

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Václav Novák

**Význam arbuskulární mykorrhizy a složení společenstev arbuskulárně mykorrhizních
hub u rostlin s různými životními formami**

Role of arbuscular mycorrhizal symbiosis and composition of arbuscular mycorrhizal
communities among plants from different functional groups

Bakalářská práce

Vedoucí práce: Mgr. Petr Kohout, Ph.D.

Praha, 2021

Poděkování:

Rád bych tímto poděkoval Mgr. Petru Kohoutovi, Ph.D. za odborné vedení mé práce, cenné rady a ochotu. Dále děkuji všem svým blízkým, kteří mi byli oporou.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 30. 4. 2021

Podpis

Abstrakt

Arbuskulární mykorhiza je mutualistické soužití většiny druhů rostlin a hub z oddělení Glomeromycota. V symbióze dochází k oboustranné výměně živin, při které houba získává od rostliny produkty fotosyntézy, a naopak dodává látky anorganické, především fosfor. Mykorhiza má vliv na růst a obranyschopnost rostlin. Složení společenstev AM hub je kromě abiotických faktorů ovlivněno také vlastnostmi hostitelských rostlin, jako jsou typ fotosyntézy, růstová forma, délka životního cyklu, CSR strategie, schopnost fixovat vzdušný dusík, či mykorhizní status. Také význam, který mykorhiza má, je různý pro rostliny s odlišnými vlastnostmi. Tato práce popisuje rozdíly ve složení a diverzitě AMH společenstev u rostlin s různými ekofyziologickými vlastnostmi a shrnuje význam mykorhizy pro různé funkční typy rostlin.

Klíčová slova: Arbuskulární mykorhiza, společenstva, diverzita, složení, funkční typ

Abstract

Arbuscular mycorrhiza is a type of mutualistic symbiosis between most plant species and fungi from the phylum Glomeromycota. Both partners exchange nutrients. The fungus provides inorganic substances especially phosphorus and receives the products of photosynthesis from the plant. Mycorrhiza also affects plant growth and resistance against pathogens. The composition of AM fungi community is, apart from abiotic factors, also driven by the host plant traits such as photosynthetic type, growth form, life cycle, CSR strategy, N-fixation or mycorrhizal status. The role of mycorrhizae also differs among different plant functional types. This thesis describes the differences in composition and diversity of AM fungal communities among plants with different ecophysiological traits and summarizes the role of mycorrhiza for different plant functional types.

Key words: Arbuscular mycorrhiza, communities, diversity, composition, functional type

Obsah

1	Úvod.....	1
2	Specifika mykorhizních partnerů	2
2.1	Základní ekofyziologické skupiny rostlin	2
2.1.1	Typy fotosyntézy	2
2.1.2	Růstové formy a délka životního cyklu.....	3
2.1.3	Životní strategie rostlin.....	4
2.1.4	Dusík-fixující rostliny	4
2.1.5	Mykorhizní status	5
2.2	Arbuskulárně mykorhizní houby	5
2.2.1	Obecná charakteristika	5
2.2.2	Význam arbuskulárně mykorhizních hub pro rostliny	7
3	Faktory ovlivňující složení arbuskulárně mykorhizních houbových společenstev	9
3.1	Vliv abiotických faktorů na složení arbuskulárně mykorhizních houbových společenstev	9
3.2	Vliv disturbance na složení arbuskulárně mykorhizních houbových společenstev.....	11
3.3	Vliv hostitelských rostlin na složení arbuskulárně mykorhizních houbových společenstev. 11	
3.3.1	Vliv typu fotosyntézy hostitele na složení arbuskulárně mykorhizních houbových společenstev.....	12
3.3.2	Vliv růstové formy hostitele na složení arbuskulárně mykorhizních houbových společenstev.....	13
3.3.3	Vliv délky životního cyklu hostitelských rostlin na složení arbuskulárně mykorhizních houbových společenstev	13
3.3.4	Vliv životních strategií rostlin na složení arbuskulárně mykorhizních houbových společenstev.....	14
3.3.5	Vliv dusík fixujících rostlin na složení arbuskulárně mykorhizních společenstev.....	14
3.3.6	Vliv mykorhizního statusu hostitele na složení arbuskulárně mykorhizních houbových společenstev.....	15
4	Význam arbuskulární mykorhizy pro rostliny s různými ekofyziologickými vlastnostmi	15
4.1	Význam arbuskulární mykorhizy pro rostliny s různým typem fotosyntézy	15
4.2	Význam arbuskulární mykorhizy pro rostliny různých růstových forem.....	16

4.3	Význam arbuskulární mykorhizy pro rostliny s různou délkou životního cyklu	17
	Význam arbuskulární mykorhizy pro rostliny s různou životní strategií	18
4.4	18
4.5	Význam arbuskulární mykorhizy pro rostliny fixující dusík.....	18
4.6	Význam arbuskulární mykorhizy pro rostliny s různým mykorhizním statutem.....	20
5	Závěr.....	20

1 Úvod

Mykorhizní symbióza je označení pro mutualistické soužití rostlin a hub. Základní vztah spočívá v oboustranné výměně živin, kdy autotrof dodává asimiláty houbovým hyfám, které naopak poskytují látky anorganické a vodu. K dalším funkcím mykorhizy patří ochrana před patogeny, či tvorba společných myceliálních sítí, jež mohou spojovat vícero rostlinných jedinců a umožnit přenos látek informačních, alelopatických, či živin (Achatz et al., 2014; Babikova et al., 2013; Barto et al., 2011; Lerat et al., 2002).

Mykorhizy se účastní naprostá většina rostlinných druhů a její role v ekosystémech je markantní. Význam spočívá především v koloběhu živin, stabilizaci půdy a v ovlivnění složení rostlinných společenstev (Heijden et al., 2015).

Rozeznáváme několik typů mykorhizy lišící se anatomickými strukturami, ekologickou charakteristikou a taxony, jež se jich účastní. Jsou jimi arbuskulární mykorhiza, ektomykorhiza, erikoidní, orchideoidní, dále také mykorhiza arbutoidní, monotropoidní a ektendomykorhiza (Smith & Read, 2009).

Arbuskulární mykorhiza (AM) představuje nejhojnější, a tedy velmi významnou mykorhizní symbiózu. Jedná se o mutualistické soužití rostlin a hub z oddělení Glomeromycota. Rostlinnými partnery v tomto případě mohou kromě semenných rostlin být také gametofyty zástupců skupiny Bryophyta či gametofyty a sporofyty skupiny Pteridophyta (Smith & Read, 2009). Ke specifickým AM anatomickým strukturám patří arbuskuly, keříčkovité útvary z hyf penetrujících buněčnou stěnu kořenových buněk (nikoliv však plazmatickou membránu), a vesikuly se zásobní funkcí. Zatímco arbuskuly jsou přítomné vždy, u vesikulů toto pravidlo neplatí (Smith & Read, 2009).

Arbuskulární mykorhiza je evolučně nejstarší mykorhizním typem. Paleobiologické nálezy charakteristických struktur (arbuskul a mycelia) v pletivech rostliny *Aglaophyton major* dokazují výskyt tohoto soužití již z devonu. Předpokládá se, že svou roli hrála i u přechodu rostlin na souš (Remy et al., 1994; Smith & Read, 2009).

Obecně se dá říci, že symbióza s AM houbami zvyhodňuje hostitele před biotickým i abiotickým stresem, zvyšuje dostupnost prvků v půdě, zejména P, N a také Zn, Cu (Smith & Read, 2009), a podílí se na stabilitě půdy jako takové (Rillig & Mummey, 2006).

Tyto benefity mohou být jednou z možností, jak zajistit výhodnější podmínky pro zemědělství, a přinést tak lepší výnosy za užití přirozených metod. Širší studium těchto interakcí může vést nejen k pochopení aspektů symbiózy, ale také k většímu uplatnění mykorhizy při pěstování kulturních plodin a zajištění tak potravy rostoucí lidské populaci.

Jelikož symbióza s arbuskulárně mykorhizními houbami prostupuje celou evolucí rostlin, je zřejmé, že velká část ekofyziologických přizpůsobení rostlin vznikala ruku v ruce s evolucí mykorhizního vztahu. Cílem této práce je pomocí literární rešerše shrnout současné poznatky o rozdílech ve složení společenstev AM hub u rostlin s různými fyziologickými a ekologickými strategiemi, dále také určit, které ekofyziologické vlastnosti hostitelských rostlin hrají zásadní roli ve složení komunit arbuskulárně mykorhizních hub a jaký význam má mykorhiza pro různé funkční typy rostlin.

2 Specifika mykorhizních partnerů

2.1 Základní ekofyziologické skupiny rostlin

2.1.1 Typy fotosyntézy

Fotosyntéza je anabolický proces, při kterém dochází k přeměně energie slunečního záření na energii chemických vazeb. To je doprovázeno přeměnou anorganických látek (oxidu uhličitého) na látky organické (sacharidy). Rozlišujeme tři typy fotosyntézy.

C3 fotosyntéza je původní a také nejrozšířenější cestou fixace CO₂, při které je molekula CO₂ navázána na RuBP (ribulóza-1,5-bisfosfát) za katalýzy enzymem Rubisco (ribulóza-1,5-bisfosfát-karboxyláza/oxygenáza). Adaptací na oxidázovou aktivitu enzymu Rubisco vzniká v prostředí, kde je nutné intenzivnější šetření s vodou, C4 fotosyntéza. C4 rostliny otevírají své průduchy pouze částečně, nedochází tak ke větším ztrátám vody transpirací. To je umožněno prostorovým oddělením primární fixace CO₂ a navázání CO₂ na Rubisco. Díky prostorovému oddělení obou procesů se enzym Rubisco nachází v prostředí s nízkou koncentrací kyslíku a jeho oxidázová aktivita je omezena, a nedochází tak ke ztrátám energie fotorespirací. Dalším typem fotosyntézy je pak CAM. Při té dochází k primární fixaci, a tedy otevírání průduchů, pouze v noci. CAM metabolismus vzniká jako adaptace na extrémní sucho. (Buchanan et al., 2015)

Rostliny s různými cestami fixace uhlíku se liší svými ekologickými nároky. Optimální teploty pro konání fotosyntézy C3 rostlin nacházíme mezi 20°C až 30°C (Yamasaki et al., 2002). Mají globální distribuci, vyskytují se ve všech typech podnebí a patří sem byliny, keře i stromy. Se

stoupající nadmořskou výškou jejich podíl ve společenstvech roste. Hlavní ekologické nároky C4 rostlin jsou vysoké teploty ve vegetačním období a střední až vysoká intenzita ozáření (Sage et al., 1999). Ostatní podmínky hrají spíše sekundární roli. C4 metabolismus umožňuje rostlině lépe snášet aridní podmínky, salinitu a nedostatek N, a dokonce v těchto podmínkách dominovat (Sage et al., 1999). Nacházíme je v otevřených tropických oblastech a oblastech aridních. A to ve formě keřů, či bylin. C4 rostliny mají vyšší water-use efficiency (Crawley, 1997) a optimální jsou pro ně srážky v teplé části roku (Sage et al., 1999).

Mimo jiné se rostliny s odlišnou fixací C liší morfologií kořenů. Kořeny C4 trav jsou méně jemné a větvené, zatímco C3 tvoří kořeny jemnější a propletené (B. A. D. Hetrick et al., 1990), mající lepší poměr povrchu ku biomase kořene a schopnost prorůstat půdou. Také kořenové vlášení je více vyvinuté na kořenech C3 rostlin, což je ve srovnání s C4 druhy činí efektivnějšími příjemci P z půdy (Grman, 2012), jinými slovy lze předpokládat, že C4 rostliny by měly být více závislé na příjmu P skrze mykorhizní houby.

