotické pak interakce mezi organismy, schopnost šíření rozmnožovacích částic atd.

3.1. Podloží a jeho vlastnosti

Typ podloží a půdní vlastnosti jsou jedním ze základních abiotických faktorů ovlivňujících primární sukcesí. V některých případech (například po ústupu ledovce, nebo po výbuchu sopky) může však zcela chybět. Její vytvoření je jednou ze základních podmínek pro následnou sukcesí rostlin, živočichů i dalších organismů na takto vzniklá místa (Walker, del Moral 2003).

Mezi půdní vlastnosti ovlivňující primární sukcesí patří pH. Ve většině případů pH půdy během primární sukcese klesá. Je to způsobeno postupnou akumulací organických kyselin. Vulkanické sedimenty jsou zásadité po celou dobu trvání substrátu (Walker, del Moral 2003). Při výzkumu prováděném v České republice na stanovištích, které byly výrazně ovlivněny lidskou činností (pískovny, výsypky, rekultivovaná stanoviště), bylo prokázáno, že na zásaditých půdách se vyskytuje více druhů než na půdách kyselých. Počet druhů na zásaditých půdách také stoupá se zvyšující se teplotou. Naproti tomu u půd kyselých nebyl pozorován žádný vliv klimatu na počet druhů (Prach et al. 2007). Vliv pH potvrzuje také Alday et al. (2011) zabývající se restaurovanými uhelnými doley ve Španělsku. Zároveň rozlišuje několik skupin rostlin podle odpovědi na pH. Některé druhy rostlin nejsou pH vůbec ovlivněny, jiné reagují na zvýšení pH zvýšením pokryvnosti stanoviště, jiné naopak snížením.

Řehouňková a Prach (2008) poukazují na důležitost půdní vlhkosti pro průběh primární sukcese v opuštěných šterkovnách. Právě půdní vlhkost je pro ně hlavní abiotický faktor určující vznik určitého rostlinného společenstva v primární sukcesí.

Textura půdy ovlivňuje dostupnost vody pro kořeny rostlin. Půdy obsahující velká zrna (písčité půdy) propouští velmi snadno vodu a ta je pak nedostupná pro rostliny. Pokud jsou ovšem zrna příliš malá (jílovité půdy), dochází k opačnému extrému a voda

se špatně vsakuje. Navíc u jemnozrnných půd s póry menšími než 0,2 mikrometru je voda vázána kapilárními silami, které jsou tak velké, že znemožňují příjem vody kořeny (Slavíková 1986).

Další abiotickým faktorem je svažítost terénu. Sukcese probíhá nejpomaleji na plochách s velkým sklonem. Raná sukcesní stádia zaostávají ve svém vývoji o deset let na těchto plochách oproti stavu v méně svažitém terénu. Důvodem jsou špatné podmínky pro udržení diaspor, ty jsou často odnášeny srážkovou vodou. Dalším problémem je častá eroze, která brání vytvoření souvislého rostlinného pokryvu (Novák, Prach 2003).

3.2. Podnebí

Podnebí neboli klima lze definovat jako sezónní chod záření, teploty a srážek, který určuje převažující typ suchozemské vegetace a ovlivňuje vlastnosti půdy. Podnebí je nejdůležitějším faktorem řídícím rozmístění hlavních vegetačních typů na globálním měřítku, zatímco v menším měřítku se uplatňuje typ půdy nebo expozice. Na druhé straně také vegetace ovlivňuje klima, a to například fyzikálními změnami zemského povrchu, jako je drsnost povrchu (Brovkin 2002).

Na začátku sukcese se uplatňují druhy s širokou ekologickou nikou (ruderální druhy). Později se objevují druhy více specializované. Jedním z faktorů, který podmiňuje kolonizaci stanoviště specializovanými druhy, je makroklima. V článku Nováka a Pracha (2003) je za makroklima považován vztah mezi průměrnou roční teplotou a průměrnými ročními srážkami. Druhy se na stanovišti vyskytují právě podle kombinace těchto dvou faktorů.

3.3. Šíření semen

Jednou ze základních podmínek pro vytvoření vegetace v raných stádiích primární sukcese je šíření diaspor z okolí. Prostředí obklopující tato stanoviště jsou tedy hlavním zdrojem diaspor a z toho vyplývá poměrně velká druhová shoda mezi sukcesním stanovištěm a jeho okolím (Novák, Prach 2003). Tyto druhy bývají šířeny nejčastěji pomocí větru, živočichů, vody, ale také člověka.

Asi nejčastějším způsobem je šíření semen větrem. Vyskytuje se téměř u všech druhů rostlin a ty mají díky tomuto způsobu šíření velký potenciál migrovat i na velké vzdálenosti. Limitující pro tento způsob šíření může být hmotnost a také tvar semen.

Na druhé straně, pokud mají semena různé struktury, např. okřídlení, dochází k rychlejšímu šíření (Bakker et al. 1996).

Zvířata mohou také pasivně šířit semena rostlin. Nejčastěji se tak děje přichycením na srst. Mnohem lépe jsou tímto mechanismem přenášena semena, která mají vyvinuté různé háčky nebo přichytné ostny, na rozdíl od semen hladkých. Většina pasoucích se zvířat šíří semena i prostřednictvím trusu. Zde ale hrozí nebezpečí poškození semen během průchodu trávicím traktem. Jiní živočichové, jako například myši nebo ptáci, je aktivně sbírají jako svou potravu. Již méně častým typem šíření semen je šíření vodou. Dochází k němu při srážkové činnosti, vodou v řece, či sedimenty, kterými nese, nebo při povodni.

Při využití technické rekultivace dochází k přenosu semen také pomocí těžké techniky (Bakker et al. 1996).

3.4. Interakce mezi rostlinami

Interakce mezi rostlinami se pohybují od mutualistických až po antagonistické. Vztahy uvnitř společenstva rostlin jsou ovlivněny životní fází jedinců, jejich fyziologickým stavem, interakcemi s ostatními organismy i mezi rostlinami navzájem a nezanedbatelné jsou také abiotické podmínky. Právě interakce mezi rostlinami jsou jedním z faktorů určujících vývoj rostlinného společenstva (Callaway, Walker 1997).

Úlohou prvních rostlin osidlujících disturbované území je zlepšit podmínky pro později se vyskytující druhy. Tyto rostliny mohou zmírnit nepříznivé půdní podmínky nebo ovlivnit také populace herbivorů. Vytvářením stínu snižují půdní teplotu a odpařování vody (Padilla, Pugnaire 2006).

Již v raných stádiích primární sukcese lze pozorovat tzv. nurse effect (Wood, del Moral 1987). Některé rostliny (nurse plants) chrání semena jiných druhů před stresovými faktory, jako je spásání herbivory, vysoké či naopak nízké teploty nebo sucho. Také podporují jejich klíčení a usnadňují jejich infekci mykorhizními houbami. Na druhé straně mohou tyto nurse plants limitovat ostatní rostliny vytvářením stínu a tedy nedostatkem světla, nebo mohou vylučovat alelopatické látky omezující vývoj semen. Interakce mezi nurse plants a ostatními druhy je závislá na podmínkách prostředí, ve kterém se vyskytují (Holmgren et al. 1997).

Zatímco pozitivní interakce jsou pozorovány hlavně v počátečních fázích vývoje společenstva, negativní, jako mezidruhová kompetice, se stávají výraznější v pozdějších stádiích (Raevel et al. 2012). Kompetice mezi rostlinami je největší zhruba uprostřed vývoje primární sukcese, kdy hustota rostlin na stanovišti bývá nejvyšší. V této fázi spolu soutěží hlavně o světlo a živiny. Nicméně kompetice se objevuje již v prvních fázích primární sukcese, kdy mezi sebou kořeny rostlin soutěží o zdroje, jež jsou v nedostatku (Walker, del Moral 2003).

3.5. Interakce rostlin s jinými organismy

Rostliny jsou ovlivňovány také dalšími organismy, jako jsou bakterie, různí herbivoři či mykorhizní houby. První rostliny na stanovišti v primární sukcesi však většinou mykorhizní symbiózu netvoří. S postupnou sukcesí vhodných hostitelských rostlin dochází k rozvoji mykorhizních hub. Mykorhizní symbióza se vytváří během několika prvních let. V následujícím období se zvyšuje množství organické hmoty a živin. To vede ke snížení počtu mykorhizních asociací. Po nějaké době se ovšem živiny mohou stát imobilní v důsledku hromadění biomasy produkované organismy. V této fázi se mykorhizní asociace stává znovu důležitou (Vosátka et al. 1998). Mykorhizní symbiózou a jejím vlivem na primární sukcesi se budu podrobněji zabývat v dalších částech své bakalářské práce.

Dalším členem mykorhizní asociace se zdají být tzv. helper bacteria, které pomáhají při vzniku a ustanovení mykorhizy (Garbaye 1994). Tyto bakterie pravděpodobně produkují růstové faktory způsobující klíčení spor a růst mycelia. Zvyšují větvení kořene a hyfám usnadňují kolonizaci (Frey-Klett et al. 2007). Ovlivňují tedy oba symbiotické partnery. Bakterie kolonizují povrch extraradikálního mycelia, kořeny osídlené mykorhizní houbou a v některých případech žijí v cytoplazmě houbových buněk (Bonfante, Anca 2009).

Asi nejznámější je vztah mezi rostlinami a bakteriemi fixujícími vzdušný dusík. Tato asociace je významná hlavně v raných stádiích primární sukcese, kdy rostlinám usnadňuje existenci i v substrátech na dusík chudých (Knelman et al. 2012). Bylo prokázáno, že nesymbiotické dusík fixující bakterie se vyskytují v půdě ještě před kolonizací rostlin a mohou tedy zvyšovat jeho obsah v půdě, čímž je usnadněna sukcese rostlin (Schmidt et al. 2008). Navíc mohou zmírňovat nepříznivé půdní

podmínky a dále zvyšují rozpustnost živin produkcí enzymů a tím rostlinám usnadňují jejich příjem.

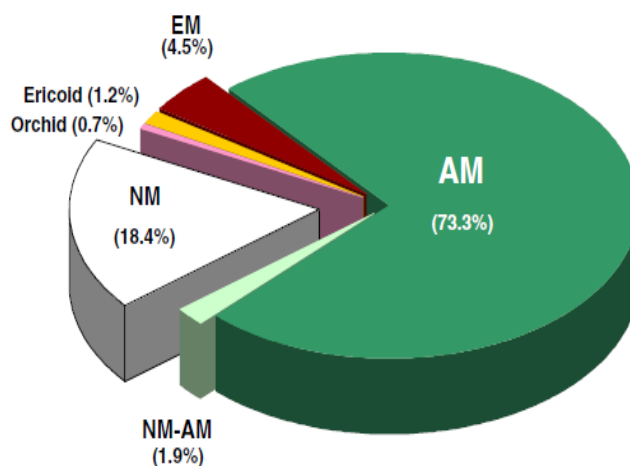
Herbivoři, mezi které patří hmyz i různí obratlovci, mají nezanedbatelný vliv na primární sukcesi, i když v časných fázích mohou být nepodstatné vzhledem k environmentálnímu stresu. Herbivorie ovlivňuje vegetační kryt v okolí disturbovaného území. Při napadení herbivory je tento kryt částečně zničen a spolu s ním je zničen zdroj diaspor pro disturbované prostředí a tím dochází ke zpomalení sukcese (Fagan, Bishop 2000). Stanoviště bývají osídlena rychleji a počet druhů a celkový pokryv plochy bývá vyšší na lokalitách, které netrpí herbivorním spásáním. Tento jev lze vysvětlit vyšším přežíváním semen (Brown 1985). Mimo to má herbivorie vliv na produkci biomasy, snížením listové plochy dochází k poklesu fotosyntézy, rostliny jsou náchylnější k různým onemocněním a hůře se vyrovnávají se suchem (Walker, del Moral 2003).