Ačkoliv i u CAM rostlin byla arbuskulární mykorhiza pozorována (Cui & Nobel, 1992), není mykorhiza v extrémních podmínkách běžná (Brundrett & Tedersoo, 2018), tedy ani srovnání složení AMH společenstev a jejich vlivu na rostliny se nestalo předmětem dostupných studií. Pro nedostatek informací budou v dalších kapitolách rozebírána pouze AMH společenstva u C3 a C4 rostlin.

2.1.2 Růstové formy a délka životního cyklu

V rámci různých životních strategií nabývají rostliny také různých růstových forem.

K jednoletým rostlinám patří byliny a trávy, investující primárně do rozmnožování. Typická je pro ně nadprodukce semen, pomocí nichž přežívají nepříznivá období v rámci semenných bank. Mezi rostlinami víceletými nacházíme jak byliny a trávy, tak keře a stromy. Tyto rostliny investují do dormantních orgánů, pomocí nichž přežívají nepříznivá období. Na konci vegetačního období akumulují více živin do zásobních orgánů, zatímco jednoleté rostliny hynou. Lze tedy pozorovat různé nároky na přísun živin v průběhu roku.

Jednoleté a víceleté rostliny se liší morfologií svých kořenů. Pro jednoleté jsou typické kořeny s vyšší specifickou délkou a vyšším obsahem N v pletivech oproti víceletým (Roumet et al., 2006). Tyto vlastnosti poukazují na vyšší a rychlejší růst kořenového systému a jeho schopnosti absorbovat živiny, což je nutné pro uskutečnění jednoletého životního cyklu (Roumet et al., 2006). U víceletých rostlin jsou to pak kořeny silné, dlouhověké, tvořící husté systémy, schopné kompetovat o zdroje a prostor v půdě.

Díky různým nárokům na přísun živin a odlišné morfologii rostlin můžeme očekávat specifické požadavky na mykorhizu v rámci jednotlivých funkčních skupin rostlin.

2.1.3 Životní strategie rostlin

Dle Grimeovy teorie CSR rozlišujeme tři životní strategie rostlin na základě přizpůsobení se disturbanci a stresu. C-stratégové jsou přizpůsobení ke kompetici s ostatními druhy, jejich habitatem jsou místa s vysokou konkurencí, bez větších abiotických stresů či míry disturbance. Typickými jsou pro ně snaha maximalizovat příjem zdrojů a s tím spojená investice do biomasy, velká schopnost asimilovat a výrazný laterální růst. Z povahy životní strategie je jasné, že C-stratégy jsou víceleté rostliny a to byliny, keře i stromy (Grime, 1977).

S-stratégové oproti tomu mají schopnost konkurovat nižší. Jsou ale přizpůsobené na dlouhodobé přežívání ve stresových podmínkách, nenachází se však v oblastech s vyšší mírou disturbance. Za stresující faktor lze považovat například nízké teploty, sucho, zastínění, či nedostatek živin. Tyto rostliny rostou pomalu a málo investují do biomasy a rozmnožování. Typicky bývají dlouhověké, s pestrou škálou růstových forem (Grime, 1977).

Oproti tomu R-stratégy jsou charakteristicky jednoleté, či krátkověké byliny drobného vzrůstu. Jedná se o druhy ruderalních stanovišť, tedy adaptované na velkou míru disturbance. Během svého krátkověkého životního cyklu rostou rychle a brzy se rozmnožují s velkou produkcí semen (Grime, 1977).

Společně s odlišnými nároky na příjem živin, odolností vůči stresu a disturbanci je pravděpodobné, že rostliny s různou strategií se mohou také různit svými nároky na mykorhizní symbiózu a benefity z ní.

2.1.4 Dusík-fixující rostliny

Dusík je makrobiogenním prvkem, který se často stává limitujícím faktorem ve výživě rostlin. Největším rezervoárem dusíku je atmosféra, kde je ve své molekulární podobě N_2 . V půdě se nachází jak ve formě anorganické, tak organické. Z půdy je kořeny přijímán v několika formách, jako je nitrát (NO_3^-), amonný kationt (NH_4^+), aminokyseliny, či další (Buchanan et al., 2015).

Dalším způsobem získávání N je pomocí symbiózy s diazotrofními organismy. Jedná se o prokaryotické organismy, jež jsou schopni vázat vzdušný dusík. Aby mohl být rostlinami využit, je potřeba jej nejprve redukovat. K tomu dochází pomocí enzymu nitrogenázy: $N_2 + 16 ATP + 8 e^- + 8 H^+ \rightarrow 2 NH_3 + H_2 + 16 ADP + 16 Pi$. Jedná se o zásadní krok globálního cyklu

dusíku, díky němuž vstupuje jinak inertní plynný dusík do biosféry. Většina je ho fixována právě v rámci symbióz s rostlinami. Rostliny z čeledi *Fabaceae* tvoří symbiózu s hlízkovitými bakteriemi skupiny *Rhizobium*. (Buchanan et al., 2015).

Jedná o energeticky velice náročný proces a rostliny navíc tvoří kořenové hlízkky, což vede k velkým nárokům na dostatek živin. U rostlin fixujících dusík lze tedy očekávat preferenci AM hub s neefektivnější schopností dodávat živiny.

2.1.5 Mykorhizní status

Mykorhizní rostlinné druhy lze rozdělit do dvou skupin na základě toho, jak se u nich vyskytuje symbióza. První skupinu představují rostliny obligátně mykorhizní (OM). Tyto druhy tvoří mykorhizu vždy. Dále fakultativně mykorhizní (FM), tedy ty druhy, jejichž kořeny nejsou kolonizovány konstantně (Smith & Read, 2009). Dalším hlediskem je pak mykorhizní flexibilita, tedy schopnost přežít i bez AMH (Moora, 2014)

OM rostliny se typicky vyskytují v půdách s nízkým obsahem živin, ve vyšších teplotách v podmínkách s vyšším pH a suchem (Hempel et al., 2013). FM rostliny preferují střední hodnoty těchto podmínek a vykazují nejširší geografické rozšíření a ekologickou niku. AMH komunity u rostlin s odlišným mykorhizním statutem se tak mohou lišit již na základě environmentálních podmínek a zkrátka tvoří asociace s těmi rostlinami, s kterými sdílejí požadavky na prostředí. FM druhy navíc vzhledem ke své větší flexibilitě mohou mít větší prostor vybírat si ty neefektivnější symbionty a neinvestovat do méně výhodných asociací.

2.2 Arbuskulárně mykorhizní houby

2.2.1 Obecná charakteristika

Arbuskulárně mykorhizní houby jsou monofyletickou skupinou tvořící oddělení Glomeromycota se čtyřmi řády (*Paraglomerales*, *Archaeosporales*, *Glomerales*, *Diversisporales*) a dohromady jedenácti čeleděmi (Redecker et al., 2013). Jedná se o obligátní symbionty, jež jsou závislí na příjmu asimilátu od autotrofů, kterými bývají rostliny, výjimečně pak sinice *Nostoc* v případě druhu *Geosiphon pyriformis* (Schüßler et al., 2001).

Neexistuje žádný důkaz pro to, že by se tyto organismy rozmnožovali pohlavně. Populace jsou často klonálního charakteru. Rekombinace zde hraje v evoluci roli minimální, avšak velmi vzácně může k výměně genů mezi dvěma jedinci dojít (den Bakker et al., 2010).

I přes klonální charakter populací a asexuální způsob množení je v rámci Glomeromycot možno pozorovat značnou variabilitu. (Smith & Read, 2009) uvádí počet druhů celého oddělení pouze

okolo 150, a to na základně odlišnosti morfologie spor. Pozdější výzkumy za užití molekulárních metod však ukazují, že diverzita AMH je mnohem vyšší (Kivlin et al., 2011).

Asexuálně vznikající spory těchto hub jsou velké a mnohojaderné. Počet jader na sporu se pohybuje v řádech stovek až desetitisíců (Hosny et al., 1998). Mycelium je coenocytické a větvené, a dochází u něj k anastomózám (Smith & Read, 2009), tedy ke spojení dvou samostatných hyf. Jedná se jak o spojení vláken, klíčících z jedné spory, tak z dvou různých. Tento fenomén však nebyl pozorován mezi hyfami dvou odlišných druhů (Giovannetti et al., 1999). Sdílení protoplazmatického materiálu, které situaci doprovází, může být výhodné při poškození hyf, a zároveň dochází ke zvýšení pravděpodobnosti napojení nově klíčícího mycelia na hyfy houby již mykorrhizu tvořící, a obecně tak mít vliv na fitness organismu (Giovannetti et al., 1999). Pozorování za užití DAPI barvení naznačuje, že v rámci anastomózy dochází i k výměně jader (Giovannetti et al., 2001).

AM houby musí být adaptované na dva typy prostředí – uvnitř kořenů svých hostitelů a v půdě mimo ně. Od toho se odvíjí dvojí funkce extraradikálních hyf, které musí přijímat anorganické živiny, ale také tvořit struktury, které zajistí kolonizaci nového hostitele. Ke kolonizaci kořene dochází vícero způsoby. Prvním z nich je pomocí germ tubes, tedy hyf vyrůstajících přímo z jedné klíčící spory s možností následného větvení a prorůstání kořenem v několika místech. V takovém případě hovoříme o spored-derived infection networks. Další infekční strukturu představují runner hyfy, vyrůstající z již infikovaných kořenů v okolí. Poslední typ hyf jsou pak ty, vyrůstající z kořenových fragmentů v půdě. Ty se často navzájem proplétají a tvoří silnější složené útvary. Dostanou-li se do blízkosti kořene, rozpletou se a vytvoří infekční síť, root derived infection network. Runner hyfy mohou tvořit sekundární kolonizace na kořeni původním, či vyhledat novou rostlinu. Spojí-li hyfové vlákno dva kořeny mezi sebou, hovoříme o struktuře hyphal bridge. Síť vláken absorpčních prorůstají půdou za účelem poskytnutí zdrojů svému hostiteli. Schopnost infikovat u nich nebyla detekována (Friesse & Allen, 1991).

Vlastnosti související s kolonizací se liší napříč taxony AMH. Čas, který je potřeba k osídlení kořene se pohybuje na škále od několika dnů po jednotky týdnů. Nejrychlejší kolonizace kořenů byla zaznamenána u čeledi Glomeraceae, která také tvoří rozšířenější intraradikální mycelium. (M. M. Hart & Reader, 2002). Čeleď Gigasporaceae oproti tomu dosahovala největších hodnot biomasy, která byla především soustředěna do extraradikálního mycelia.

AMH se také liší způsobem kolonizace, tedy tím, pomocí které struktury k ní dochází, či zda jsou schopny kolonizace sekundární. Zatímco pro některé taxony je efektivnější kultivace ze

spor (rody *Gigaspora*, *Scutellaspera*), jiné dosahují stejné úspěšnosti také při kolonizaci pomocí hyf, či sekundárně (*Glomus*, *Acaulospora*) (M. Hart & Klironomos, 2002).

Výzkumy však ukazují, že není jednoduché přiřazovat pozorované vlastnosti celému taxonu. Jednotlivé izoláty se mohou svými vlastnostmi výrazně lišit a vést k odlišným odpovědím rostliny na symbiózu (Munkvold et al., 2004). Vlastnosti jako jsou délka hyf, či ovlivnění růstu prýtu hostitele a jeho obsahu P mohou vykazovat výrazné rozdíly v rámci jednoho druhu AMH (Munkvold et al., 2004). Tento fenomén naznačuje, že funkční diverzita těchto organismů vynahrazuje počet druhů.

2.2.2 Význam arbuskulárně mykorhizních hub pro rostliny

Je obecně známo, že mykorhiza představuje mutualistické soužití rostlin a hub. Role hub spočívá především v dodávání živin rostlinám a v obraně před patogeny (Genre et al., 2020). Extraradikální mycelium zvětšuje plochu pro absorpci živin a vody, a výrazně tak napomáhá hostitelské rostlině v jejich příjmu (Smith & Read, 2009), k výměně pak dochází pomocí intraradikálního mycelia.

Mykorhiza pozitivně koreluje s řadou sledovaných vlastností rostlin, jako jsou růst a celková tvorba biomasy (Asrar & Elhindi, 2011; Wu et al., 2008; Wu & Xia, 2006), či kvalita semen (Fiorilli et al., 2018; Peat & Fitter, 1993). Přidání AMH do půdy také u hostitelských rostlin stimuluje tvorbu některých sekundárních metabolitů (Zeng et al., 2013). Tyto poznatky mimo jiné dokazují potenciál AMH jakožto biologických hnojiv.

Symbióza s AM houbami představuje způsob, jak zajistit rostlinám dostatečný příjem P, jehož dostupnost v půdě je mnohdy velmi nízká. To je mimo jiné dáno jeho výraznou adsorpcí na půdní částice (Adesemoye & Kloepper, 2009). Rostliny přijímají P pouze v anorganické formě jako fosfát (P_i) a pro zlepšení příjmu si kromě AM vyvinuly strategie jako je tvorba kořenového vlášení, či produkce látek, jako jsou organické kyseliny a enzymy, zvyšujících dostupnost P v okolí kořene (Javot et al., 2007).

Výsledky mnoha studií ukazují, že inokulace rostlin AM houbami zajišťuje vyšší příjem P, než u rostlin, které se symbiózy neúčastní (Grimoldi et al., 2005; Jan Jansa et al., 2005; Johansen et al., 1994). Houbové mycelium mnohonásobně rozšiřuje oblast, ze které je absorbován P, ve stejné formě, jakou přijímají rostliny, tedy P_i (Javot et al., 2007). Z toho je možno vyvodit, že druhy s větším poměrem extraradikálního a intraradikálního mycelia by mohly být výhodnějšími symbionty pro rostliny s vyššími nároky na P, nebo pro rostliny rostoucí v půdách s jeho nedostatkem.

Jak již bylo zmíněno v předchozích kapitolách mykorrhiza má také vliv na příjem N rostlinami. Kolonizace AM houbami vede k navýšení obsahu N v tělech rostlin (Johansen et al., 1994). Dodávání N činností AMH hostitelům je obzvláště znatelné při jeho nižších koncentracích v půdě (Johansen et al., 1994; Mäder et al., 2000). Extraradikální mycelium také poskytuje N z míst nedostupných pro kořeny rostlin (Mäder et al., 2000). K transportu dochází jak v anorganické podobě ($(\text{NH}_4)^+$, $(\text{NO}_3)^-$, (NH_4NO_3)), tak organické a to ve formě aminokyselin (Hawkins et al., 2000). Hyfy AMH se díky své velikosti mohou dostat přímo ke zdroji rozkládající se organické hmoty, kde dochází k mineralizaci N, a absorbovat je (Hodge et al., 2001). Lze předpokládat, že AMH nejlépe schopné dodávat hostiteli N, budou ty jejichž mycelium tvoří hustou síť jemných vláken, a bude tak absorbovat N z co nejvíce zdrojů.

Výzkumy dokazují, že AM houby zvyšují příjem vody rostlin (Püschel et al., 2020; Ruiz-Lozano & Azcon, 1995). Existují však také studie, kde nebyl dokázán efekt na transport vody (Bryla & Duniway, 1997; George et al., 1992). Autoři (Püschel et al., 2020) zmiňují, že navýšení příjmu vody může být vysvětleno dodáním minerálních živin, které pak vede k vyššímu růstu kořenového systému, a nemusí se tak jednat o přímou výměnu. Svou roli zde také hraje glomalin a s ním spojená stabilita půdních agregátů, mající vliv na dostupnost vody rostlinám (Wu et al., 2008). Nejvýraznější vliv na hospodaření s vodou mohou mít AMH poskytující nejvíce živin. Tedy například ty s rozsáhlým extracelulárním myceliem, u kterého lze navíc očekávat největší vliv na vlastnosti půdy.

V podmínkách, kde je stresovým faktorem sucho, se symbióza s AMH ukazuje být benefitem. Nedostatek vody má na růst, tvorbu biomasy a obsah P u AM rostlin méně negativní efekt ve srovnání s rostlinami bez AM hub (Asrar & Elhindi, 2011; Rydlová & Püschel, 2020). Mykorrhiza dále za těchto podmínek podporovala kvetení hostitelských rostlin (Rydlová & Püschel, 2020). V experimentu (Wu & Xia, 2006) bylo pozorováno, že kolonizované rostliny nevykazují tak výrazné ztráty osmoticky aktivních iontů, konkrétně Ca^{2+} , K^+ , Mg^{2+} , což může představovat další pozitivní vliv na odolnost proti suchu.

Mykorrhizní houby také mohou chránit své hostitele před toxickým působením těžkých kovů (Khalid et al., 2021). Bylo pozorováno, že díky AM symbióze v některých případech nedošlo k výraznému snížení růstu (Andrade et al., 2010) a byla omezena akumulace těžkých kovů v nadzemních orgánech (Adeyemi et al., 2021). Rostliny vystavené stresovým koncentracím těchto prvků při asociaci s AMH dosahovaly větších hodnot biomasy a obsahovaly více chlorofylu než rostliny bez AMH (Amna et al., 2015).

Mykorhiza napomáhá obranyschopnosti rostliny během napadení patogeny (Genre et al., 2020; Newsham et al., 1995). AM rostliny se lépe brání mimo jiné zvýšenou expresí genů souvisejících s obranými reakcemi, produkcí jasmonové kyseliny a jiných látek rostlinné imunity (Tian et al., 2021).

Na místě je ovšem také zmínit, že ne vždy představuje mykorhiza pouze oboustranně prospěšný vztah. Za určitých podmínek totiž může dojít k situaci, kdy náklady, potřebné k tvorbě asociace s houbami, převýší benefity z ní plynoucí. (Johnson et al., 1997). K takovému stavu dochází například během raných vývojových stádií rostlin, vlivem prostředí a také taxonomické příslušnosti obou symbiontů.

Arbuskulárně mykorhizní houby mají vliv na vlastnosti půdy (Rillig & Mummey, 2006). K tomu dochází na několika úrovních. Nejprve AMH ovlivňují složení a produktivitu rostlinných společenstev, což se mimo jiné odráží na toku C do půdy, aktivitě kořenů a jejich morfologii (Rillig & Mummey, 2006). Přímým vlivem AMH je pak mechanická tvorba agregátů díky hyfám, jež půdní částice splétají dohromady, či produkce látek souvisejících s vlastnostmi půdy. Příkladem může být glykoprotein glomalin, jenž je spojován s tvorbou agregátů a posílením jejich stability (Wright & Upadhyaya, 1998). Funkce glomalínu údajně souvisí s jeho hydrofobicitou, přesný mechanismus však zatím nebyl vysvětlen (Rillig & Mummey, 2006). Regulací vlastností půdy mohou AMH tvořit výhodnější prostředí pro své hostitele.

3 Faktory ovlivňující složení arbuskulárně mykorhizních houbových společenstev

3.1 Vliv abiotických faktorů na složení arbuskulárně mykorhizních houbových společenstev

Na složení AM houbových společenstev mají vliv abiotické faktory prostředí (Bever et al., 2001). Mezi ty významné patří fyzikálně-chemické vlastnosti půdy, jako je pH (Jamiołkowska et al., 2018), či dostupnost biogenních prvků (Bever et al., 2001) a typ půdy (Johnson et al., 1992). Dále lze jmenovat sezonalitu (Bever et al., 2001) a klima (Jamiołkowska et al., 2018).

Půdy různých typů se liší složením AMH společenstev (Gai et al., 2006). Půdní typy se mezi sebou liší úrodností a strukturou, tedy odlišná skladba AMH se může odvíjet především od dostupnosti živin a struktury. Jiné složení této skupiny hub mají půdy typu černozemě a půdy písčité (Johnson et al., 1992), rozdíl je také mezi červozemí, s větším zastoupením rodu

Acaulospora, a hnědozemí, ve které se s větší mírou vyskytují druhy rodů *Gigaspora* a *Scutellospora* (Gai et al., 2006).

pH půdy se ukazuje být klíčovým faktorem determinujícím složení AMH komunit (Jamiołkowska et al., 2018), podle některých studií se dokonce jedná o faktor, který má na druhovou skladbu AMH společenstva vliv nejsilnější (Oehl et al., 2010). To se ukázalo například ve studii Lekberg *et al.* (2011), ve které se druhové složení AM hub v kyselých a bazických půdách lišilo. To, že se nároky druhů na hodnoty pH různí, lze dokázat také na příkladu srovnání některých druhů rodu *Glomus* preferujících bazické podmínky, s acidofilním druhem *Acaulospora laevis* (Porter et al., 1987). Se zvyšujícím se rozdílem pH mezi půdami také stoupá beta diverzita AMH společenstev (Dumbrell et al., 2010). Další faktory jako jsou poměr C:N v půdě, či dostupnost fosforu se od hodnoty pH odvíjí (Dumbrell et al., 2010). Takové druhy, jejichž přirozené prostředí charakterizuje nízké pH, mohou být odolnější ke stresu způsobenému kyselými dešti (Vosatka et al., 1999).

Podoba AMH společenstev se také odvíjí od minerálního složení půdy (Bever et al., 2001). Markantní roli má obsah fosforu a dusíku. Různé koncentrace P v půdě vedou k odlišnému složení komunit AM hub (Gosling et al., 2013). Za určitých podmínek se zvýšením koncentrace P dochází k nárůstu diverzity AMH (Klabi et al., 2015), zároveň však byl pozorován opačný efekt, tedy snížení diverzity, a to při vysokých koncentracích (Gosling et al., 2013), či dlouhodobém používání P hnojiv (Sheng et al., 2013). Tento pozorovaný rozdíl může být způsoben různou počáteční koncentrací P ve zkoumaných půdách.

Nicméně, podle globální studie z roku 2021 se zdá, že obohacení půdy P a N vede většinou k poklesu abundance spor v půdě, biomasy extraradikálního mycelia a diverzity AMH (Ma et al., 2021). Při eutrofizaci N klesá zastoupení rodů tvořících velké spory (např. *Gigaspora*) a celková diverzita AM hub (Egerton-Warburton & Allen, 2000). Schopnost vyrovnat se s N eutrofizací se liší napříč různými fylogenetickými skupinami Glomeromycota (Treseder et al., 2018). Nejlépe byla N eutrofizace snášena houbami z rodu *Glomus*, výrazně hůře pak zástupci z čeledi *Gigasporaceae*.

Druhové složení AMH společenstev se mění během roku (Dumbrell et al., 2011), toto pozorování proběhlo v mírném pásmu, a odvíjí se tedy od sezonality klimatu, jež má vliv na podmínky prostředí (např. vlhkost) a také sezónní produktivitu rostlin (Ji et al., 2021). Celoroční diverzita pozorovaná v rámci zkoumané lokality představovala téměř dvojnásobek

diverzity pozorované v jednom čase (Dumbrell et al., 2011). V chladných částech roku byla vyšší alfa diverzita, dle autorů kvůli zvýšené kompetici (Dumbrell et al., 2011).

3.2 Vliv disturbance na složení arbuskulárně mykorhizních houbových společenstev

Také disturbance ovlivňuje složení AMH společenstev. Příkladem mechanické disturbance může být orba, zasahující AMH společenstva zemědělských půd. Odolnost vůči orbě se liší mezi taxony, což má za následek odlišné zastoupení AM hub v různě obdělávaných půdách (J. Jansa et al., 2003). To pravděpodobně odráží odlišné vlastnosti AM hub a schopnost regenerovat ve vztahu k poškození hyf, změnám složení půdy, či na úrovni společenstva AM rostlin (J. Jansa et al., 2003).