4. Mykorhizní symbióza

Mykorhizní symbióza je definována jako soužití houby a rostliny. Toto soužití bývá většinou mutualistické, tedy výhodné pro oba symbiotické partnery (Gryndler et al. 2004). Není ale výjimkou, pokud jeden ze symbiontů parazituje na druhém (Harrison 2005). Parazituje – li rostlina na houbě, mluvíme o mykoheterotrofii.

V přírodě se rostliny vyskytují bez houbového symbionta pouze výjimečně, jak ukazuje obrázek č. 1 (Gryndler et al. 2004). K takovým výjimkám patří například čeledi *Chenopodiaceae* a *Brassicaceae* (Regvar et al. 2003). U těchto čeledí není zatím zcela jasné, jakým způsobem se brání proti houbové infekci. Mezi houby účastníci se mykorhizní symbiózy patří zástupci *Basidiomycetes*, *Ascomycetes* a *Zygomycetes* (Gryndler et al. 2004).

Za nejstarší doklady existence mykorhizní symbiózy jsou pokládány fosilie houbových hyf a spor starých asi 460 mil. let, které jsou velmi podobné arbuskulárním mykorhizním houbám, jež známe dnes. Mykorhizní symbióza hrála nejspíš významnou roli při přechodu rostlin na souš (Redecker et al. 2000). Podle Harrisona (2005) existovaly vztahy podobné mykorhizní symbióze ještě dříve, než se u rostlin vyvinuly kořeny.



Obrázek 1. Procentuální zastoupení jednotlivých druhů mykorhizní symbiózy u rostlin, literární analýza 128 publikací zahrnující asi 8000 druhů rostlin, AM – arbuskulárně mykorhizní, NM-AM fakultativně AM, EM – ektomykorhizní, NM – nemykorhizní, Ericoid – erikoidně mykorhizní, Orchid – orchideoidně mykorhizní. Převzato z Brundrett (2009).

4.1. Arbuskulární mykorhizní symbióza

Arbuskulárně mykorhizní symbióza je nejrozšířenější formou mykorhizy. Vyskytuje se asi u 90 % druhů cévnatých rostlin. Rostlinám se špatně rozvětveným kořenovým systémem, anebo v prostředí s nedostatkem fosforu, usnadňuje jeho příjem. Nedostatek fosforu bývá pro rostlinu v řadě případů nejvíce limitující. Kromě fosforu usnadňuje také příjem dusíku a mědi. Arbuskulárně mykorhizní symbióza hraje roli ve vodním režimu rostliny. Zvětšuje povrch, kterým mohou kořeny přijímat vodu. Zřejmě také oddaluje vadnutí v období sucha (Gryndler et al. 2004). Prokazatelně zvyšuje odolnost rostlin proti herbivorům. O mechanismu zvyšování rostlinné odolnosti houbou se mnoho neví, nicméně rostliny odpovídají na infekci houbou zvýšenou lignifikací buněčných stěn, čímž se sníží průchodnost i pro herbivorní hmyz a fytoparazity. Další odpovědí na kolonizaci je produkce fytoalexinů. Fytoalexiny jsou toxické látky, které se uvolňují po napadení patogenem (Newsham et al. 1995).

Jelikož se jedná o mutualismus, musí i mykorhizní houba profitovat ze soužití s rostlinou. Houba jako nefotosyntetizující organismus získává od rostliny produkty fotosyntézy. Ne vždy musí být vztah mezi těmito dvěma symbionty mutualistický. Pokud je v prostředí dostatek fosforu, může se vztah změnit i na parazitický, kdy houba ztrácí svou funkci jako dodavatele fosforu a pouze přijímá látky ke své výživě od rostliny (Ning, Cumming 2001).

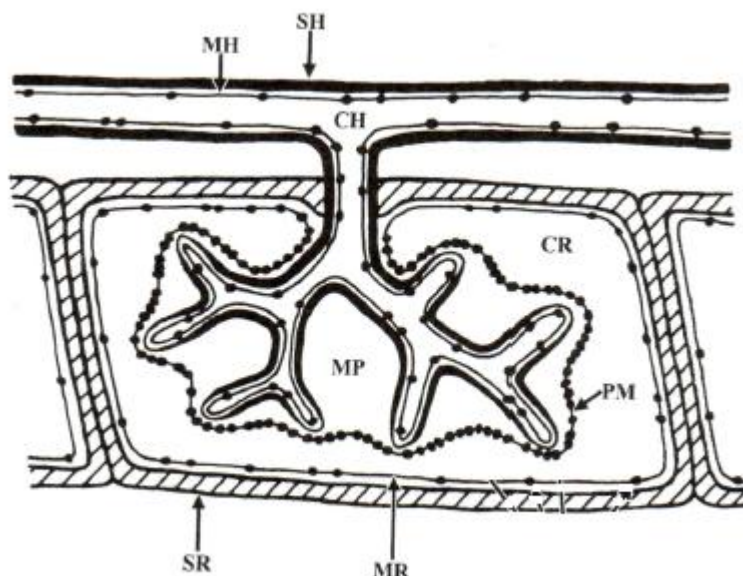
Houby účastníci se arbuskulárně mykorhizní symbiózy patří mezi více jak sto padesát popsaných druhů *Zygomycetes* patřících do řádu *Glomales* (Newsham et al. 1995) a prošly společně s hostitelskými rostlinami dlouhou evolucí. Z tohoto důvodu se jejich způsob výživy postupně přeměňoval ze saprotrofie na biotrofii. V dnešní době lze arbuskulárně mykorhizní houby považovat za obligátní biotrofy (Gryndler et al. 2004).

Arbuskulární mykorhizní symbióza má následující typické struktury:

Arbuskula - Bohatě větví se část houbové hyfy, která vzniká uvnitř kořenových buněk hostitelské rostliny. Není porušena cytoplazmatická membrána buňky, neboť ta se před houbovým symbiontem vchlipuje (invaginace). Arbuskula vytváří rozhraní mezi houbou a rostlinou, které slouží k vzájemné výměně látek viz. obrázek č. 2.

Vezikula – Útvar vznikající v kořeni rostlin rozšířením hyf. Mají pravděpodobně zásobní funkci. Vznikají jak uvnitř buněk, tak v mezibuněčných prostorech.

Tyto struktury vyrůstají z kořenového mycelia, které je funkčně odlišeno od mimokořenového mycelia (Gryndler et al. 2004).



Obrázek 2. Schéma arbuskuly: SR – buněčná stěna rostliny, MR – cytoplasmatická membrána rostlinné buňky, CR – cytoplasma rostlinné buňky, CH – cytoplasma houbové buňky, MH – cytoplasmatická membrána houbové buňky, SH – buněčná stěna houbové buňky, PM – periarbuskulární membrána (= vchlípená cytoplasmatická membrána rostlinné buňky), MP – mezilehlý prostor (interface compartment). Převzato z Gryndler et al. (2004).

4.1.1. Kolonizace kořene arbuskulární mykorhizní houbou

Arbuskulárně mykorhizní houby jsou v půdě přítomny jako spory. Vznikají nepohlavně. Již v této fázi dochází ke komunikaci mezi houbou a rostlinou. Rostlina vylučuje specifické výměšky, které zvyšují klíčivost spor. Tyto spory následně vyklíčí a vytvoří mycelium, jež prorůstá půdou a hledá hostitelskou rostlinu. V této souvislosti je často zmiňován CO_2 , jež je považován za jeden ze signálů stimulujících růst houbové hyfy. Dále je využíván také jako zdroj uhlíku pro rostoucí hyfu (Gadkar et al. 2001). Po kontaktu mezi hostiteli se vytváří útvar zvaný apresorium neboli terček (Harrison 2005). Z apresoria vyrůstají infekční hyfy, které prorůstají primární kůrou kořene, kde vstupují do jednotlivých buněk, a proto je tento typ mykorhizy považován za endosymbiotický (David-Schwartz et al. 2001). Podle názoru Bonfante (1995)

biotrofní houby penetrují rostlinná pletiva ve většině případů mechanickým tlakem a enzymatickou aktivitou. Dle jiných autorů je penetrace rostlinných pletiv spíše výsledkem komunikace mezi symbionty. Důkazem pro toto tvrzení jsou přestavby cytoskeletu rostlinné buňky před kolonizací houbou (Takemoto, Hardham 2004).

Penetrace kořene rostliny houbou je umožněna enzymy degradujícími buněčnou stěnu. Tyto enzymy jsou produkovány houbovým symbiontem. Záměrně jsou produkovány v malé míře. Právě jejich malé množství zajišťuje další životaschopnost hostitelské rostliny a také nespuštění obranných reakcí rostliny (Bonfante, Perotto 1995).

Po proniknutí houby do buňky kořene se vytváří hlavní hyfa- „kmen“ (Gryndler et al. 2004), ze které pochází další větvičky se hyfy. Vznik arbuskul způsobuje významné změny uvnitř rostlinné buňky. Zvyšuje se počet některých organel, jako například Golgiho aparátu, tedy organel potřebných pro metabolické reakce. Na druhé straně dochází k fragmentaci vakuoly, některé organely, např. amyloplast, úplně mizí. Dále dochází k invaginaci plasmalemy. Jádra, která se nacházejí na periférii, se přesouvají do centrální části. Mnoho z těchto změn souvisí se změnami v cytoskeletu rostlinné buňky.

Za nejdůležitější je pokládáno vytvoření prostoru mezi povrchem houby a rostliny (interface compartment). Tento prostor je vymezen membránou houby na jedné straně a vchlípenou membránou rostliny na straně druhé. Rostlinná membrána je nazývána periarbuskulární membrána (Gryndler et al. 2004). Mezi nimi se nachází apoplastický prostor, který umožňuje oboustrannou výměnu živin.

Životnost arbuskul není příliš dlouhá. Obvykle je délka jejich života v rozmezí 7-12 dnů (Gadkar et al. 2001). Postupně začnou být rozkládány enzymy produkovány rostlinnou buňkou. Zbytek, který zůstane po rozkladu arbuskul, je uzavřen do vakuoly (Gryndler et al. 2004). Následně dojde u rostlinné buňky k navrácení stavu před kolonizací a tehdy umožní opětovný vstup symbionta do buňky (Strack et al. 2003).