K příčinám vedoucím k rozdílným odpovědím na různé typy narušení prostředí patří například odlišné životní strategie a délka životního cyklu daných skupin AMH (van der Heyde et al., 2017). K odolnějším patří čeledi s kratším životním cyklem, odpovídající ruderální strategii dle Grime (1997) (např. Glomeraceae) (van der Heyde et al., 2017). Vlastnosti podporující odolnost vůči mechanické disturbanci jsou např. rychlý růst, či schopnost regenerovat z fragmentů hyf. Za chemickou disturbanci lze označit použití hnojiv. Nejdolnější čeledi vůči tomuto typu disturbance se ukázala být čeleď Gigasporaceae (van der Heyde et al., 2017).

3.3 Vliv hostitelských rostlin na složení arbuskulárně mykorhizních houbových společenstev

Je známo, že různé hostitelské rostliny se mohou lišit složením společenstev AM hub. Pro tento fenomén se nabízejí dvě vysvětlení. Driver/Passenger hypotéza shrnuje, zda se složení AMH společenstev na stanovišti odvíjí od změn složení přítomných rostlin, či zda změny ve složení mykorhizních hub přispívají k utváření podoby rostlinných společenstev (M. Hart et al., 2001). Podle Driver hypotézy je podmínkou pro růst daného rostlinného druhu přítomnost konkrétního druhu AMH. Opak představuje Passenger hypotéza, která popisuje složení AMH společenstev jako efekt vyvolaný přítomností určitých druhů rostlin.

Důkazy pro vliv hostitelských rostlin na složení AMH společenstev přinesly mnohé studie. Diverzita hub se liší při pěstování odlišných druhů v monokulturách a při pěstování více druhů (D. Johnson et al., 2004). Při pěstování jediného druhu rostliny byla pozorována nižší diverzita AMH společenstev, než při pestřejší skladbě hostitelských rostlin (Meadow & Zabinski, 2012). Není však pravidlem, že AMH společenstva monokultur mají nejnižší diverzitu (D. Johnson et al., 2004).

Zastoupení jednotlivých druhů AMH a jejich role ve společenstvu se při asociacích s odlišnými hostitelskými rostlinami liší (Bever et al., 2001). Preference určitých druhů hostitelů před jinými tak může značně přispívat sledované diverzitě. I velmi příbuzné druhy rostlin mohou vést k velmi odlišné skladbě AM hub v půdě (Johnson et al., 1992). Preferenci určitého druhu vysvětluje například fakt, že symbióza s jedním druhem rostliny může výrazně pozitivně ovlivnit sporulaci houby, zatímco jiný druh může být pro soužití méně výhodný (Bever et al., 2001).

Passenger hypotézu podpořila recentní studie, ve které se ukázalo, že na AMH společenstva mají vliv nejen současně rostoucí druhy rostlin na stanovišti, ale i druhy, jež se na daném místě vyskytovaly v minulosti (Bittebiere et al., 2019).

Rostliny se liší svými vlastnostmi a nároky na prostředí, což se odráží na povaze mykorhizní symbiózy. Složení AMH společenstev se různí mezi funkčními typy rostlin (Davison et al., 2020) a výsledky analýzy Hoeksema et al. (2010) ukázaly funkční typy rostlin jako nejdůležitější faktor řídící odpověď hostitele na kolonizaci.

3.3.1 Vliv typu fotosyntézy hostitele na složení arbuskulárně mykorhizních houbových společenstev

Odlišné typy fotosyntézy mohou za určitých podmínek přinášet vyšší míru produkce, a tedy více asimilátů dodávaných AMH symbiontům. To může teoreticky vést k odlišnému složení AMH společenstev.

Davison et al. (2020) porovnávali složení AMH společenstev mezi rostlinami s C3 a C4. AMH společenstva C4 rostlin měla větší alfa diverzitu. Z jejich pozorování však také vyplývá, že C4 rostliny interagují s AMH komunitami, které mají relativně malou fylogenetickou bohatost oproti AMH komunitám C3 rostlin (Davison et al., 2020). Jako možné vysvětlení se nabízí to, že C4 fotosyntéza je evolučně odvozenější (Crawley, 1997), tedy i AM mykorhiza se zde pravděpodobně utvářela později a s omezenějším výběrem AM hub.

Z důvodu malého počtu provedených výzkumů v této oblasti, nebyly nalezeny další informace o složení AMH společenstev u C3 a C4 rostlin a není možné Davisonovy výsledky porovnat s jiným pozorováním.

3.3.2 Vliv růstové formy hostitele na složení arbuskulárně mykorhizních houbových společenstev

Díky odlišným nárokům na přísun živin, odlišné morfologii a stavbě rostlinných těl, lze očekávat, že složení AMH společenstev se bude lišit mezi růstovými formami. Dřeviny investují velké množství uhlíku do vlastní biomasy, pravděpodobně tedy mohou AMH poskytovat jen omezené množství asimilátů a tím upřednostňovat AMH s menšími nároky na C. Trávy a byliny si naopak mohou dovolit asociace i se symbionty vyžadujícími větší přísun asimilátů.

Mnohé studie přinesly důkazy, že rostliny různých růstových forem hostí ve svých kořenech odlišná společenstva AMH. Rozdílná druhová skladba AMH byla pozorována u trav, bylin a dřevin (Yang et al., 2012) později také při porovnání AMH společenstev bylin a dřevin (Alguacil et al., 2019). Většina pozorovaných AMH druhů se vyskytovala charakteristicky jen u jedné růstové formy, zatímco pouze některé byly nalezeny u všech (Yang et al., 2012). V práci Šmilauer *et al.* (2020) zaměřené na luční ekosystémy střední Evropy pozorovali, že čeleď AMH Clarodieoglomeraceae se spíše vyskytuje v kořenech trav, zatímco Glomeraceae, Diversisporaceae a Gigasporaceae jsou častěji zastoupeny u bylin (Šmilauer et al., 2020).

Šmilauer *et al.* (2020) pozorovali, že byliny hostily ve svých kořenech nejvíce diverzifikovaná společenstva AMH. Podobně také Davison *et al.* (2020) zaznamenali u AMH společenstev bylin velké druhové bohatství (Davison et al., 2020).

Ve studii Sepp *et al.* (2019) byla pozorována větší druhová bohatost AMH společenstev u trav, které tvoří méně specifické asociace oproti bylinám, jež preferují určité druhy před jinými. Nižší selektivita u trav naznačuje menší míru závislosti na mykorhize (Sepp et al., 2019). Dřeviny jsou naopak při tvorbě asociací s AM houbami spíše specialisté, což vysvětluje nízké zastoupení AMH druhů při symbióze s těmito rostlinami (Davison et al., 2020) (Pöhlme et al., 2016).

3.3.3 Vliv délky životního cyklu hostitelských rostlin na složení arbuskulárně mykorhizních houbových společenstev

Ukazuje se, že i délka životního cyklu hostitele ovlivňuje složení AMH společenstev. To může být spojeno se sezonalitou a tím, že jednoletky a víceletky se liší svou aktivitou během roku a s tím i svými nároky na živiny.

Složení AMH společenstev se taxonomicky zásadně liší mezi jednoletými a víceletými (Alguacil et al., 2019; Guo & Gong, 2014). Ve studii Alguacil *et al.* (2012) při porovnávání složení AMH komunit byly pozorovány větší rozdíly mezi komunitami jednoletých a víceletých než mezi dvěma víceletými rostlinami. Rozdíly jsou dány jak výskytem některých AMH druhů pouze u jedné skupiny rostlin, tak odlišnou abundancí stejných druhů AMH (Alguacil et al., 2012). López-García *et al.* (2017) dále pozorovali, že AMH společenstva u jednoletých bylin jsou často tvořena blízkými příbuznými druhy, o něco méně byl tento fenomén pozorován u víceletých bylin (López-García et al., 2017).

Různé studie přinesly různé výsledky při porovnávání diverzity AMH společenstev u rostlin lišícími se délkou životního cyklu. Zatímco Guo a Gong (2014) rozdíl v diverzitě nepozorovali, u víceletých rostlin byla větší alfa diverzita AMH společenstev pozorována ve studii (Alguacil et al., 2012) a stejně tak větší druhové bohatství (Alguacil et al., 2019). Jiný výsledek však přinesla další studie Torrecillas *et Roldán* (2012), ve které byla větší diverzita popsána u jednoletých (Torrecillas & Roldán, 2012). Rozdíly v pozorování lze vysvětlit odlišným počtem rostlinných druhů u jednotlivých experimentů. Nejvyšší počet druhů (18) byl použit ve studii Guo a Gong (2014).

3.3.4 Vliv životních strategií rostlin na složení arbuskulárně mykorhizních houbových společenstev

Chagnon et al. (2013) navrhuje teorii, že za ideálních podmínek budou AMH asociovat s rostlinami se stejnou životní strategií CSR (podle Grime (1977)). Symbionti se stejnou strategií mohou sdílet nároky na prostředí a navzájem si být nejvíce vhodnými partnery. Například AMH, kteří svou strategií odpovídají kompetitorům, jsou schopni dodávat hostitelské rostlině více P, díky rozsáhlému extraradikálnímu myceliu, C rostliny tak nejsou limitovány dostupností P a mohou přerůst ostatní druhy, asimilovat a asimiláty dodávat symbiontům. (Chagnon, 2013)

Při porovnání diverzity AMH společenstev u rostlin s různou CSR strategií, společenstva u R rostlin byla nejméně druhově bohatá a nejvyšší beta diverzita AMH společenstev byla pozorována mezi R druhy rostlin (Davison et al., 2020).

3.3.5 Vliv dusík fixujících rostlin na složení arbuskulárně mykorhizních společenstev

Dusík fixující rostliny tvoří pro své symbionty specifické prostředí s vysokou koncentrací N a mají vysoké nároky na fosfor. Zmíněná charakteristika vyčleňuje skupinu těchto rostlin jako

specialisty na AMH s efektivní schopností dodání živin spojených vyššími nároky fixace dusíku (Scheublin et al., 2004).

Složení AMH komunit N-fixujících rostlin se od ostatních liší (Scheublin et al., 2004), (Davison et al., 2020), příkladem může být porovnání AMH společenstev u rostlin z čeledi Fabaceae a Asteraceae, kde kromě odlišné kompozice byla také zjištěna nižší taxonomická diverzita AMH u Fabaceae (López-García et al., 2017). To může vysvětlit již zmíněná selekce ze strany hostitelů těch nejefektivnějších AMH schopných dodat velké množství P.

Výskyt N-fixujících rostlin přispívá vyšší diverzitě v rámci AMH společenstva (Klabi et al., 2015), což lze vysvětlit výskytem nové ekologické niky pro AMH druhy. Scheublin *et al.* (2004) ve své studii se dokonce hovoří o konkrétním nepopsaném druhu z čeledi Glomeraceae AMH, který se s vyšší frekvencí vyskytuje právě u N-fixujících rostlin. Jedná se o AMH, jejíž výskyt pozitivně koreluje s koncentrací N.

Jiné složení AMH společenstev se vyskytuje v kořenových hlízkách v porovnání s kořeny (Scheublin et al., 2004). I zde byly pozorovány typy AMH specifické pro dané orgány. Lze předpokládat, že tyto rostliny budou preferovat houby schopné dodávat větší množství limitujících živin, či že hyfy jsou atrahovány vysokým obsahem N v hlízkách.

3.3.6 Vliv mykorhizního statusu hostitele na složení arbuskulárně mykorhizních houbových společenstev

OM rostliny tvořily asociace s vícero taxony AMH, a vykazovaly tak nižší míru specializace než FM (Sepp et al., 2019). Tyto rozdíly se shodovaly s výsledky studie Davisona, ve které byla mezi AMH společenstvy OM rostlin pozorována větší beta diverzita než u FM rostlin (Davison et al., 2020). Čeleď Glomeraceae nejčastěji asociovala s OM. Jiné čeledi naopak s FM. Tyto výsledky nejsou překvapivé vzhledem k již zmíněné vyšší flexibilitě FM, která umožňuje výběr specifických partnerů.

4 Význam arbuskulární mykorhizy pro rostliny s různými ekofyziologickými vlastnostmi

4.1 Význam arbuskulární mykorhizy pro rostliny s různým typem fotosyntézy

Rozdíly ve významu AM mykorhizy pro trávy s odlišnými cestami fixace uhlíku byly pozorovány ve studii (B. A. Daniels Hetrick et al., 1988). C4 trávy, které byly inokulovány AM houbami, měly vyšší produkci biomasy oproti rostlinám bez AMH, zatímco C3 reagovaly jen velmi mírně, s nižší produkcí oproti C4. Při absenci AMH byl výsledek opačný. Biomasa

neinokulovaných C3 trav byla vyšší než C4 trav, které bez symbiontů neprosperovaly a hynuly. C3 trávy tak vykazovaly obecně menší závislost na mykorhize. Tato pozorování byla shodná i s pozdějšími experimenty (B. A. D. Hetrick et al., 1990; Hoeksema et al., 2010; Wilson & Hartnett, 1998). C3 rostliny navíc dokázaly redukovat kolonizaci a množství hyf tvořené za podmínek, kdy soužití s AM houbami nebylo pro hostitele výhodné (Grman, 2012). C4 rostliny se ukázaly být méně efektivní při omezení kolonizace, což u druhu *Andropogon gerardii* vedlo k parazitismu ze strany AMH.

Mykorhiza může mít různý efekt na schopnost kompetice u rostlin s odlišným typem fotosyntézy. C3 rostliny byly po kolonizaci méně schopné mezidruhovému kompetice (Lin et al., 2015), což s přihlédnutím na poznatky uvedené v předchozích odstavcích o tom, jaký má AM vliv na produkci biomasy u C3 rostlin, není překvapivé. Kolonizované C4 rostliny však nebyly schopnější kompetice než C4 rostliny bez AMH, což autoři vysvětlují možným vlivem abiotických faktorů (nedostatečné osvětlení). Uvedené poznatky jsou ve shodě s předpokladem z kapitoly 2.1.2, že C4 jsou kvůli morfologii svých kořenů více odkázané na mykorhizní symbiózu, zatímco kořeny C3 rostlin jsou efektivnější při získávání živin. Tedy zatímco pro C4 rostliny mykorhiza přináší při nejhorším neutrální efekt na kompetici, C3 rostliny mohou být investicí do asociace s AMH znevýhodněny.

Odlíšný vliv AMH na přežívání a fitness C3 a C4 rostlin se může projevat i ve složení rostlinných společenstev. Omezení mykorhizy užitím fungicidu následovalo snížení biomasy C4 rostlin, tedy těch více závislých na AM symbióze, a naopak podpoření růstu C3 rostlin, které tak získaly vyšší procentuální zastoupení na stanovišti na úkor C4 trav (Wilson & Hartnett, 1997).

Všechna zmíněná pozorování se týkala trav. To, že C4 trávy mají větší růstovou odpověď na kolonizaci AM houbami potvrdili i Yang *et al.* (2016), společně s tím však také vyvrátili stejné tvrzení pro ostatní růstové formy. Jinými slovy efekt mykorhizy na růst hostitelských rostlin se nelišil mezi C3 a C4 bylinami, ani mezi C3 a C4 dřevinami (Yang et al., 2016).

4.2 Význam arbuskulární mykorhizy pro rostliny různých růstových forem

Závislost bylin na mykorhize v experimentu Hetrick *et al.* (1988) byla vysoká. Při porovnání s C3 a C4 travami dosahovaly po inokulaci byliny výrazně vyšší produkce biomasy než C3 trávy. Podobnost C4 trav a bylin ve vztahu k mykorhize podle autorů naznačuje vyšší vliv fenologie a morfologie kořenů oproti typu fixace C (B. A. Daniels Hetrick et al., 1988).

Yang et al. (2016) porovnávali růstovou reakci na kolonizaci AMH mezi dřevinami, bylinami a travami. Růst dřevin byl stimulován více než u ostatních růstových forem. Mezi vlastnosti, které mohou podle autorů pozitivní reakci dřevin vysvětlit, patří pomalý růst, či morfologie kořene (Yang et al., 2016). To, že morfologie kořene představuje důležitý faktor, který vede k odlišnému významu AMH pro různé růstové formy rostlin, se ukazuje napříč vícero studiemi. Podle práce (B. A. D. Hetrick et al., 1992) se jedná o nejsilnější vlastnost predikující závislost rostlin na AMH. Yang *et al.* (2015) poukázali na rozdílnou míru přínosu mykorrhizy pro hostitele s různým typem kořene. Rostliny se svazčitými kořeny profitovaly z kolonizace méně, nežli rostliny s kořenem hlavním a vedlejšími (Yang et al., 2015). Jako vysvětlení se nabízí velikost povrchu schopného absorbovat živiny z půdy, která je relativně větší u kořenů svazčitých. Právě trávy mají ve srovnání s bylinami kořeny více vláknité (B. A. Daniels Hetrick et al., 1988), zatímco pro dřeviny je typicky kořen rozdělen na hlavní a vedlejší (Yang et al., 2015). Tento fenomén představuje možné vysvětlení pro různou míru závislosti různých růstových forem.

Inokulace AMH neměla vliv na schopnost kompetice bylin, ani dřevin (Lin et al., 2015). V pozdější studii bylo však pozorováno ovlivnění vztahu mezi kompetujícími druhy dvou růstových forem (tráva x bylina). Inokulace bylin vedla ke zvýšení tvorby biomasy, což zlepšilo schopnost kompetice, zatímco u trav byl efekt opačný (Neuenkamp et al., 2019). Použitý druh trávy měl C3 fixaci, negativní efekt mykorrhizy tedy není překvapivý vzhledem k poznatkům uvedeným v podkapitole 4.1.

4.3 Význam arbuskulární mykorrhizy pro rostliny s různou délkou životního cyklu

Při kompetici s jednoletými rostlinami, přinesla mykorrhizní symbióza pozitivní efekt pro víceleté (Lin et al., 2015). To dokazují výsledky porovnávání odpovědí na mykorrhizu a míry kolonizace kořenů, ve kterém byly větší hodnoty pozorovány u víceletých trav a bylin než u jednoletých (Wilson & Hartnett, 1998).

Roumet *et al.* (2006) při porovnání míry kolonizace jednoletých a víceletých rostlin pozorovali vyšší míru kolonizace u jednoletých, což je v rozporu s tvrzením, že rostliny s vyšší specifickou délkou kořene jsou méně závislé na AMH (Eissenstat, 1992). Autoři tento fakt vysvětlují možnou rolí stáří rostlin a dále podotýkají, že míra kolonizace není vždy úměrná benefitům z ní plynoucí.

4.4 Význam arbuskulární mykorhizy pro rostliny s různou životní strategií

Při porovnávání mykorhizy u rostlin s různými životními strategiemi byla největší abundance AMH pozorována v kořenech C-stratégů, zatímco nejmenší u S-stratégů (Betekhtina & Veselkin, 2011). C-stratégové vykazovaly nejsilnější asociace (Betekhtina & Veselkin, 2011), jedná se nejčastěji o obligátně mykorhizní rostliny (Hempel et al., 2013).

Mezi R-stratégy patří některé čeledě netvořící mykorhizu (např. Brassicaceae). Nejedná se však o obecný trend této životní strategie, neboť jiné R rostliny (např. Asteraceae) mykorhizní jsou (Hempel et al., 2013). Z dalších pozorování však vyplývá, že raně sukcesní druhy rostlin mohou být v podmínkách s nízkou abundancí AMH zvýhodněny (Koziol & Bever, 2015).

Velká část druhů rostlin rostoucí ve stresových podmínkách je nemykorrhizních (Brundrett & Tedersoo, 2018; Hempel et al., 2013). Patří sem rostliny ze skupin specificky přizpůsobených podmínkám, které jejich prostředí poskytuje, volící jinou strategii než symbiózu s AMH. Těmito skupinami jsou například epifyty, rostliny s proteoidními kořeny, masožravé rostliny, či rostliny arkticko-alpinských a aridních ekosystémů (Brundrett & Tedersoo, 2018).

Důležitým faktorem ovlivňujícím odpověď rostlin na inokulaci se ukázal být jejich sukcesní status (Koziol & Bever, 2015). Mykorhiza má pozitivní efekt na pozdně sukcesní druhy, zatímco raně sukcesní druhy ze symbiózy s AMH profitují méně (Koziol & Bever, 2015). Opačné výsledky však přinesla dřívější studie zabývající se dřevinami. V tomto případě nejvíce prosperovaly z mykorhizy druhy pionýrské a časně sekundární, zatímco druhy pozdně sukcesní a klimaxové na mykorhizu odpovídaly velmi málo (Zangaro et al., 2003). To lze vysvětlit vysokou investicí do semen, která jsou velká, se zásobami do časných fází vývoje, a semenáčky jsou tak méně závislé na příjmu živin z AMH. Obecně se však ukazuje, že mykorhizní rostliny dominují spíše v pozdně sukcesních habitatech (Brundrett & Tedersoo, 2018).

4.5 Význam arbuskulární mykorhizy pro rostliny fixující dusík

Kromě výhod plynoucích z mykorhizy pro všechny typy rostlin, jak jsou tvorba biomasy, či dodávání živin, ovlivňuje tato symbióza také vztah mezi rostlinami z čeledi *Fabaceae* a hlízkovitými bakteriemi (Chalk et al., 2006). Autoři review shrnují poznatky o roli AM hub při symbióze s hlízkovitými bakteriemi jako výhradně kladné s výhodami pro růst rostliny, či fixaci N.

Byla-li půda inokulována jak houbou *Glomus fasciculatum*, tak bakterií *Rhizobium*, došlo k vyšší míře kolonizace kořenů AMH, než při inokulaci pouze AMH (Rao et al., 1986).

Symbióza s *Rhizobium* totiž vede ke zvýšení biomasy rostliny včetně kořenů. Samotná přítomnost hlízkovitých bakterií v rostlinách neměla na kolonizaci AMH vliv.

Zásadním efektem mykorhizy pro N-fixující rostliny je navýšení množství P v pletivech (Barea et al., 1988; Ibijbijen et al., 1996; Rao et al., 1986). Právě P představuje prvek limitující tvorbu hlízek a fixaci N₂, a mnozí autoři se tak shodují, že pozitivní vliv AMH na fixaci je právě díky dodávání tohoto prvku (Barea et al., 1987; Ibijbijen et al., 1996; Püschel, 2017). Při nízkých hodnotách P v půdě vede mykorhiza ke stimulaci fixace N₂ (Püschel, 2017) a nejvyšších hodnot P dosahují rostliny při současné přítomnosti obou symbiontů (Rao et al., 1986). Naopak při podmínkách s vyšším množstvím P vede k nízké odpovědi N-fixujících rostlin (Hoeksema et al., 2010), či jsou AMH redukovány kvůli konkurenci s hlízkovitými bakteriemi o živiny dodávané hostitelem (Püschel, 2017).

Inokulace kořenů AMH stimuluje nodulaci, neboli tvorbu hlízek (Rao et al., 1986). Stejný efekt byl pozorován i v dalších studiích (Barea et al., 1988). Pérez a Urceley (2009) vysvětlují zvýšenou nodulaci druhu *Accacia caven* vyšší produkcí biomasy u AM rostlin (Pérez & Urceley, 2009).

Samotná fixace N₂ je mykorhizou výrazně stimulována (Barea et al., 1987, 1988; Ibijbijen et al., 1996; Rao et al., 1986). Inokulace rostlin sóji *Glomus mossae* vedla k zvýšení hmotnosti sušiny, celkové obsahu N v semenech a k procentuálnímu zastoupení N získaného fixací o 75 % (Ganry et al., 1982). Tytéž rostliny současně po inokulaci snížily příjem dusíkatého hnojiva z půdy. Tato pozorování se shodují s Barea *et al.* (1987), v jejichž studii bylo kromě celkového nárůstu N u rostlin, pozorováno zvýšení procentuálního zastoupení N získaného fixací o 70 %. Ke zvýšení celkového N dochází jak stimulací fixace, tak přímým dodáváním dusíku hřivkami (Barea et al., 1987).