4.2. Ektomykorhizní symbióza

Ektomykorhizní symbióza je druhým nejrozšířenějším typem mykorhiz (Hibbett et al. 2000). Tento typ mykorhizy vytváří nejčastěji zástupci *Basidiomycetes*, v menší míře pak *Ascomycetes* a *Zygomycetes*. Celkem se jedná asi o 6000 druhů hub (Brundrett 2002). U rostlin se jedná asi o 2000 druhů účastníků se této symbiózy. Patří sem většina zástupců stromů a keřů (Smith, Read 1997). Jmenovitě se jedná o zástupce čeledí *Pinaceae*, *Abietaceae*, *Fagaceae*, *Tiliaceae*, *Betulaceae* a *Myrtaceae*. Ektomykorhiza dominuje hlavně v lesích mírného a boreálního pásma, méně se pak vyskytuje v tropickém pásu, neboť tam převládá arbuskulární mykorhiza i u stromů. Jednou z tropických čeledí vytvářející ektomykorhizní symbiózu je *Dipterocarpaceae*. Ektomykorhizní symbióza je považována za poměrně nestabilní. Je prokázáno, že během evoluce *Basidiomycetes* několikrát zmizela a poté znovu vznikla. V obdobích, kdy ektomykorhizní houby ztratily schopnost vytvářet symbiózu, byly tyto houby saprofitické. Důkazem je to, že i dnešní některé ektomykorhizní houby se chovají jako saprotrofické. Musí tedy obsahovat geny pro syntézu enzymů, jež dokážou rozkládat struktury jako celulóza (Hibbett et al. 2000).

4.2.1. Kolonizace kořene ektomykorhizní houbou

V případě ektomykorhizních hub vznikají spory pohlavním rozmnožováním. I zde je jejich klíčení ovlivněno látkami vylučovanými kořenem rostlin. Jedná se pravděpodobně o CO₂, různé exudáty vylučované kořenem a další látky (Gryndler et al. 2004). Hyfy prorůstající půdou ke kořeni vytváří okolo něj hyfový plášť. Tento plášť má největší hustotu kolem kořenové špičky. Ta je také penetrována s největší intenzitou houbovým symbiontem, který prorůstá mezibuněčnými prostory primární kořenové kůry a nazývá se Hartigova síť. Důležitou součástí mykorhizy je síť hyf, která neproniká do rostliny, ale tvoří propojení s plodnicemi (pokud se tvoří), s půdou a organismy v ní žijícími (Horan et al. 1988).

4.3. Mykorhizní symbióza se zástupci řádu *Ericales*

Zástupci řádu *Ericales* vytváří tři různé typy symbiózy:

- erikoidní
- arbutuoidní
- monotropoidní

Erikoidní mykorhizní symbióza je nejčastější typ. Jedná se o endomykorhizní typ symbiózy, který je charakteristický, stejně jako orchideoidní mykorhiza, vytvářením smotků (pelotony) a mezilehlého prostoru mezi povrchem houby a rostliny (interface compartment). Charakteristickým znakem je také nevytváření kořenových vlásků, jejichž funkci přebírá houbové mycelium. Nejčastějšími houbovými symbionty jsou převážně saprotroficky se vyživující zástupci třídy *Ascomycetes* (Gryndler et al. 2004).

Rostliny vytvářející erikoidně mykorhizní symbiózu se vyskytují na stanovištích s velmi nepříznivými abiotickými podmínkami, ať už se jedná o nízké pH půdy, snadnou dostupnost těžkých kovů, vysokou či naopak nízkou teplotu. Právě s překonáním těchto nepříznivých podmínek a k úspěšnému růstu jim pomáhají mykorhizní houby. Erikoidní mykorhizní houby produkují různé hydrolitické a oxidační enzymy, které jsou důležité pro získání látek, jako je dusík nebo fosfor, z půdy. Zároveň zvyšují odolnost rostlinného symbionta vůči těžkým kovům. Jedním z mechanismů by mohlo být vázání těžkých kovů na povrch mycelia (Cairney, Meharg 2003).

Arbutuoidní mykorhizní symbiózu považujeme za ektendomykorhizu, neboť je vytvářen hyfový plášť a zároveň hyfy hub pronikají do buněk kořenové pokožky. Houby účastníci se monotropoidní a arbutuoidní mykorhizní symbiózy mohou běžně vytvářet, s jinými rostlinnými zástupci, ektomykorhizní symbiózu.

Monotropoidní mykorhizní symbióza je spojena s podčeledí *Monotropoideae*. Ta je tvořena deseti rody, jež nedokáží fotosyntetizovat a jsou mykoheterotrofní. Houbový symbiont, který také není schopen vytvářet asimiláty, je získává od fotosyntetizujících rostlin a dá se tedy říci, že se jedná o parazitismus jedné rostliny na druhé (Smith, Read 1997).

4.4. Orchideoidní mykorhizní symbióza

Orchideoidní mykorhizní symbiózu vytváří z rostlin zřejmě pouze čeleď vstavačovitých (*Orchideaceae*), pro které má toto soužití zcela zásadní význam již v prvních fázích vývoje. Semena orchidejí jsou velmi malá a nenesou téměř žádné zásobní látky. Když tato semena dopadnou na vlhký substrát, nediferencovaná embrya absorbují vodu, tím mírně nabobtnají a roztrhnou osemení. V této fázi se vývoj embrya zastaví, dokud není kolonizováno mykorhizní houbou, jež je pro ně hlavním zdrojem sacharidů (Arditti, Ghani 2000).

Z hub se jí účastní zástupci třídy *Basidiomycetes* (Yukawa et al. 2009), již se vyživují saprotrofně, v menší míře pak paraziticky. Tento typ symbiózy nemůže být pokládán za mutualistický, neboť nebyl potvrzen tok látek z rostliny do houby, ale pouze tok opačný.

5. Faktory ovlivňující mykorhizní houby a vznik mykorhizní symbiózy

Stejně jako vegetace tak i mykorhizní houby jsou ovlivněny vnějším prostředím, ve kterém žijí. Pro vznik mykorhizní symbiózy je důležité, aby spory hub byly schopné v substrátu přežít a vytvořit myceliální síť. Zda se mykorhizním houbám podaří kolonizovat stanoviště a vytvořit funkční symbiózu s rostlinným partnerem, je závislé na širokém spektru biotických a abiotických faktorů.

5.1. Podloží a jeho vlastnosti

Typ půdy a způsob využití je jedním z mnoha faktorů určujících výskyt a vývoj mykorhizních hub. Touto problematikou se zabývá Oehl et al. (2010), kteří sledovali arbuskulární mykorhizní houby a jejich reakce v různých typech půd (kambisol, fluvisol a leptosol). Vždy se jednalo buď o louky, nebo zemědělsky využívaná pole. Z jejich výsledků lze usuzovat, že druhová skladba mykorhizních hub je vždy bohatší na loukách než na polích, a to bez ohledu na půdní typ. Hustota spor je závislá jak na typu půdy, tak na způsobu využití. I u mykorhizních hub se vyskytují generalisté, kteří byli nacházeni ve všech typech půd bez ohledu na využití půdy. Zároveň, na rozdíl od některých autorů (Burrows, Pflieger 2002), Oehl et al. (2010) tvrdí, že půdní podmínky jsou pro diverzitu mykorhizních hub důležitější než množství rostlinných druhů na stanovišti.

Reakce hub na půdní vlhkost je velmi závislá na druhu hub. U klíčení hub byla pozorována jak zvýšená, tak snížená klíčivost v obdobích sucha. U některých druhů není klíčivost vlhkostí ovlivněna vůbec. Tvorba spor klesá na dlouhodobě suchých stanovištích, ale také na stanovištích zaplavených. Naopak přechodné sucho může produkci spor stimulovat (Augé 2001).

Arbuskulární mykorhizní houby jsou nacházeny v půdách s hodnotami pH od 2,7 do 9,2. Kolonizace kořene mykorhizní houbou je obecně nižší při nižším pH, ale i zde platí, že jednotlivé druhy hub reagují na hodnoty pH různě (Clark 1997).

Také půdní teplota má vliv na růst mykorhizních hub. Ta ovlivňuje, klíčení spor, růst mycelia, kolonizaci hostitelské rostliny i fruktifikaci. Vliv půdní teploty na růst mykorhizních hub rozhodně nelze zobecnit, neboť reakce na teplotu je závislá na druhu

houby a rostliny vstupujících do symbiocy. Každý houbový druh má své určité teplotní optimum, při němž se mu daří nejlépe, obecně lze říci, že pro úspěšnou kolonizaci by měla teplota překročit 10 °C. Jsou známy houby, jež tvoří mykorhizní symbiocy i při nižších teplotách. Tato jejich schopnost zřejmě vyplývá z podmínek, ve kterých se vyvinuly (Smith, Read 1997).

5.2. Interakce mykorhizních hub s jinými organismy

Hmyz ovlivňuje mykorhizní houby konzumací jejich hyf a šířením jejich rozmnožovacích částic. Přímo nebo nepřímo jsou pak mykorhizní houby ovlivněny herbivory, kteří se živí nadzemní částí rostlin (Gehring, Bennett 2009). Zmenšením listové plochy dochází ke snížení množství uhlíku, který vzniká při fotosyntéze. Jeho množstvím jsou pak limitovány i mykorhizní houby, které spotřebují, pokud se jedná o AM houby, 10-20 % jeho primární produkce. Se zvyšujícím se množstvím herbivorů klesá mykorhizní kolonizace a také se mění druhové složení mykorhizních hub (Gehring, Whithman 2003).

Mykorhizní houby jsou v neustálém kontaktu s půdními mikroorganismy, hlavně pak s bakteriemi. Ve většině případů jsou interakce mezi těmito organismy vzájemné. Hyfy jsou schopné vylučovat uhlíkaté látky, které slouží jako zdroj energie pro půdní mikroorganismy, dále ovlivňují mikrobiální složení v půdě. Na druhé straně některé bakterie podporují klíčení spor a následný růst hyf, nebo zmírňují nepříznivé podmínky prostředí. Známa je symbiocy mezi mykorhizními houbami a N- fixujícími bakteriemi. Mykorhizní houby mohou zvýšit příjem fosforu a vody. Právě zvýšení množství přijatého fosforu pozitivně ovlivňuje fixaci dusíku (Miransari 2011b).

Bakterie a mykorhizní houby bývají inokulovány společně v některých rekultivačních projektech. Pokud jsou vybráni vhodní symbiotičtí partneři, rostliny prospívají lépe než po inokulování samotnou houbou. V opačném případě je po inokulaci pozorován zhoršený růst rostlin. Ani v přírodě bakterie nemusí podporovat mykorhizní houby a ustanovení mykorhizní symbiocy, ale mohou inhibovat růst a klíčení hyf a soupeřit s nimi o zdroje živin (Vosátka et al. 1998).

Potencionálně nebezpeční jsou pro mykorhizní houby zástupci Protozoa, Nematoda, a Collembola. Mykorhizní houby, obsahující poměrně velké zásoby uhlíku, pro ně mohou představovat zdroj potravy (Miransari 2011b).

5.3. Šíření rozmnožovacích částic

Rostliny nevytvářející mykorhizu dominují v prvních fázích primární sukcese. Důvodem většinou není nepřítomnost houbových spor, ale buď jejich malý počet, nebo jejich neschopnost inokulovat rostlinného partnera. Právě dostatek spor a kompatibilita mezi symbionty má zásadní význam pro vznik a vytvoření vegetačního krytu (Cazares et al. 2005).

Šíření arbuskulárně mykorhizních hub je poměrně náhodný proces. K šíření dochází například při sesuvu půdy, spory jsou roznášeny větrem a nezanedbatelný vliv mají také živočichové. Ti mohou spory přenášet pasivně na svém těle, nebo se houbami aktivně živí (Cazares et al. 2005). Spory hub jsou pak nacházeny v jejich trusu. Schopnost spor přežít průchod trávicím traktem byla opakovaně prokázána a v některých případech byla po průchodu trávicím traktem dokonce zlepšena jejich schopnost klíčit (Gehring et al. 2002). Mezi typické mykofágy patří někteří savci. Na šíření spor se podílí i půdní bezobratlí živočichové, ti jsou ale schopni přenosu jen na krátké vzdálenosti (Mangan, Adler 2000).