Díky mykorhize došlo u těchto rostlin ke zvýšení konkurencí schopnosti (Barea et al., 1988; Lin et al., 2015) a celkové tvorbě biomasy (Barea et al., 1988; Ibijbijen et al., 1996). Naopak užití fungicidu výrazně snížilo přežívání rostlin (Wilson & Hartnett, 1997).

Rostliny fixující dusík (oproti nefixujícím) vykazovaly větší růstovou reakci na přítomnost AMH (Yang et al., 2016). Svou roli zde však také hrála růstová forma daného druhu, jelikož schopnost fixovat N vedla k větší růstové odpovědi bylin, zatímco reakce N-fixujících dřevin byla oproti dřevinám, které dusík nefixují, poloviční.

Hyfy AMH kolonizují také hlízky, které již nejsou schopny fixace N₂ (Scheublin & van der Heijden, 2006). Autoři se přiklání k názoru, že hyfy vstupují do již nefunkčních hlízek, nikoliv že by byly odpovědné za limitaci fixace. Obsazení hlízek může zabránit vstupu patogenů (Scheublin & van der Heijden, 2006).

4.6 Význam arbuskulární mykorhizy pro rostliny s různým mykorhizním statusem

Vzhledem k tomu, že FM rostliny jsou více mykorhizně flexibilní není pro ně tvorba asociace s AMH nutností. Mnohem významnější je mykorhiza pro OM rostliny, které se bez ní neobejdou.

Mykorhizní status a flexibilita ovlivňují ekologickou niku hostitelských rostlin. Ve studii Gerz et al. srovnávali vliv mykorhizy na šířku ekologické niky. Fakultativní mykorhiza vedla k širší ekologické nize ve srovnání s OM rostlinami (Gerz et al., 2017), stejně tak ekologická nika mykorhizně flexibilních rostlin byla širší než nika neflexibilních. To potvrzuje také pozorování, že FM rostliny mají nejširší geografické rozšíření (Hempel et al., 2013).

OM rostliny se typicky vyskytují v půdách s nízkým obsahem živin, ve vyšších teplotách, v podmínkách s vyšším pH a suchem (Hempel et al., 2013), zatímco FM rostliny preferují střední hodnoty těchto podmínek. Z toho vyplývá, že OM rostliny mohou být dobrými kompetitory ve specializovaných podmínkách (Gerz et al., 2017), kde se mykorhiza ukazuje být výhodou. Oproti tomu FM rostliny mohou obývat i místa, kde se AMH nevyskytují, či kde tvorba symbiózy výhodná není. Tyto vlastnosti se mimo jiné odráží i na poznatku, že fakultativní mykorhiza se ukazuje být nejvýhodnější strategií při introdukci druhů do nového prostředí a ustanovení populace schopné reprodukce (Moyano et al., 2020; Pyšek et al., 2019). FM druhy tak představují skupinu rostlin s nejvyšším potenciálem stát se invazními druhy (Menzel et al., 2017).

5 Závěr

Společenstva arbuskulárně mykorhizních hub představují mutualistické symbionty rostlin, mající vliv na příjem živin, růst a obranu před patogeny svých hostitelů. Ukazuje se, že kromě faktorů abiotických, jako jsou fyzikálně-chemické vlastnosti půdy, či disturbance, hrají významnou roli v utváření komunit symbiotických AM také ekofyziologické vlastnosti rostlin. Těmi mohou být typ fotosyntézy, růstová forma, délka životního cyklu, CSR strategie, fixace dusíku, či mykorhizní status. Jedná se o vlastnosti rostlin, které významně definují jejich způsob

života, což se odráží na interakcích se symbionty, jako jsou AMH. I přes relativně malý počet prací, které by se zabývaly rozdíly ve složení AMH společenstev u rostlin s různými vlastnostmi, začínají být některé fenomény v této problematice jasné. Rozdíly mezi společenstvy AMH odlišných typů rostlin jsou patrné jak z pohledu taxonomického složení, tak z pohledu diverzity. Odlišné vlastnosti rostlin, také vedou k různému významu, který pro ně mykorhiza má. Rostliny se liší tím, jak mykorhiza ovlivňuje tvorbu biomasy, či schopnost kompetice. Zatímco některé typy rostlin jsou na svých AMH symbiontech vysoce závislé a téměř neschopní života bez nich, pro jiné může být za určitých podmínek nevýhodou. To, do jaké míry jsou rostliny odkázány na mykorhizní symbiózu, se také odráží na širce ekologické niky, kterou jsou schopny obývat.

Studium faktorů řídících diverzitu AM houbových společenstev je velice významné, jelikož se jedná o organismy, které mimo jiné ovlivňují diverzitu rostlin a tím i podobu celé krajiny. Studium mykorhizy u rostlin s různými ekofyziologickými vlastnostmi umožňuje lépe pochopit jaké faktory stojí za pozitivními vlivy AMH na hostitelské rostliny. Znalost konkrétních vlastností obou symbiontů může vést k cílenému používání těch AMH, které jsou nejvýhodnější pro konkrétní druh rostliny. Tyto poznatky lze například využít při pěstování kulturních plodin, u nichž lze tímto způsobem zvýšit jejich produkci a odolnost vůči stresovým faktorům. Podrobný výzkum v budoucnosti by měl přinést hlubší poznatky vysvětlující diverzitu AMH společenstev a jejich význam.

Seznam použité literatury

Sekundární citace jsou označeny *

- *Adesemoye, A. O., & Kloepper, J. W. (2009). Plant–microbes interactions in enhanced fertilizer-use efficiency. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 85(1), 1–12. <https://doi.org/10.1007/s00253-009-2196-0>
- Adeyemi, N. O., Atayese, M. O., Sakariyawo, O. S., Azeez, J. O., Olubode, A., Ridwan, M., Adebayo, R., & Adeoye, S. (2021). A Growth and Phosphorus Uptake of Soybean (*Glycine Max L.*) in Response to Arbuscular Mycorrhizal Fungus Rhizophagus Intraradices Inoculation in Heavy Metal-contaminated Soils. *Soil and Sediment Contamination: An International Journal*, 1–16. <https://doi.org/10.1080/15320383.2021.1887809>
- Achatz, M., Morris, E. K., Müller, F., Hilker, M., & Rillig, M. C. (2014). Soil hypha-mediated movement of allelochemicals: Arbuscular mycorrhizae extend the bioactive zone of juglone. *Functional Ecology*, 28(4), 1020–1029. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12208>
- Alguacil, M. M., Díaz, G., Torres, P., Rodríguez-Caballero, G., & Roldán, A. (2019). Host identity and functional traits determine the community composition of the arbuscular mycorrhizal fungi in facultative epiphytic plant species. *Fungal Ecology*, 39, 307–315. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2019.02.002>
- Alguacil, M. M., Torrecillas, E., Roldán, A., Díaz, G., & Torres, M. P. (2012). Perennial plant species from semiarid gypsum soils support higher AMF diversity in roots than the annual *Bromus rubens*. *Soil Biology and Biochemistry*, 49, 132–138. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.02.024>
- Amna, Ali, N., Masood, S., Mukhtar, T., Kamran, M. A., Rafique, M., Munis, M. F. H., & Chaudhary, H. J. (2015). Differential effects of cadmium and chromium on growth, photosynthetic activity, and metal uptake of *Linum usitatissimum* in association with *Glomus intraradices*. *Environmental Monitoring and Assessment*, 187(6), 311. <https://doi.org/10.1007/s10661-015-4557-8>
- Andrade, S. A. L., Silveira, A. P. D., & Mazzafera, P. (2010). Arbuscular mycorrhiza alters metal uptake and the physiological response of *Coffea arabica* seedlings to increasing Zn and Cu concentrations in soil. *Science of The Total Environment*, 408(22), 5381–5391. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2010.07.064>

- Asrar, A.-W. A., & Elhindi, K. M. (2011). Alleviation of drought stress of marigold (*Tagetes erecta*) plants by using arbuscular mycorrhizal fungi. *Saudi Journal of Biological Sciences*, *18*(1), 93–98. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2010.06.007>
- Babikova, Z., Gilbert, L., Bruce, T. J. A., Birkett, M., Caulfield, J. C., Woodcock, C., Pickett, J. A., & Johnson, D. (2013). Underground signals carried through common mycelial networks warn neighbouring plants of aphid attack. *Ecology Letters*, *16*(7), 835–843. <https://doi.org/10.1111/ele.12115>
- Barea, J. M., Axon, R., & El-Atrach, F. (1988). Mycorrhiza and phosphate interactions as affecting plant development, N-fixation, N-transfer and N-uptake from soil in legume-grass mixtures by using a ¹⁵N dilution technique. *Soil biology and biochemistry*, *9*.
- Barea, J. M., Azcon-Aguilar, C., & Azcon, R. (1987). Vesicular-arbuscular mycorrhiza improve both symbiotic n₂ fixation and n uptake from soil as assessed with a ¹⁵n technique under field conditions. *New Phytologist*, *106*(4), 717–725. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1987.tb00172.x>
- Barto, E. K., Hilker, M., Müller, F., Mohny, B. K., Weidenhamer, J. D., & Rillig, M. C. (2011). The Fungal Fast Lane: Common Mycorrhizal Networks Extend Bioactive Zones of Allelochemicals in Soils. *PLOS ONE*, *6*(11), e27195. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0027195>
- Betekhtina, A. A., & Veselkin, D. V. (2011). Prevalence and Intensity of Mycorrhiza Formation in Herbaceous Plants with Different Types of Ecological Strategies in the Middle Urals. *Russian Journal of Ecology*, *42*(3), 7. <https://doi.org/10.1134/S1067413611030040>
- *Bever, J. D., Schultz, P. A., Pringle, A., & Morton, J. B. (2001). Arbuscular Mycorrhizal Fungi: More Diverse than Meets the Eye, and the Ecological Tale of Why. *BioScience*, *51*(11), 923. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0923:AMFMDT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0923:AMFMDT]2.0.CO;2)
- Bittebiere, K., Vandenkoornhuyse, P., Maluenda, E., Gareil, A., Dheilly, A., Coudouel, S., Bahin, M., & Mony, C. (2019). *Past spatial structure of plant communities determines arbuscular mycorrhizal fungal community assembly*. 15. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13279>
- *Brundrett, M. C., & Tedersoo, L. (2018). Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist*, *220*(4), 1108–1115. <https://doi.org/10.1111/nph.14976>