Dalším typem rozmnožování mykorhizních hub je šíření vegetativních částic. Jedná se hlavně o extraradikální mycelium, které je schopné inokulovat dospělé i právě klíčící rostliny. Tento proces je rychlejší než infikování rostlinného symbionta klíčící sporou, což bylo prokázáno jak v laboratorních, tak terénních pokusech. Tento typ rozmnožování je však možný až v pozdějších stádiích primární sukcese, kdy se na stanovišti vyskytují rostliny s větší denzitou (Jumpponen et al. 2004). Extraradikální mycelium je schopné, na rozdíl od klíčících spor, inokulovat nemykorhizní rostliny. Většinou se ale jedná o pouhou přítomnost houbového symbionta v kořenech, aniž by byla vytvořena funkční mykorhiza. Jinak tomu ovšem je, pokud se nemykorhizní rostliny (*Juncaceae*, *Cyperaceae*) ocitnou ve společenství kompetitivních travin (Lovera, Cuenca 1996).

V primární sukcesi se často uplatňují ektomykorhizní a erikoidně mykorhizní houby. Tyto druhy hub se mohou šířit samozřejmě jako arbuskulárně mykorhizní houby, tedy např. trusem zvířat, nebo větrem. Na rozdíl od arbuskulárně mykorhizních hub se jejich sporokarp nachází v nadzemní části a je schopen aktivně vypouštět spory (Cazares et al. 2005).

6. Význam mykorhizních hub v primární sukcesi

Cílem následující kapitoly je představit různé způsoby, kterými mohou mykorhizní houby podporovat či usnadňovat vývoj primární sukcese. V kapitolách 6. 1., 6. 2. a 6. 3. jsou popsány velmi důležité důsledky, jež vyplývají pro rostliny z mykorhizní symbiózy. I když citované články nevychází ze studia primární sukcese, je zřejmé, že předkládané poznatky o významu mykorhizní symbiózy mohou mít stejný význam i v primární sukcesi, kdy rostliny mohou trpět nedostupností živin či vody.

Mykorhizní houby a hlavně jejich extraradikální mycelium však mají význam i ve zpevňování půdy a působí tedy jako protierozní činitel. Glykoprotein glomalin vylučovaný arbuskulárně mykorhizními houbami se podílí jak na stabilizaci půdních částic, tak na zadržování vody v půdě. Mykorhizní houby mají proto potenciál měnit významně půdní podmínky (Gryndler et al. 2004).

6.1. Usnadnění příjmu fosforu (P)

Fosfor je významný makroprvek tvořící asi 0,2 % hmotnosti suché rostliny. Je součástí velmi důležitých molekul, jako je ATP, fosfolipidy, nebo nukleové kyseliny (Schachtman et al. 1998). V přírodě se vyskytuje v různých formách, ale rostliny ho preferují ve formě anorganického ortofosfátu (Pi). Fosfor je pro rostliny jedním z nejvíce růst limitujících prvků společně s dusíkem. Důvodem pro jeho nedostatek pro rostlinu nemusí být jeho nízká koncentrace v půdě, ale jeho nízká mobilita (Bucher 2007).

Podle Smitha a Reada (1997) jsou kořeny kolonizované mykorhizními houbami úspěšnější v příjmu fosforu ve srovnání s kontrolními kořeny bez mykorhizní symbiózy. Důkazem je, že kolonizované rostliny tvoří více biomasy a obsahují vyšší koncentrace fosforu ve svých pletivech. Zvýšený příjem fosforu rostlinami je zabezpečen pomocí rozsáhlé sítě extraradikálního mycelia, jež čerpá živiny z většího objemu půdy. Kořeny mykorhizních rostlin mohou využívat zdroje, které jsou rostlinám nevytvářejícím mykorhizní symbiózu nedostupné, a také lépe kompetují s půdními mikroorganismy o fosfor. Existují i geny, které kódují vysokoafinní transportéry pro příjem fosforu, které jsou přednostně exprimovány v extraradikálním myceliu (Maldonado-Mendoza et al. 2001); (Benedetto et al. 2005).

Zatím je napsáno jen málo studií věnovaných vlivu mykorhizních hub na reprodukci rostlin. Ačkoliv se následující článek nezabývá reprodukcí u rostlin v primární sukcesi, ukazuje další způsob podpory rostlin prostřednictvím mykorhizní symbiózy. Xiaohung Lu a Roger T. Koide (1994) prokázali, že rostliny *Abutilon theophrasti* nainokulované mykorhizními houbami mají zvýšenou produkci semen, květů a plodů. Navíc se zkrátila doba potřebná pro vytvoření květu a zvýšila se doba, po kterou kvetly na rozdíl od nemykorhizní kontroly (Lu, Koide 1994).

6.2. Usnadnění příjmu dusíku (N)

Dusík je stejně jako fosfor nezbytný pro život rostlin. Je součástí důležitých molekul jako chlorofyl nebo aminokyseliny. Dusík je poměrně mobilní, problém v jeho příjmu nastává v suchých podmínkách substrátu. Jednou z výhod, která vyplývá z mykorhizní symbiózy, je zvětšení plochy, kterou lze přijímat výživu (plocha kořene je navýšena ještě o povrch hyf). Rostliny nejsou schopné přijímat organický dusík, naproti tomu mykorhizní houby ho přijmout dokážou a zvyšují tak množství využitelného dusíku (Miransari 2011a).

Arbuskulárně mykorhizní houby přijímají anorganický dusík nejčastěji ve formě NO_3^- , NH_4^+ , v organické formě je pak přijímán jako glycin nebo kyselina glutamová (Hawkins et al. 2000). Zatímco přenos organických forem dusíku není přesně znám, u anorganického dusíku jsou známy vysokoafinní přenašeče pro NH_4^+ které se vyskytují hlavně v membránách extraradikálního mycelia (López-Pedrosa et al. 2006).

Mykorhizní symbióza má vliv na nodulaci a fixaci dusíku u bobovitých rostlin. V těchto případech se nejedná jen o zvýšený příjem dusíku pomocí mykorhizní symbiózy, neboť tuto funkci zde mají N-fixující bakterie. Mykorhizní symbióza odstraňuje stres vzniklý z nedostatku fosforu i ostatních živin a tím je podpořena nodulace a fixace dusíku (Smith, Read 1997).

U druhů vyskytujících se v prvních fázích primární sukcese na hoře Fuji v Japonsku byl prokázán zlepšený příjem živin po nainokulování arbuskulárních mykorhizních hub. Některé druhy ovšem nereagovaly na vyšší příjem fosforu zvýšeným růstem. Autoři tuto necitlivost ke zlepšeným nutričním podmínkám vysvětlují právě

nedostatkem dusíku, který může limitovat růst rostlin v počátečních fázích primární sukcese (Fujiyoshi et al. 2006).

6.3. Zvýšení odolnosti proti suchu

Mnoho studií prokázalo, že mykorhizní symbióza ovlivňuje příjem vody rostlinami, i když mechanismus, kterým se tak děje, ještě není dobře znám. Augé (2001) ve svém review shrnul různé strategie růstu u mykorhizních a nemykorhizních rostlin za suchých podmínek. Zhruba v 80 % případů mykorhizní rostliny prospívaly lépe než rostliny nemykorhizní v suchých podmínkách. Zároveň se domnívá, že jedním z obranných mechanismů, který zvyšuje odolnost mykorhizních rostlin proti suchu, je zvýšený příjem živin. Pokud tedy rostlina netrpí nedostatkem živin, lépe se vyrovnává s jinými stresovými podmínkami, jako je právě nedostatek vody. Gryndler et al. (2004) upozorňují, že mykorhizní rostliny mohou pomocí mycelia dosáhnout lepšího využití půdní vody, nicméně na druhé straně mohou mykorhizní houby ze systému odčerpávat vodu rychleji a tedy rychleji vysoušet půdu.

6.4. Vliv mykorhizních hub na strukturu rostlinného společenstva

V roce 1990 byl publikován podle autorů Gange et al. (1990) první článek, jenž popisuje snížení diverzity rostlinného společenstva po použití fungicidu. Jejich pokus byl realizován na společenstvu, jež se nacházelo v prvních fázích sukcese. Ukázalo se, že po použití fungicidu se snížila mykorhizní infekce u řady jednoletých i vytrvalých rostlin. U řady rostlinných druhů došlo ke snížení procentuálního zastoupení na stanovišti. Autoři z tohoto pokusu vyvozují významný vliv mykorhizních hub na strukturu společenstva.

Přítomnost mykorhizních hub má výrazný vliv na vývoj rostlinného společenstva v primární sukcesi. Právě přítomnost mykorhizních hub a následné ustanovení mykorhizní symbiózy zvyšuje množství druhů schopných kolonizovat i velmi nehostinná stanoviště. Na druhé straně některé druhy rostlin se díky mykorhizní symbióze mohou stát natolik dominantními, že se druhová bohatost naopak snižuje (Gange et al. 1993).

Nemykorhizní druhy rostlin prospívají hůře v přítomnosti hyfových vláken (Francis, Read 1994) a často jsou jejich kořeny penetrovány hyfami, aniž by byla vytvořena funkční symbióza (Allen, Allen 1988). Někteří autoři se domnívají, že v prvních fázích sukcese mykorhizní symbióza usnadňuje rostlinám konkurenční boj s rostlinami nemykorhizními. Podle nich je to možná důležitější faktor, než příjem málo dostupných prvků jako je fosfor nebo dusík.

Na velmi nepříznivých stanovištích může ovšem přítomnost mykorhizních hub zpomalovat průběh primární sukcese. Allen a Allen (1988) popisují počáteční fázi primární sukcese na výsypce tvořené materiálem vyvezeného z uhelného dolu. Toto stanoviště je nejvíce ovlivněno vysokou rychlostí větru. V pokusu Allena po přidání mykorhizních hub klesla pokryvnost stanoviště nemykorhizními druhy, ale zároveň s nimi klesla i pokryvnost mykorhizních druhů. Nemykorhizní druhy jako například *Salsola kali* svým vegetačním pokryvem zmenšují rychlost větru, jež působí na stanovišti, a také zabraňují odvátí sněhu v zimních měsících. Tímto způsobem ulehčují mykorhizním druhům uchycení na stanovišti. Právě zlepšení abiotických podmínek na stanovišti prostřednictvím nemykorhizních druhů je pro mykorhizní rostliny v této fázi vývoje důležitější než příjem živin vyplývající z mykorhizní symbiózy.

V poslední době se ukazuje, že nejen přítomnost, ale i identita mykorhizních hub má vliv na složení společenstva. Ve skleníkovém pokusu, kde byla půda odebrána z hnědouhelné výsypky, byl sledován vliv tří různých druhů hub a také jejich směsi na rostlinné společenstvo složené ze čtyř různých druhů rostlin. Jedna z rostlin byla tzv. „nurse plant“, jež vytvořila s mykorhizními houbami mykorhizní symbiózu. Následně vzniklé extraradikální mycelium kolonizovalo zbylé tři druhy rostlin. Tyto tři druhy rostlin se lišily ve své závislosti na mykorhizní symbióze. V pokusu byl mimo jiné sledován vliv jednotlivých druhů mykorhizních hub na rostlinné společenstvo. Obecně lze říci, že přítomnost mykorhizních hub měla pozitivní efekt na celkovou produkci biomasy, vyprodukovanou společenstvem. Nicméně podíl jednotlivých rostlin na celkové biomase se lišil v závislosti na druhu mykorhizní houby (Püschel et al. 2007).

Zdá se, že se zvyšující se diverzitou společenstva mykorhizních hub se zvyšuje také diverzita a produktivita rostlin v rámci společenstva. Různé druhy rostlin se liší

ve své závislosti na mykorhizní symbióze, zároveň efekt, jež mají jednotlivé druhy hub na rostliny, není uniformní (van der Heijden et al. 1998). Z toho lze vyvozovat, že mykorhizní houby mají schopnost měnit strukturu rostlinného společenstva.

6.5. Vliv mykorhizní symbiózy na vztahy mezi rostlinami

Mykorhizní houby jsou známy pro svou schopnost přijímat živiny, které v substrátu zcela chybí, nebo jsou pro rostliny obtížně dostupné. Myceliální síť vytvořená mezi rostlinami jednoho druhu, ale i mezi různými druhy rostlin, má potenciál ovlivňovat strukturu společenstva a vztahy mezi rostlinami skrze látky, které jsou přes ni dopravovány.

Extraradikální mycelium může fungovat jako spojnice mezi dospělými rostlinami a jejich semenáčky. Dospělé rostliny by tedy teoreticky mohly podporovat růst semenáček a přes extraradikální mycelium jim dodávat jak živiny, tak asimiláty. *Calamagrostis epigejos* je běžnou travinou vyskytující se v primární sukcesi na substrátech ovlivněných lidskou činností. V článku Malcové et al. (2001) rostliny *Calamagrostis epigejos* vytvořily s mykorhizními houbami funkční symbiózu a následně extraradikální mycelium. Zhruba po třech měsících byly k již dospělým rostlinám přidány semenáčky. Aby zjistili, zda dospělé rostliny podporují růst semenáček, byla část extraradikálního mycelia poškozena. Semenáčky na poškození nereagovaly, a tak lze říci, že v tomto případě mycelium usnadnilo kolonizaci kořene, nicméně zřejmě nevedlo významné množství živin nebo asimilátů do semenáček.

Janoušková et al. (2011) využila substrát pocházející z hnědouhelné výsypky pro zhodnocení vztahů mezi dospělou mykorhizní rostlinou *Tripleurospermum inodorum* a semenáčky *Tripleurospermum inodorum* a *Sisymbrium loeselli*, rostlinou nemýkorhizní. Dospělá rostlina (*T. inodorum*) byla pěstována v substrátu, který obsahoval spory hub, části extraradikálního mycelia i kolonizovaných kořenů. Po vytvoření mykorhizní symbiózy došlo k rozvoji extraradikálního mycelia. V této fázi byly přidány i předpěstované semenáčky (*T. inodorum*, *S. loeselli*). Po zhodnocení všech měřených parametrů se ukázalo, že dospělá rostlina profitovala z mykorhizní symbiózy zlepšeným příjmem fosforu a dusíku. Oproti tomu růst semenáček byl inhibován, nezávisle na jejich identitě, tedy i semenáčky mykorhizní *T. inodorum*. I přes vytvoření extraradikálního mycelia a propojení dospělé rostliny se semenáčky nedošlo

k vylepšení podmínek ani u mykorrhizních semenáčků. Autoři se domnívají, že tento jev lze vysvětlit dominancí dospělé rostliny v produkci uhlíku, který následně putuje do mykorrhizní houby. Mykorrhizní houby na oplátku získané živiny dopravují do dospělé rostliny.

Kikvidze et al. (2010) se zabývají vztahem mezi *Cirsium purpuratum* a *Clematis stans*, tedy rostlinami vyskytujícími se v primární sukcesi na sopečné poušti na hoře Fuji v Japonsku. Pokud jsou tyto dva druhy pěstovány společně ve sterilní půdě, dochází mezi nimi ke kompetici. V sopečné poušti naopak *C. purpuratum* podporuje skrz extraradikální mycelium růst jiných rostlin, mezi nimi i *C. stans*. Toto pozorování ukazuje, jak mykorrhizní houby mohou ovlivňovat vztahy mezi rostlinami již v prvních fázích primární sukcese. Zároveň zřejmě urychlují vývoj primární sukcese, neboť podporují skrz myceliální síť i druhy, jež dominují v pozdějších fázích sukcese.

6.6. Význam mykorrhizní symbiomy na substrátech s vysokým obsahem

kovů

Mykorrhizní houby často usnadňují vznik a přežívání rostlinného společenstva i na půdách s vysokým obsahem kovů. S vysokým obsahem kovů v půdě se často setkáme na výsypkách. Právě v takto nehostinných substrátech může být vznik mykorrhizní symbiomy důležitým faktorem pro vytvoření vegetačního krytu v procesu primární sukcese (Gryndler et al. 2004).

Ve skleníkovém pokusu byl hodnocen růst rostlin v substrátu pocházejícím z výsypky s vysokým obsahem mědi. Růst rostlin s přidáním mykorrhizních hub byl srovnáván s růstem rostlin bez nainokulování. V pokusu bylo prokázáno, že rostliny těžily z mykorrhizní asociace, a to snížením množství těžkých kovů obsažených v prýtu a také podporou v příjmu fosforu (Chen et al. 2007).

Mechanismus snižující množství kovů přijatých rostlinami s mykorrhizní symbiomy není ještě příliš dobře znám. Zřejmě se bude jednat o selektivní výběr prvků, jež budou přijaty a transportovány. V případě těžkých kovů by tedy mělo dojít ke sníženému vychytávání a transferu mykorrhizní houbou (Joner et al. 2000).

Glykoprotein glomalin vylučovaný myceliem arbuskulárních mykorrhizních hub je

znám pro svou schopnost stabilizovat půdní částice. Je nerozpustný ve vodě a ve velkém množství se hromadí na povrchu mycelia (Gryndler et al. 2004). V poslední době se ukazuje, že může být velmi důležitý pro zadržování těžkých kovů v půdě. Glomalin je zřejmě vylučován všemi arbuskulárně mykorhizními houbami a je schopen izolovat a akumulovat těžké kovy v netoxické formě a tím zlepšuje kvalitu půdy na znečištěných stanovištích a zvyšuje fitness rostlin (González-Chávez et al. 2004).

Mykorhizní houby mají i jiné mechanismy, pomocí kterých jsou schopny snižovat stres způsobený vysokým obsahem kovů. Chitin obsažený v buněčné stěně hub je schopný navázat na sebe těžké kovy. Stejný účinek jako chitin má například i celulóza, taktéž obsažená v buněčné stěně hub. Některé druhy hub na druhé straně nechají vstoupit těžké kovy do svých buněk, kde je následně uzavírají do vakuol. Mykorhizní houby tak významně snižují množství těžkých kovů přijatých rostlinami žijících v mykorhizní symbióze (Galli et al. 1994).

Stejně jako rostliny, tak i mykorhizní houby se liší ve své odpovědi na zvýšený obsah těžkých kovů v půdě. Některé druhy hub a rostlin se snaží přijímat těžké kovy v co nejmenším množství a mohou se tak podílet na fytostabilizačních procesech, tedy procesech, jejichž cílem je nerozšíření těžkých kovů do okolního prostředí. Jiné rostliny a houby kovy akumulují ve svých orgánech v co nejvyšší míře. Tyto mohou být využity k fytoextrakci, jejímž cílem je postupné odstranění těžkých kovů z půdy (Göhre, Paszkowski 2006).

7. Metody práce s mykorhizními houbami využívané v primární sukcesi

Ke zhodnocení významu mykorhizních hub v primární sukcesi jsou nejdůležitějším nástrojem pokusy. Ty mohou probíhat jak v terénu, tak v laboratoři, či ve skleníku. Často jsou tyto přístupy využívány v jednotlivých částech jednoho pokusu. Tato část literární rešerše je zaměřena na metody studia mykorhizních hub v primární sukcesi, jež využiji ve své diplomové práci.

7.1. Inokulace

Častým pokusem prováděným na sukcesních stanovištích je aplikace inokula. Část sledovaného území je rozdělena na plochy, ve kterých je pokus prováděn. Polovina z těchto ploch se ponechá bez mykorhizního ošetření pro kontrolu a srovnání s mykorhizním stanovištěm.

Tento pokus probíhá na částech stanoviště, které ještě nejsou osídleny rostlinami a není u nich žádný, nebo minimální výskyt spor mykorhizních hub. I tak je část svrchní půdy odebrána (zhruba 1 cm), aby jak plochy, které budou nainokulovány, tak plochy bez mykorhizního ošetření měly stejné výchozí podmínky, a to pokud možno bez mykorhizních hub.

Mykorhizní houby jsou na stanoviště přeneseny opět s půdou (zhruba 1-2 cm), která je odebrána z míst s obsahem mykorhizních hub. Na plochu určenou pro kontrolu je přenesena tato půda až po sterilizaci, a tedy bez mykorhizních hub (Titus, del Moral 1998).

Následně zkoumáme druhovou skladbu rostlin nebo procentuální zastoupení jednotlivých druhů. V porovnání s nenainokulovanou plochou pak sledujeme druhovou skladbu stanovišť nebo rychlost vytvoření vegetačního krytu. Mimo to může následovat laboratorní rozbor rostlinné biomasy, při kterém se zjišťuje například obsah fosforu a dusíku v biomase rostlin nebo kolonizace kořene mykorhizní houbou.

Pro nainokulování určitého stanoviště mohou být využity i komerční přípravky jako například Symbivit[®], jež obsahují spory, části mycelia a kolonizovaných kořenů (např. Rydlová et al. 2008).

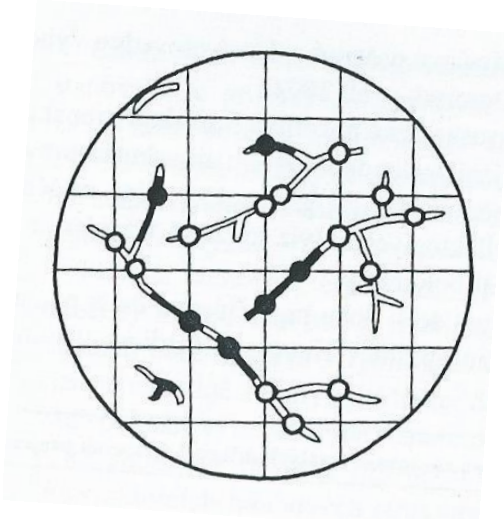
7.2. Určení mykorhizního inokulačního potenciálu (MIP)

Pro úspěšné vytvoření mykorhizní symbiózy je důležitá schopnost hub infikovat rostlinného symbionta. Je známo, že spory hub vytváří mykorhizní symbiózu obtížněji v porovnání s již vytvořeným extraradikálním myceliem. Právě rozvoj extraradikálního mycelia zvyšuje mykorhizní inokulační potenciál.

Mykorhizní inokulační potenciál se určuje z půdy odebrané na stanovišti. Část této půdy se vysterilizuje a následně smíchá v určitém poměru s nevysterilizovanou půdou. Do takto připraveného substrátu se zasadí obvykle rostliny *Zea mays*. Ty jsou zhruba po čtyřech týdnech sklizeny, kořeny se promyjí, abychom odstranili zbytky substrátu. Následně jsou tyto kořeny obarveny trypanovou modří. Dále hodnotíme kolonizaci kořene (Gryndler et al. 2004).