- Bryla, D. R., & Duniway, J. M. (1997). Water uptake by safflower and wheat roots infected with arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, *136*(4), 591–601. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00781.x>
- Buchanan, B. B., Gruissem, W., & Jones, R. L. (2015). *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*. Wiley.
- Crawley, M. (1997). *Plant Ecology*. Wiley.
- Cui, M., & Nobel, P. S. (1992). Nutrient status, water uptake and gas exchange for three desert succulents infected with mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, *122*(4), 643–649. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1992.tb00092.x>
- Davison, J., García de León, D., Zobel, M., Moora, M., Bueno, C. G., Barceló, M., Gerz, M., León, D., Meng, Y., Pillar, V. D., Sepp, S., Soudzilovskaia, N. A., Tedersoo, L., Vaessen, S., Vahter, T., Winck, B., & Öpik, M. (2020). Plant functional groups associate with distinct arbuscular mycorrhizal fungal communities. *New Phytologist*, *226*(4), 1117–1128. <https://doi.org/10.1111/nph.16423>
- den Bakker, H. C., VanKuren, N. W., Morton, J. B., & Pawlowska, T. E. (2010). Clonality and Recombination in the Life History of an Asexual Arbuscular Mycorrhizal Fungus. *Molecular Biology and Evolution*, *27*(11), 2474–2486. <https://doi.org/10.1093/molbev/msq155>
- Dumbrell, A. J., Ashton, P. D., Aziz, N., Feng, G., Nelson, M., Dytham, C., Fitter, A. H., & Helgason, T. (2011). Distinct seasonal assemblages of arbuscular mycorrhizal fungi revealed by massively parallel pyrosequencing. *New Phytologist*, *190*(3), 794–804. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03636.x>
- Dumbrell, A. J., Nelson, M., Helgason, T., Dytham, C., & Fitter, A. H. (2010). Relative roles of niche and neutral processes in structuring a soil microbial community. *The ISME Journal*, *4*(3), 337–345. <https://doi.org/10.1038/ismej.2009.122>
- Egerton-Warburton, L. M., & Allen, E. B. (2000). Shifts in arbuscular mycorrhizal communities along an anthropogenic nitrogen deposition gradient. *Ecological Applications*, *10*(2), 484–496. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0484:SIAMCA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0484:SIAMCA]2.0.CO;2)
- *Eissenstat, D. M. (1992). Costs and benefits of constructing roots of small diameter. *Journal of Plant Nutrition*, *15*(6–7), 763–782. <https://doi.org/10.1080/01904169209364361>
- Fiorilli, V., Vannini, C., Ortolani, F., Garcia-Seco, D., Chiapello, M., Novero, M., Domingo, G., Terzi, V., Morcia, C., Bagnaresi, P., Moulin, L., Bracale, M., & Bonfante, P. (2018). Omics approaches revealed how arbuscular mycorrhizal symbiosis enhances

- yield and resistance to leaf pathogen in wheat. *Scientific Reports*, 8(1), 9625.
<https://doi.org/10.1038/s41598-018-27622-8>
- Friese, C. F., & Allen, M. F. (1991). The Spread of Va Mycorrhizal Fungal Hyphae in the Soil: Inoculum Types and External Hyphal Architecture. *Mycologia*, 83(4), 409–418.
<https://doi.org/10.1080/00275514.1991.12026030>
- *Gai, J. P., Christie, P., Feng, G., & Li, X. L. (2006). Twenty years of research on community composition and species distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in China: A review. *Mycorrhiza*, 16(4), 229–239. <https://doi.org/10.1007/s00572-005-0023-8>
- *Genre, A., Lanfranco, L., Perotto, S., & Bonfante, P. (2020). Unique and common traits in mycorrhizal symbioses. *Nature Reviews Microbiology*, 18(11), 649–660.
<https://doi.org/10.1038/s41579-020-0402-3>
- George, E., Häussler, K.-U., Vetterlein, D., Gorgus, E., & Marschner, H. (1992). Water and nutrient translocation by hyphae of *Glomus mosseae*. *Canadian Journal of Botany*, 70(11), 2130–2137. <https://doi.org/10.1139/b92-265>
- Gerz, M., Bueno, C. G., Ozinga, W. A., Zobel, M., & Moora, M. (2017). Niche differentiation and expansion of plant species are associated with mycorrhizal symbiosis. *Journal of Ecology* 2018; 106: 254– 264.. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12873>
- Giovannetti, M., Azzolini, D., & Citernesi, A. S. (1999). Anastomosis Formation and Nuclear and Protoplasmic Exchange in Arbuscular Mycorrhizal Fungi. *Applied and Environmental Microbiology*, 65(12), 5571–5575.
<https://doi.org/10.1128/AEM.65.12.5571-5575.1999>
- Giovannetti, M., Fortuna, P., Citernesi, 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.
<https://doi.org/10.1046/j.0028-646x.2001.00216.x>
- Gosling, P., Mead, A., Proctor, M., Hammond, J. P., & Bending, G. D. (2013). Contrasting arbuscular mycorrhizal communities colonizing different host plants show a similar response to a soil phosphorus concentration gradient. *New Phytologist*, 11.
<https://doi.org/10.1111/nph.12169>
- Grime, J. P. (1977). Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *The American Naturalist*, 111(982), 1169–1194. <https://doi.org/10.1086/283244>
- Grimoldi, A. A., Kavanová, M., Lattanzi, F. A., & Schnyder, H. (2005). Phosphorus nutrition-mediated effects of arbuscular mycorrhiza on leaf morphology and carbon allocation

- in perennial ryegrass. *New Phytologist*, 168(2), 435–444.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01500.x>
- Grman, E. (2012). Plant species differ in their ability to reduce allocation to non-beneficial arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecology*, 93(4), 711–718. <https://doi.org/10.1890/11-1358.1>
- Guo, X., & Gong, J. (2014). Differential effects of abiotic factors and host plant traits on diversity and community composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungi in a salt-stressed ecosystem. *Mycorrhiza*, 24(2), 79–94.
<https://doi.org/10.1007/s00572-013-0516-9>
- Hart, M., & Klironomos, J. (2002). Colonization of roots by arbuscular mycorrhizal fungi using different sources of inoculum. *Mycorrhiza*, 12(4), 181–184.
<https://doi.org/10.1007/s00572-002-0169-6>
- Hart, M. M., & Reader, R. J. (2002). Taxonomic basis for variation in the colonization strategy of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 153(2), 335–344.
<https://doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00312.x>
- Hart, M., Reader, R., & Klironomos, J. (2001). Life-History Strategies of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Relation to Their Successional Dynamics. *Mycologia*, 93, 1186.
<https://doi.org/10.2307/3761678>
- Hawkins, H.-J., Johansen, A., & George, E. (2000). Uptake and transport of organic and inorganic nitrogen by arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil* 226, 275–285.
<https://doi.org/10.1023/A:1026500810385>
- *Heijden, M. G. A., Martin, F. M., Selosse, M., & Sanders, I. R. (2015). Mycorrhizal ecology and evolution: The past, the present, and the future. *New Phytologist*, 205(4), 1406–1423. <https://doi.org/10.1111/nph.13288>
- Hempel, S., Zobel, M., & Moora, M. (2013). *Mycorrhizas in the Central European flora: Relationships with plant life history traits and ecology*. 94(6), 11.
<https://doi.org/10.1890/12-1700.1>
- Hetrick, B. A. D., Wilson, G. W. T., & Todd, T. C. (1990). Differential responses of C₃ and C₄ grasses to mycorrhizal symbiosis, phosphorus fertilization, and soil microorganisms. *Canadian Journal of Botany*, 68(3), 461–467.
<https://doi.org/10.1139/b90-061>
- Hetrick, B. A. D., Wilson, G. W. T., & Todd, T. C. (1992). Relationships of mycorrhizal symbiosis, rooting strategy, and phenology among tallgrass prairie forbs. *Canadian Journal of Botany*, 70(8), 1521–1528. <https://doi.org/10.1139/b92-191>

- Hetrick, B. A. Daniels, Kitt, D. G., & Wilson, G. T. (1988). Mycorrhizal dependence and growth habit of warm-season and cool-season tallgrass prairie plants. *Canadian Journal of Botany*, *66*(7), 1376–1380. <https://doi.org/10.1139/b88-193>
- Hodge, A., Campbell, C. D., & Fitter, A. H. (2001). An arbuscular mycorrhizal fungus accelerates decomposition and acquires nitrogen directly from organic material. *Nature*, *413*(6853), 297–299. <https://doi.org/10.1038/35095041>
- *Hoeksema, J. D., Chaudhary, V. B., Gehring, C. A., Johnson, N. C., Karst, J., Koide, R. T., Pringle, A., Zabinski, C., Bever, J. D., Moore, J. C., Wilson, G. W. T., Klironomos, J. N., & Umbanhowar, J. (2010). A meta-analysis of context-dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi. *Ecology Letters*, *13*(3), 394–407. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01430.x>
- Hosny, M., Gianinazzi-Pearson, V., & Dulieu, H. (1998). Nuclear DNA content of 11 fungal species in Glomales. *Genome* *41*, 7. <https://doi.org/10.1139/gen-41-3-422>
- Chagnon, P.-L. (2013). *Thèse présentée au Département de biologie en vue de l'obtention du grade de docteur ès sciences (Ph.D.)*
- *Chalk, P., Souza, R., Urquiaga, S., Alves, B., & Boddey, R. (2006). The role of arbuscular mycorrhiza in legume symbiotic performance. *Soil Biology and Biochemistry*, *38*(9), 2944–2951. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.05.005>
- Ibijbijen, J., Urquiaga, S., Ismaili, M., Alves, B. J. R., & Boddey, R. M. (1996). Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on growth, mineral nutrition and nitrogen fixation of three varieties of common beans (*Phaseolus vulgaris*). *New Phytologist*, *134*(2), 353–360. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1996.tb04640.x>
- *Jamiołkowska, A., Książniak, A., Gałązka, A., Hetman, B., Kopacki, M., & Skwaryło-Bednarz, B. (2018). Impact of abiotic factors on development of the community of arbuscular mycorrhizal fungi in the soil: A Review. *International Agrophysics*, *32*(1), 133–140. <https://doi.org/10.1515/intag-2016-0090>
- Jansa, J., Mozafar, A., Kuhn, G., Anken, T., Ruh, R., Sanders, I. R., & Frossard, E. (2003). Soil tillage affects the community structure of mycorrhizal fungi in maize roots. *Ecological Applications*, *13*(4), 1164–1176. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2003\)13\[1164:STATCS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2003)13[1164:STATCS]2.0.CO;2)
- Jansa, Jan, Mozafar, A., & Frossard, E. (2005). Phosphorus Acquisition Strategies within Arbuscular Mycorrhizal Fungal Community of a Single Field Site. *Plant and Soil*, *276*(1–2), 163–176. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-4274-0>

- *Javot, H., Pumplin, N., & Harrison, M. J. (2007). Phosphate in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: Transport properties and regulatory roles: Phosphate transport in the AM symbiosis. *Plant, Cell & Environment*, *30*(3), 310–322. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2006.01617.x>
- Ji, L., Yang, Y., Yang, N., Khan, A., & Yang, L. (2021). Seasonal variation of diversity and co-occurrence patterns of arbuscular mycorrhizal fungal communities in mixed broadleaf-conifer forests. *Applied Soil Ecology*, *158*, 103782. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2020.103782>
- Johansen, A., Jakobsen, I., & Jensen, E. S. (1994). Hyphal N transport by a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus associated with cucumber grown at three nitrogen levels. *Plant and Soil*, *160*(1), 1–9. <https://doi.org/10.1007/BF00150340>
- Johnson, D., Vandenkoornhuyse, P. J., Leake, J. R., Gilbert, L., Booth, R. E., Grime, J. P., Young, J. P. W., & Read, D. J. (2004). Plant communities affect arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community composition in grassland microcosms. *New Phytologist*, *161*(2), 503–515. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00938.x>
- *Johnson, N. C., Graham, J. H., & Smith, F. A. (1997). Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytologist*, *135*(4), 575–585. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00729.x>
- Johnson, Nancy Collins, Tilman, D., & Wedin, D. (1992). Plant and Soil Controls on Mycorrhizal Fungal Communities. *Ecology*, *73*(6), 2034–2042. <https://doi.org/10.2307/1941453>
- *Khalid, M., Ur-Rahman, S., Hassani, D., Hayat, K., Zhou, P., & Hui, N. (2021). Advances in fungal-assisted phytoremediation of heavy metals: A review. *Pedosphere*, *31*(3), 475–495. [https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(20\)60091-1](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(20)60091-1)
- Kivlin, S. N., Hawkes, C. V., & Treseder, K. K. (2011). Global diversity and distribution of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biology and Biochemistry*, *43*(11), 2294–2303. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.07.012>
- Klabi, R., Bell, T. H., Hamel, C., Iwaasa, A., Schellenberg, M., Raies, A., & St-Arnaud, M. (2015). Plant assemblage composition and soil P concentration differentially affect communities of AM and total fungi in a semi-arid grassland. *FEMS Microbiology Ecology*, *91*(1), 1–13. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiu015>
- Lerat, S., Gauci, R., Catford, J. G., Vierheilig, H., Piché, Y., & Lapointe, L. (2002). ¹⁴C transfer between the spring ephemeral *Erythronium americanum* and sugar maple