I když existuje mnoho metod pro stanovení kolonizace kořene, nejpoužívanější, nejen při určování mykorhizního inokulačního potenciálu, je průsečíková metoda (Giovannetti, Mosse 1980). Obarvené kořeny jsou vloženy do Petriho misky, pod ni se vloží fólie s vyznačenou čtvercovou mřížkou. Pod mikroskopem při nízkém zvětšení pak sledujeme průsečíky kořenů rostlin s čtvercovou sítí a přítomnost či nepřítomnost houbových struktur zaznamenáváme pomocí + či – viz. obrázek č. 3. Procento kolonizace pak lze vypočítat podle vzorce:

$$\%C = 100 \frac{\sum (+)}{(\sum +) + \sum (-)} \quad (\text{Gryndler et al. 2004}).$$



Obrázek 3. Pravidelná čtvercová síť používaná při stanovení kolonizace kořenů průsečíkovou metodou. Kolonizované části kořenů jsou znázorněny černě. Průsečíky kolonizovaných kořenů se sítí jsou znázorněny černými kroužky, průsečíky nekolonizovaných kořenů se sítí jsou znázorněny bílými kroužky. Převzato z Gryndler et al. (2004).

7.3. Hodnocení závislosti rostlin na mykorhizní symbióze

Podle Plenchette et al. (1983) lze určit závislost rostlin na mykorhizní symbióze podle srovnání suché biomasy nenainokulované rostliny s rostlinou nainokulovanou. Pokud mají nainokulované rostliny větší množství suché biomasy než rostliny nenainokulované, znamená to, že rostlina profituje z mykorhizní symbiózy. Van der Heijden et al. (1998) upozorňuje, že odpověď jednotlivých druhů rostlin na různé druhy hub se liší. Nelze tedy říci, že rostlina nainokulovaná určitým druhem mykorhizní houby by s jiným druhem neměla větší množství biomasy nebo naopak. Navíc rostliny profitují ze soužití s mykorhizními rostlinami i jinými způsoby než právě jen zvýšením množství rostlinné biomasy.

Zda jsou rostliny závislé na mykorhize lze určit pomocí skleníkových pokusů. Půda nebo směs půdy a písku je nainokulována buď jedním, nebo více druhy mykorhizních hub. Abychom mohli zhodnotit vliv mykorhizní symbiózy na rostlinu, je část experimentálních ploch nechána pro porovnání bez mykorhizního ošetření. Do takto připravených substrátů jsou přidány předpěstované semenáčky rostlin. Takto pěstované rostliny jsou po určité době sklizeny. Nejčastěji u nich následně určujeme množství suché biomasy, obsah fosforu nebo dusíku v jednotlivých částech rostlin v porovnání s rostlinami nenainokulovanými (např. Pánková et al. 2008).

Mykorhizní závislost rostlin se může lišit v jednotlivých částech jejich života. Ovlivňují ji i měnící se abiotické a biotické podmínky i mnoho dalších faktorů. Velkou

roli hraje také identita partnerů vstupujících do mykorhizní symbiózy. Z těchto důvodů je stanovení mykorhizní závislosti jednotlivých druhů rostlin poměrně složité.

8. Závěr

Předkládaná bakalářská práce nemůže obsáhnout celou složitost vztahu mezi mykorrhizními houbami a rostlinami v primární sukcesi. Jedná se o velmi složitý proces, kterému je třeba věnovat pozornost i v budoucnosti.

Práce uvádí četné faktory, které ovlivňují primární sukcesi, mykorrhizní houby, a tedy i vznik mykorrhizní symbiózy. Právě tyto faktory jako je šíření rozmnožovacích částic symbiontů, interakce s ostatními organismy jako jsou bakterie nebo herbivoři, nebo interakce mezi rostlinami navzájem ovlivňují celkový výsledek mykorrhizní symbiózy, a tedy i její význam pro primární sukcesi. Na konečný výsledek mykorrhizní symbiózy mají vliv i abiotické faktory, jako je textura půdy, pH, podnebí nebo teplota. Nemalý význam má identita symbiontů.

Lze říci, že mykorrhizní houby mohou rostlinám usnadňovat kolonizaci stanoviště v procesu primární sukcese a že ovlivňují strukturu rostlinného společenstva. Zatímco v některých případech mykorrhizní symbióza podporuje pomocí sítě extraradikálního mycelia růst semenáčků, za jiných podmínek nebo za účasti jiných symbiontů nemá mykorrhizní symbióza význam žádný či malý.

Tato literární rešerše měla za cíl shrnout dosavadní poznatky o možném významu mykorrhizních hub v primární sukcesi. Bude pro mne podkladem pro navazující diplomovou práci, v níž se budu touto problematikou zabývat prakticky. Má pozorování budou probíhat na výsypce ve vápencovém lomu Čeřínka v Českém krasu viz. obrázky č. 4 a 5.



Obrázek 4 a 5. Lom Čeřinka. Autor: Eliška Kuřáková

9. Seznam použité literatury

ALDAY, J. G., R. H. MARRS a C. MARTÍNEZ-RUIZ. Vegetation succession on reclaimed coal wastes in Spain: the influence of soil and environmental factors. *Applied Vegetation Science* [online]. 2011, č. 1, s. 84-94 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1111/j.1654-109X.2010.01104.x. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1654-109X.2010.01104.x>

ALLEN, E. B. a M. F. ALLEN. Facilitation of succession by the nonmycotrophic colonizer *Salsola kali* (Chenopodiaceae) on a harsh site: Effects of Mycorrhizal Fungi. *American Journal of Botany* [online]. 1988, č. 2, s. 257- [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.2307/2443892. Dostupné z: [http://links.jstor.org/sici?sici=0002-9122\(198802\)75:2<257:FOSBTN>2.0.CO;2-U](http://links.jstor.org/sici?sici=0002-9122(198802)75:2<257:FOSBTN>2.0.CO;2-U)

ARDITTI, J. a A. K. A. GHANI. Tansley review no. 110. *New Phytologist* [online]. 2000, č. 3, s. 367-421 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1046/j.1469-8137.2000.00587.x. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1469-8137.2000.00587.x>

AUGÉ, R. M. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* [online]. 2001, č. 1, s. 3-42 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1007/s005720100097. Dostupné z: <http://link.springer.com/10.1007/s005720100097>

BAASCH, A., A. KIRMER a S. TISCHEW. Nine years of vegetation development in a postmining site: effects of spontaneous and assisted site recovery. *Journal of Applied Ecology* [online]. 2012, č. 1, s. 251-260 [cit. 2013-05-10]. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2011.02086.x. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2664.2011.02086.x>

BAKKER, J. P., P. POSCHLOD, R. J. STRYKSTRA, R. M. BEKKER a K. THOMPSON. Seed banks and seed dispersal: Important topics in restoration ecology. *Acta Botanica Neerlandica* [online]. 1996, č. 4, s. 461-490 [cit. 2013-05-10]. Dostupné z: <http://www.citeulike.org/user/hugoc/article/10408414>

BENEDETTO, A., F. MAGURNO, P. BONFANTE a L. LANFRANCO. Expression profiles of a phosphate transporter gene (GmosPT) from the endomycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. *Mycorrhiza* [online]. 2005, č. 8, s. 620-627 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1007/s00572-005-0006-9. Dostupné z: <http://link.springer.com/10.1007/s00572-005-0006-9>

BONFANTE, P. a I. A. ANCA. Plants, mycorrhizal fungi, and bacteria: A network of interactions. *Annual review of microbiology*. Palo Alto, Calif: Annual Reviews, 2007, s. 363-383. ISBN 9780824311636.

BONFANTE, P. a S. PEROTTO. Tansley review no. 82. Strategies of arbuscular mycorrhizal fungi when infecting host plants. *New Phytologist* [online]. 1995, č. 1, s. 3-21 [cit. 2013-05-10]. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1995.tb01810.x. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1469-8137.1995.tb01810.x>

BROVKIN, V. Climate-vegetation interaction. *Journal de Physique IV (Proceedings)* [online]. 2002, č. 10, s. 57-72 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1051/jp4:20020452. Dostupné z: <http://www.edpsciences.org/10.1051/jp4:20020452>

BROWN, V. K. Insect herbivores and plant succession. *Oikos* [online]. 1985, č. 1, s. 17- [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.2307/3544037. Dostupné z: <http://www.jstor.org/stable/3544037?origin=crossref>

BRUNDRETT, M. C. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytologist* [online]. 2002, č. 2, s. 275-304 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1046/j.1469-8137.2002.00397.x. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1469-8137.2002.00397.x>

- BRUNDRETT, M. C.** Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant and Soil* [online]. 2009, č. 1-2, s. 37-77 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1007/s11104-008-9877-9. Dostupné z: <http://link.springer.com/10.1007/s11104-008-9877-9>
- BUCHER, M.** Functional biology of plant phosphate uptake at root and mycorrhiza interfaces. *New Phytologist* [online]. 2007, č. 1, s. 11-26 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2006.01935.x. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1469-8137.2006.01935.x>
- BURROWS, R. L. a F. L. PFLEGER.** Host responses to AMF from plots differing in plant diversity. *Plant and Soil* [online]. 2002, č. 1, s. 169-180 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1023/A:1015850905754. Dostupné z: <http://link.springer.com/10.1023/A:1015850905754>
- CAIRNEY, J. W. G. a A. A. MEHARG.** Ericoid mycorrhiza: a partnership that exploits harsh edaphic conditions. *European Journal of Soil Science* [online]. 2003, č. 4, s. 735-740 [cit. 2013-05-10]. DOI: 10.1046/j.1365-2389.2003.00555.x. Dostupné z: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1365-2389.2003.00555.x>
- CALLAWAY, R. M. a L. R. WALKER.** Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* [online]. 1997, č. 7, s. 1958-1965 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1890/0012-9658(1997)078[1958:CAFASA]2.0.CO;2. Dostupné z: [http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[1958:CAFASA\]2.0.CO;2](http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/0012-9658(1997)078[1958:CAFASA]2.0.CO;2)
- CÁZARES, E., J. M. TRAPPE a A. JUMPPONEN.** Mycorrhiza-plant colonization patterns on a subalpine glacier forefront as a model system of primary succession. *Mycorrhiza* [online]. 2005, č. 6, s. 405-416 [cit. 2013-05-10]. DOI: 10.1007/s00572-004-0342-1. Dostupné z: <http://link.springer.com/10.1007/s00572-004-0342-1>
- CLARK, R.B.** Arbuscular mycorrhizal adaptation, spore germination, root colonization, and host plant growth and mineral acquisition at low pH. *Plant and Soil* [online]. 1997, č. 1, s. 15-22 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1023/A:1004218915413. Dostupné z: <http://link.springer.com/10.1023/A:1004218915413>
- DAVID-SCHWARTZ, R., H. BADANI, W. SMADAR, A. A. LEVY, G. GALILI a Y. KAPULNIK.** Identification of a novel genetically controlled step in mycorrhizal colonization: plant resistance to infection by fungal spores but not extra-radical hyphae. *The Plant Journal* [online]. 2001, č. 6, s. 561-569 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1046/j.1365-313X.2001.01113.x. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1365-313X.2001.01113.x>
- FAGAN, W. F. a J. G. BISHOP.** Trophic interactions during primary succession: Herbivores slow a plant reinvasion at Mount St. Helens. *The American Naturalist* [online]. 2000, č. 2, s. 238-251 [cit. 2013-05-10]. DOI: 10.1086/303320. Dostupné z: <http://www.jstor.org/stable/10.1086/303320>
- FRANCIS, R. a D. J. READ.** The contributions of mycorrhizal fungi to the determination of plant community structure. *Plant and Soil* [online]. 1994, č. 1, s. 11-25 [cit. 2013-05-10]. Dostupné z: <http://link.springer.com/article/10.1007/BF00000091>
- FREY-KLETT, P., J. GARBAYE a M. TARKKA.** The mycorrhiza helper bacteria revisited. *New Phytologist* [online]. 2007, č. 1, s. 22-36 [cit. 2013-05-10]. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2007.02191.x. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1469-8137.2007.02191.x>
- FUJIYOSHI, M., A. KAGAWA, T. NAKATSUBO a T. MASUZAWA.** Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and soil developmental stages on herbaceous plants growing in the early stage of primary succession on Mount Fuji. *Ecological Research* [online]. 2006, č. 2, s. 278-284

[cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1007/s11284-005-0117-y. Dostupné z: <http://link.springer.com/10.1007/s11284-005-0117-y>

GADKAR, V., R. DAVID-SCHWARTZ, T. KUNIK a Y. KAPULNIK. Arbuscular mycorrhizal fungal colonization. Factors involved in host recognition. *Plant Physiology* [online]. 2001, č. 4, s. 1493-1499 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1104/pp.010783. Dostupné z: <http://www.plantphysiol.org/cgi/doi/10.1104/pp.010783>

GALLI, U., H. SCHUEPP a Ch. BRUNOLD. Heavy metal binding by mycorrhizal fungi. *Physiologia Plantarum* [online]. 1994, č. 2, s. 364-368 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1034/j.1399-3054.1994.920224.x. Dostupné z: <http://www.blackwell-synergy.com/links/doi/10.1034/j.1399-3054.1994.920224.x>

GANGE, A. C., V. K. BROWN a L. M. FARMER. A test of mycorrhizal benefit in an early successional plant community. *New Phytologist* [online]. 1990, č. 1, s. 85-91 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1990.tb00925.x. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1469-8137.1990.tb00925.x>

GANGE, A. C., V. K. BROWN a G. S. SINCLAIR. Vesicular-Arbuscular mycorrhizal fungi: A determinant of plant community structure in early succession. *Functional Ecology* [online]. 1993, č. 5, s. 616- [cit. 2013-05-10]. DOI: 10.2307/2390139. Dostupné z: <http://www.jstor.org/stable/2390139?origin=crossref>

GARBAYE, J. Tansley review no. 76 Helper bacteria: a new dimension to the mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist* [online]. 1994, č. 2, s. 197-210 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1994.tb04003.x. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1469-8137.1994.tb04003.x>

GEHRING, C. A., J. E. WOLF a T. C. THEIMER. Terrestrial vertebrates promote arbuscular mycorrhizal fungal diversity and inoculum potential in a rain forest soil. *Ecology Letters* [online]. 2002, č. 4, s. 540-548 [cit. 2013-05-10]. DOI: 10.1046/j.1461-0248.2002.00353.x. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1461-0248.2002.00353.x>

GEHRING, C. a A. BENNETT. Mycorrhizal fungal-plant-insect interactions: The importance of a community approach. *Environmental Entomology* [online]. 2009, č. 1, s. 93-102 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1603/022.038.0111. Dostupné z: <http://openurl.ingenta.com/content/xref?genre=article>

GIOVANNETTI, M. a B. MOSSE. An evaluation of techniques for measuring vesicular arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New Phytologist* [online]. 1980, č. 3, s. 489-500 [cit. 2013-05-13]. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1980.tb04556.x. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1469-8137.1980.tb04556.x>

GÖHRE, V. a U. PASZKOWSKI. Contribution of the arbuscular mycorrhizal symbiosis to heavy metal phytoremediation. *Planta* [online]. 2006, č. 6, s. 1115-1122 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1007/s00425-006-0225-0. Dostupné z: <http://link.springer.com/10.1007/s00425-006-0225-0>

GONZÁLEZ-CHÁVEZ, M.C., R. CARRILLO-GONZÁLEZ, S.F. WRIGHT a K.A. NICHOLS. The role of glomalin, a protein produced by arbuscular mycorrhizal fungi, in sequestering potentially toxic elements. *Environmental Pollution* [online]. 2004, č. 3, s. 317-323 [cit. 2013-05-10]. DOI: 10.1016/j.envpol.2004.01.004. Dostupné z: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0269749104000375>

GRYNDLER, M. *Mykorhizní symbióza: o soužití hub s kořeny rostlin*. Vyd. 1. Praha: Academia, 2004, 366 s. ISBN 80-200-1240-0.

HARRISON, M. J. Signaling in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. ALBERT BALOWS, Associate editor. *Annual review of microbiology*. Palo Alto, Calif: Annual Reviews, 2005, s. 19-42. ISBN 9780824311599.

HAWKINS, H. J. Uptake and transport of organic and inorganic nitrogen by arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil* [online]. 2000, č. 2, s. 275-285 [cit. 2013-05-10]. DOI: 10.1023/A:1026500810385. Dostupné z: <http://link.springer.com/10.1023/A:1026500810385>

HIBBETT, D. S., L. B. GILBERT a M. J. DONOGHUE. Evolutionary instability of ectomycorrhizal symbioses in basidiomycetes. *Nature* [online]. 2000, č. 6803, s. 506-508 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1038/35035065. Dostupné z: <http://www.nature.com/doi/10.1038/35035065>

HOLMGREN, M., M. SCHEFFER a M. A. HUSTON. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* [online]. 1997, č. 7, s. 1966-1975 [cit. 2013-05-10]. DOI: 10.1890/0012-9658(1997)078[1966:TIOFAC]2.0.CO;2. Dostupné z: [http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[1966:TIOFAC\]2.0.CO;2](http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/0012-9658(1997)078[1966:TIOFAC]2.0.CO;2)

HORAN, D. P., G. A. CHILVERS a F. F. LAPEYRIE. Time sequence of the infection process eucalypt ectomycorrhizas. *New Phytologist* [online]. 1988, č. 4, s. 451-458 [cit. 2013-05-10]. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1988.tb03720.x. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1469-8137.1988.tb03720.x>

CHEN, B.D., Y.-G. ZHU, J. DUAN, X.Y. XIAO a S.E. SMITH. Effects of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* on growth and metal uptake by four plant species in copper mine tailings. *Environmental Pollution* [online]. 2007, č. 2, s. 374-380 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1016/j.envpol.2006.04.027. Dostupné z: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0269749106003150>

JANOŮŠKOVÁ, M., J. RYDLOVÁ, D. PŮSCHEL, J. SZÁKOVÁ a M. VOSÁTKA. Extraradical mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi radiating from large plants depresses the growth of nearby seedlings in a nutrient deficient substrate. *Mycorrhiza* [online]. 2011, č. 7, s. 641-650 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1007/s00572-011-0372-4. Dostupné z: <http://link.springer.com/10.1007/s00572-011-0372-4>

JONER, E. J. Metal-binding capacity of arbuscular mycorrhizal mycelium. *Plant and Soil* [online]. 2000, č. 2, s. 227-234 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1023/A:1026565701391. Dostupné z: <http://link.springer.com/10.1023/A:1026565701391>

JUMPPONEN, A. a L. M. EGERTON- WARBURTON. Mycorrhizal fungi in successional environments: A community assembly model incorporating host plant, environmental, and biotic filters. WHITE, James F. *The Fungal community: its organization and role in the ecosystem* [online]. Boca Raton, FL: Taylor, 2005, s. 139-168 [cit. 2013-05-10]. ISBN 978-0-8247-2355-2.

KIKVIDZE, Z., C. ARMAS, K. FUKUDA, MARTÍNEZ-GARCÍA, M MIYATA, A. ODA-TANAKA, F. I. PUGNAIRE a B. WU. The role of arbuscular mycorrhizae in primary succession: differences and similarities across habitats. *Web ecology* [online]. 2010, č. 10, s. 50-57 [cit. 2013-05-10]. Dostupné z: <http://www.web-ecol.net/10/50/2010/we-10-50-2010.html>

KNELMAN, J. E., T. M. LEGG, S. P. O'NEILL, Ch. L. WASHENBERGER, A. GONZÁLEZ, C. C. CLEVELAND a D. R. NEMERGUT. Bacterial community structure and function change in association with colonizer plants during early primary succession in a glacier forefield. *Soil Biology and Biochemistry* [online]. 2012, č. 3, s. 172-180 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1016/j.soilbio.2011.12.001. Dostupné z: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0038071711004160>

LÓPEZ-PEDROSA, A., M. GONZÁLEZ-GUERRERO, A. VALDERAS, C. AZCÓN-AGUILAR a N. FERROL. GintAMT1 encodes a functional high-affinity ammonium transporter that is expressed in the extraradical mycelium of *Glomus intraradices*. *Fungal Genetics and Biology* [online]. 2006, č. 2, s. 102-110 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1016/j.fgb.2005.10.005. Dostupné z: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1087184505001660>

LOVERA, M. a G. CUENCA. Arbuscular mycorrhizal infection in Cyperaceae and Gramineae from natural, disturbed and restored savannas in La Gran Sabana, Venezuela. *Mycorrhiza* [online]. 1996, č. 2, s. 111-118 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1007/s005720050115. Dostupné z: <http://link.springer.com/10.1007/s005720050115>

LU, X. a R. T. KOIDE. The effects of mycorrhizal infection on components of plant growth and reproduction. *New Phytologist* [online]. 1994, č. 2, s. 211-218 [cit. 2013-05-10]. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1994.tb04004.x. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1469-8137.1994.tb04004.x>

MALCOVÁ, R., J. ALBRECHTOVÁ a M. VOSÁTKA. 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* [online]. 2001, č. 2, s. 129-142 [cit. 2013-05-10]. DOI: 10.1016/S0929-1393(01)00156-1. Dostupné z: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0929139301001561>

MALDONADO-MENDOZA, I. E., G. R. DEWBRE a M. J. HARRISON. A phosphate transporter gene from the extra-radical mycelium of an arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* is regulated in response to phosphate in the environment. *Molecular Plant-Microbe Interactions* [online]. 2001, č. 10, s. 1140-1148 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1094/MPMI.2001.14.10.1140. Dostupné z: <http://apsjournals.apsnet.org/doi/abs/10.1094/MPMI.2001.14.10.1140>

MANGAN, S. A. a G. H. ADLER. Consumption of arbuscular mycorrhizal fungi by terrestrial and arboreal small mammals in a panamanian cloud forest. *Journal of Mammalogy* [online]. 2000, č. 2, s. 563-570 [cit. 2013-05-10]. Dostupné z: <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1644/1545-1542%282000%29081%3C0563%3ACOAMFB%3E2.0.CO%3B2>

MÍCHAL, I. *Ekologická stabilita*. 1. vyd. Brno: Veronica, 1994, 243 s.

MIRANSARI, M. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and soil bacteria. *Applied Microbiology and Biotechnology* [online]. 2011, č. 4, s. 917-930 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1007/s00253-010-3004-6. Dostupné z: <http://link.springer.com/10.1007/s00253-010-3004-6>

MIRANSARI, M. Arbuscular mycorrhizal fungi and nitrogen uptake. *Archives of Microbiology* [online]. 2011, č. 2, s. 77-81 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1007/s00203-010-0657-6. Dostupné z: <http://link.springer.com/10.1007/s00203-010-0657-6>

NEWSHAM, K.K., A.H. FITTER a A.R. WATKINSON. Multi-functionality and biodiversity in arbuscular mycorrhizas. *Trends in Ecology* [online]. 1995, č. 10, s. 407-411 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1016/S0169-5347(00)89157-0. Dostupné z: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0169534700891570>

NING, J. a J. R. CUMMING. Arbuscular mycorrhizal fungi alter phosphorus relations of broomsedge (*Andropogon virginicus* L.) plants. *Journal of Experimental Botany* [online]. 2001, č. 362, s. 1883-1891 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1093/jexbot/52.362.1883. Dostupné z: <http://jxb.oxfordjournals.org/lookup/doi/10.1093/jexbot/52.362.1883>

- NOVÁK, J. a K. PRACH.** Vegetation succession in basalt quarries: Pattern on a landscape scale. *Applied Vegetation Science* [online]. 2003, č. 2, s. 111- [cit. 2013-05-10]. DOI: 10.1658/1402-2001(2003)006[0111:VSIBQP]2.0.CO;2. Dostupné z: [http://doi.wiley.com/10.1658/1402-2001\(2003\)006\[0111:VSIBQP\]2.0.CO;2](http://doi.wiley.com/10.1658/1402-2001(2003)006[0111:VSIBQP]2.0.CO;2)
- OEHL, F., E. LACZKO, A. BOGENRIEDER, K. STAHR, R. BÖSCH, M. VAN DER HEIJDEN a E. SIEVERDING.** Soil type and land use intensity determine the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Soil Biology and Biochemistry* [online]. 2010, č. 8, s. 724-738 [cit. 2013-05-10]. DOI: 10.1016/j.soilbio.2010.01.006. Dostupné z: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0038071710000234>
- PADILLA, F. M. a F. I. PUGNAIRE.** The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment* [online]. 2006, č. 4, s. 196-202 [cit. 2013-05-10]. DOI: 10.1890/1540-9295(2006)004[0196:TRONPI]2.0.CO;2. Dostupné z: [http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/1540-9295\(2006\)004\[0196:TRONPI\]2.0.CO;2](http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/1540-9295(2006)004[0196:TRONPI]2.0.CO;2)
- PÁNKOVÁ, H., Z. MÜNZBERGOVÁ, J. RYDLOVÁ a M. VOSÁTKA.** Differences in AM fungal root colonization between populations of perennial Aster species have genetic reasons. *Oecologia* [online]. 2008, č. 2, s. 211-220 [cit. 2013-05-13]. DOI: 10.1007/s00442-008-1064-4. Dostupné z: <http://link.springer.com/10.1007/s00442-008-1064-4>
- PLENCHETTE, C., J. A. FORTIN a V. FURLAN.** Growth responses of several plant species to mycorrhizae in a soil of moderate P-fertility. *Plant and Soil* [online]. 1983, č. 2, s. 199-209 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1007/BF02374780. Dostupné z: <http://link.springer.com/10.1007/BF02374780>
- PRACH, K. a R. J. HOBBS.** Spontaneous succession versus technical reclamation in the restoration of disturbed sites. *Restoration Ecology* [online]. 2008, č. 3, s. 363-366 [cit. 2013-05-10]. DOI: 10.1111/j.1526-100X.2008.00412.x. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1526-100X.2008.00412.x>
- PRACH, K. a P. PYŠEK.** Using spontaneous succession for restoration of human-disturbed habitats: Experience from Central Europe. *Ecological Engineering* [online]. 2001, č. 1, s. 55-62 [cit. 2013-05-10]. DOI: 10.1016/S0925-8574(00)00132-4. Dostupné z: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0925857400001324>
- PRACH, K. a P. PYŠEK.** How do species dominating in succession differ from others?. *Journal of Vegetation Science* [online]. 1999, č. 3, s. 383-392 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.2307/3237067. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.2307/3237067>
- PRACH, K., P. PYŠEK a V. JAROŠÍK.** Climate and pH as determinants of vegetation succession in Central European man-made habitats. *Journal of Vegetation Science* [online]. 2007, č. 5, s. 701-710 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2007.tb02584.x. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02584.x>
- PRACH, K. a L. R. WALKER.** Four opportunities for studies of ecological succession. *Trends in Ecology* [online]. 2011, č. 3, s. 119-123 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1016/j.tree.2010.12.007. Dostupné z: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0169534710002995>
- PÜSCHEL, D., J. RYDLOVÁ a M. VOSÁTKA.** Mycorrhiza influences plant community structure in succession on spoil banks. *Basic and Applied Ecology* [online]. 2007, č. 6, s. 510-520 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1016/j.baae.2006.09.002. Dostupné z: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1439179106000867>
- RAEVEL, V., C. VIOLLE a F. MUNOZ.** Mechanisms of ecological succession: insights from plant functional strategies. *Oikos* [online]. 2012, č. 11, s. 1761-1770 [cit. 2013-05-09]. DOI:

10.1111/j.1600-0706.2012.20261.x. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1600-0706.2012.20261.x>

REDECKER, D. Glomalean Fungi from the Ordovician. *Science* [online]. 2000, č. 5486, s. 1920-1921 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1126/science.289.5486.1920. Dostupné z: <http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.289.5486.1920>

REGVAR, M., K. VOGEL, N. IRGEL, T. WRABER, U. HILDEBRANDT, P. WILDE a H. BOTHE. Colonization of pennycresses (*Thlaspi* spp.) of the Brassicaceae by arbuscular mycorrhizal fungi. *Journal of Plant Physiology* [online]. 2003, č. 6, s. 615-626 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.1078/0176-1617-00988. Dostupné z: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0176161704704459>

RYDLOVÁ, J., D. PÜSCHEL, M. VOSÁTKA a K. CHARVÁTOVÁ. Different effect of mycorrhizal inoculation in direct and indirect reclamation of spoil banks. *Journal of Applied Botany and Food Quality* [online]. 2008, č. 1, 15- 20 [cit. 2013-05-10]. Dostupné z: <http://pub.jki.bund.de/index.php/JABFQ/article/view/2016>

ŘEHOUNKOVÁ, K. a K. PRACH. Spontaneous vegetation succession in gravel–sand pits: A potential for restoration. *Restoration Ecology* [online]. 2008, č. 2, s. 305-312 [cit. 2013-05-10]. DOI: 10.1111/j.1526-100X.2007.00316.x. Dostupné z: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1526-100X.2007.00316.x>

SCHACHTMAN, D. P. Phosphorus uptake by plants: From soil to cell. *Plant Physiology* [online]. 1998, č. 2, s. 447-453 [cit. 2013-05-10]. DOI: 10.1104/pp.116.2.447. Dostupné z: <http://www.plantphysiol.org/cgi/doi/10.1104/pp.116.2.447>

SCHMIDT, S.K, S. C REED, D. R NEMERGUT, A STUART GRANDY, C. C CLEVELAND, M. N WEINTRAUB, A. W HILL, E. K COSTELLO, A.F MEYER, J.C NEFF a A.M MARTIN. The earliest stages of ecosystem succession in high-elevation (5000 metres above sea level), recently deglaciated soils. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. 2008, č. 1653, s. 2793-2802 [cit. 2013-05-10]. DOI: 10.1098/rspb.2008.0808. Dostupné z: <http://rspb.royalsocietypublishing.org/cgi/doi/10.1098/rspb.2008.0808>

SLAVÍKOVÁ, J. *Ekologie rostlin*. 1. vyd. Praha: Státní pedagogické nakladatelství, 1986, 366 s.

SMITH, S., D. READ a J. HARLEY. *Mycorrhizal symbiosis*. 2nd ed. San Diego, Calif.: Academic Press, c1997, 605 s. ISBN 01-265-2840-3.

STRACK, D., T. FESTER, B. HAUSE, W. SCHLIEMANN a M. H. WALTER. Review Paper: Arbuscular mycorrhiza: Biological, chemical, and molecular aspects. *Journal of Chemical Ecology* [online]. 2003, č. 9, s. 1955-1979 [cit. 2013-05-10]. DOI: 10.1023/A:1025695032113. Dostupné z: <http://link.springer.com/10.1023/A:1025695032113>

TAKEMOTO, D. a A. R. HARDHAM. The Cytoskeleton as a regulator and target of biotic interactions in plants. *Plant Physiology* [online]. 2004, č. 4, s. 3864-3876 [cit. 2013-05-10]. DOI: 10.1104/pp.104.052159. Dostupné z: <http://www.plantphysiol.org/cgi/doi/10.1104/pp.104.052159>

TITUS, J. H. a R. DEL MORAL. The role of mycorrhizal fungi and microsites in primary succession on Mount St. Helens. *American Journal of Botany* [online]. 1998, č. 3, s. 370- [cit. 2013-05-10]. DOI: 10.2307/2446330. Dostupné z: [http://links.jstor.org/sici?sici=0002-9122\(199803\)85:3<370:TROMFA>2.0.CO;2-N](http://links.jstor.org/sici?sici=0002-9122(199803)85:3<370:TROMFA>2.0.CO;2-N)

TOWNSEND, C. R, M. BEGON a J. L HARPER. *Základy ekologie*. 1. české vyd. Olomouc: Univerzita Palackého v Olomouci, 2010, xii, 505 s. ISBN 978-802-4424-781.

VAN DER HEIJDEN, M G. A., T. BOLLER, A. WIEMKEN a I. R. SANDERS. Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecology* [online]. 1998, č. 6, s. 2082-2091 [cit. 2013-05-10]. DOI: 10.1890/0012-9658(1998)079[2082:DAMFSA]2.0.CO;2. Dostupné z: [http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[2082:DAMFSA\]2.0.CO;2](http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/0012-9658(1998)079[2082:DAMFSA]2.0.CO;2)

VOSÁTKA, M., J. RYDLOVÁ a R. MALCOVÁ. Microbial inoculations of plants for revegetation of disturbed soils in degraded ecosystems. In: *Nature and culture in landscape ecology: (experiences for the 3rd millenium)*. Praha: Karolinum, 1999, s. 303-317. ISBN 8071849561.

WALKER, L. R a R. del MORAL. *Primary succession and ecosystem rehabilitation*. New York: Cambridge University Press, 2003, xiii, 442 p. ISBN 05-215-2954-9.

WOOD, D. M. a R. DEL MORAL. Mechanisms of early primary succession in subalpine habitats on Mount St. Helens. *Ecology* [online]. 1987, č. 4, s. 780- [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.2307/1938349. Dostupné z: <http://www.jstor.org/stable/1938349?origin=crossref>

YUKAWA, T., Y. OGURA-TSUJITA, R. P. SHEFFERSON a J. YOKOYAMA. Mycorrhizal diversity in *Apostasia* (Orchidaceae) indicates the origin and evolution of orchid mycorrhiza. *American Journal of Botany* [online]. 2009, č. 11, s. 1997-2009 [cit. 2013-05-09]. DOI: 10.3732/ajb.0900101. Dostupné z: <http://www.amjbot.org/cgi/doi/10.3732/ajb.0900101>

Další zdroje:

KUŤÁKOVÁ Eliška, obrázek 4 a 5, lom Čerínka