- saplings via arbuscular mycorrhizal fungi in natural stands. *Oecologia*, *132*(2), 181–187. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0958-9>
- Lin, G., McCormack, M. L., & Guo, D. (2015). Arbuscular mycorrhizal fungal effects on plant competition and community structure. *Journal of Ecology*, *103*(5), 1224–1232. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12429>
- López-García, Á., Varela-Cervero, S., Vasar, M., Öpik, M., Barea, J. M., & Azcón-Aguilar, C. (2017). Plant traits determine the phylogenetic structure of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Molecular Ecology*, *26*(24), 6948–6959. <https://doi.org/10.1111/mec.14403>
- Ma, X., Geng, Q., Zhang, H., Bian, C., Chen, H. Y. H., Jiang, D., & Xu, X. (2021). Global negative effects of nutrient enrichment on arbuscular mycorrhizal fungi, plant diversity and ecosystem multifunctionality. *New Phytologist*, *229*(5), 2957–2969. <https://doi.org/10.1111/nph.17077>
- Mäder, P., Vierheilig, H., Streitwolf-Engel, R., Boller, T., Frey, B., Christie, P., & Wiemken, A. (2000). Transport of ¹⁵N from a soil compartment separated by a polytetrafluoroethylene membrane to plant roots via the hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi: RESEARCH Mycorrhizal N transfer across PTFE membranes. *New Phytologist*, *146*(1), 155–161. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00615.x>
- Meadow, J. F., & Zabinski, C. A. (2012). Linking symbiont community structures in a model arbuscular mycorrhizal system. *New Phytologist*, *194*(3), 800–809. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04096.x>
- Menzel, A., Hempel, S., Klotz, S., Moora, M., Pyšek, P., Rillig, M. C., Zobel, M., & Kühn, I. (2017). Mycorrhizal status helps explain invasion success of alien plant species. *Ecology*, *98*(1), 11. <https://doi.org/10.1002/ecy.1621>
- Moora, M. (2014). Mycorrhizal traits and plant communities: perspectives for integration. *Journal of vegetation science*, *25*: 1126–1132. <https://doi.org/10.1111/jvs.12177>
- Moyano, J., Dickie, I. A., Rodriguez-Cabal, M. A., & Nuñez, M. A. (2020). Patterns of plant naturalization show that facultative mycorrhizal plants are more likely to succeed outside their native Eurasian ranges. *Ecography*, *43*: 648–659 <https://doi.org/10.1111/ecog.04877>
- Munkvold, L., Kjøller, R., Vestberg, M., Rosendahl, S., & Jakobsen, I. (2004). High functional diversity within species of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, *164*(2), 357–364. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01169.x>

- Neuenkamp, L., Zobel, M., Lind, E., Gerz, M., & Moora, M. (2019). Arbuscular mycorrhizal fungal community composition determines the competitive response of two grassland forbs. *PLOS ONE*, *14*(7), e0219527. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219527>
- Newsham, K. K., Fitter, A. H., & Watkinson, A. R. (1995). Arbuscular Mycorrhiza Protect an Annual Grass from Root Pathogenic Fungi in the Field. *The Journal of Ecology*, *83*(6), 991. <https://doi.org/10.2307/2261180>
- Oehl, F., Laczko, E., Bogenrieder, A., Stahr, K., Bösch, R., van der Heijden, M., & Sieverding, E. (2010). Soil type and land use intensity determine the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Soil Biology and Biochemistry*, *42*(5), 724–738. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.01.006>
- Peat, H. J., & Fitter, A. H. (1993). The distribution of arbuscular mycorrhizas in the British flora. *New Phytologist*, *125*(4), 845–854. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb03933.x>
- Pérez, M., & Urcelay, C. (2009). Differential growth response to arbuscular mycorrhizal fungi and plant density in two wild plants belonging to contrasting functional types. *Mycorrhiza*, *19*(8), 517–523. <https://doi.org/10.1007/s00572-009-0254-1>
- Põlme, S., Öpik, M., Moora, M., Zobel, M., Kohout, P., Oja, J., Kõljalg, U., & Tedersoo, L. (2016). Arbuscular mycorrhizal fungi associating with roots of *Alnus* and *Rubus* in Europe and the Middle East. *Fungal Ecology*, *24*, 27–34. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2016.08.008>
- Porter, W. M., Robson, A. D., & Abbott, L. K. (1987). Field Survey of the Distribution of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Relation to Soil pH. *The Journal of Applied Ecology*, *24*(2), 659. <https://doi.org/10.2307/2403900>
- Püschel, D. (2017). Arbuscular Mycorrhiza Stimulates Biological Nitrogen Fixation in Two *Medicago* spp. Through Improved Phosphorus Acquisition. *Frontiers in Plant Science*, *8*, 12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00390>
- Püschel, D., Bitterlich, M., Rydlová, J., & Jansa, J. (2020). Facilitation of plant water uptake by an arbuscular mycorrhizal fungus: A Gordian knot of roots and hyphae. *Mycorrhiza*, *30*(2–3), 299–313. <https://doi.org/10.1007/s00572-020-00949-9>
- Pyšek, P., Guo, W., Štajerová, K., Moora, M., Bueno, C. G., Dawson, W., Essl, F., Gerz, M., Kreft, H., Pergl, J., van Kleunen, M., Weigelt, P., Winter, M., & Zobel, M. (2019). Facultative mycorrhizal associations promote plant naturalization worldwide. *Ecosphere*, *10*(11). <https://doi.org/10.1002/ecs2.2937>

- Rao, N. S. S., Tilak, K. V. B. R., & Singh, C. S. (1986). Dual inoculation with *Rhizobium* sp. And *Glomus fasciculatum* enhances nodulation, yield and nitrogen fixation in chickpea (*Cicer arietinum* Linn.). *Plant and Soil*, *95*(3), 351–359.
<https://doi.org/10.1007/BF02374616>
- *Redecker, D., Schüßler, A., Stockinger, H., Stürmer, S. L., Morton, J. B., & Walker, C. (2013). An evidence-based consensus for the classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *Mycorrhiza*, *23*(7), 515–531. <https://doi.org/10.1007/s00572-013-0486-y>
- *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. <https://doi.org/10.1073/pnas.91.25.11841>
- *Rillig, M. C., & Mummey, D. L. (2006). Mycorrhizas and soil structure. *New Phytologist*, *171*(1), 41–53. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01750.x>
- Roumet, C., Urcelay, C., & Diaz, S. (2006). Suites of root traits differ between annual and perennial species growing in the field. *New Phytologist*, *170*(2), 357–368.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01667.x>
- Ruiz-Lozano, J. M., & Azcon, R. (1995). Hyphal contribution to water uptake in mycorrhizal plants as affected by the fungal species and water status. *Physiologia Plantarum*, *95*(3), 472–478. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1995.tb00865.x>
- Rydlová, J., & Püschel, D. (2020). Arbuscular mycorrhiza, but not hydrogel, alleviates drought stress of ornamental plants in peat-based substrate. *Applied Soil Ecology*, *146*, 103394. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.103394>
- *Sage, R. F., Wedin, D. A., & Li, M. (1999). The Biogeography of C₄ Photosynthesis: Patterns and Controlling Factors. *C₄ Plant Biology* (s. 313–I).
<https://doi.org/10.1016/B978-012614440-6/50011-2>
- Sepp, S., Davison, J., Jairus, T., Vasar, M., Moora, M., Zobel, M., & Öpik, M. (2019). Non-random association patterns in a plant–mycorrhizal fungal network reveal host–symbiont specificity. *Molecular Ecology*, *28*(2), 365–378.
<https://doi.org/10.1111/mec.14924>
- Sheng, M., Lalande, R., Hamel, C., & Ziadi, N. (2013). Effect of long-term tillage and mineral phosphorus fertilization on arbuscular mycorrhizal fungi in a humid continental zone of Eastern Canada. *Plant and Soil*, *369*(1–2), 599–613.
<https://doi.org/10.1007/s11104-013-1585-4>

- Scheublin, T. R., Ridgway, K. P., Young, J. P. W., & van der Heijden, M. G. A. (2004). Nonlegumes, Legumes, and Root Nodules Harbor Different Arbuscular Mycorrhizal Fungal Communities. *Applied and Environmental Microbiology*, 70(10), 6240–6246. <https://doi.org/10.1128/AEM.70.10.6240-6246.2004>
- Scheublin, T. R., & van der Heijden, M. G. A. (2006). Arbuscular mycorrhizal fungi colonize nonfixing root nodules of several legume species. *New Phytologist*, 172(4), 732–738. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01858.x>
- Schüßler, A., Schwarzott, D., & Walker, C. (2001). A new fungal phylum, the Glomeromycota: Phylogeny and evolution. *Mycological Research*, 105(12), 1413–1421. <https://doi.org/10.1017/S0953756201005196>
- Smith, S. E., & Read, D. J. (2009). *Mycorrhizal symbiosis* (3. ed., Repr.). Academic Press.
- Šmilauer, P., Košnar, J., Kotlínek, M., & Šmilauerová, M. (2020). Contrasting effects of host identity, plant community, and local species pool on the composition and colonization levels of arbuscular mycorrhizal fungal community in a temperate grassland. *New Phytologist*, 225(1), 461–473. <https://doi.org/10.1111/nph.16112>
- Tian, L., Zou, Y.-N., Wu, Q.-S., & Kuča, K. (2021). Mycorrhiza-induced plant defence responses in trifoliolate orange infected by *Phytophthora parasitica*. *Acta Physiologiae Plantarum*, 43(3), 45. <https://doi.org/10.1007/s11738-021-03216-2>
- Torreillas, E., & Roldán, A. (2012). Differences in the AMF diversity in soil and roots between two annual and perennial gramineous plants co-occurring in a Mediterranean, semiarid degraded area. *Plant Soil*, 10. <https://doi.org/10.1007/s11104-011-1047-9>
- Treseder, K. K., Allen, E. B., Egerton-Warburton, L. M., Hart, M. M., Klironomos, J. N., Maherali, H., & Tedersoo, L. (2018). Arbuscular mycorrhizal fungi as mediators of ecosystem responses to nitrogen deposition: A trait-based predictive framework. *Journal of Ecology*, 106(2), 480–489. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12919>
- van der Heyde, M., Ohsowski, B., Abbott, L. K., & Hart, M. (2017). Arbuscular mycorrhizal fungus responses to disturbance are context-dependent. *Mycorrhiza*, 27(5), 431–440. <https://doi.org/10.1007/s00572-016-0759-3>
- Vosatka, M., Batkhuugyin, E., & Albrechtová, J. (1999). Response of Three Arbuscular Mycorrhizal Fungi to Simulated Acid Rain and Aluminium Stress. *Biologia plantarum*, 42(2), 289–296. <https://doi.org/10.1023/A:1002125005497>
- Wilson, G. W. T., & Hartnett, D. C. (1997). Effects of mycorrhizae on plant growth and Dynamics in Experimental Tallgrass Prairie Microcosms. *American Journal of Botany*, 84(4), 478–482. <https://doi.org/10.2307/2446024>

- Wilson, G. W. T., & Hartnett, D. C. (1998). Interspecific variation in plant responses to mycorrhizal colonization in tallgrass prairie. *American Journal of Botany*, *85*(12), 1732–1738. <https://doi.org/10.2307/2446507>
- 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*, *11*. <https://doi.org/10.1023/A:1004347701584>
- Wu, Q.-S., & Xia, R.-X. (2006). Arbuscular mycorrhizal fungi influence growth, osmotic adjustment and photosynthesis of citrus under well-watered and water stress conditions. *Journal of Plant Physiology*, *163*(4), 417–425. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2005.04.024>
- Wu, Q.-S., Xia, R.-X., & Zou, Y.-N. (2008). Improved soil structure and citrus growth after inoculation with three arbuscular mycorrhizal fungi under drought stress. *European Journal of Soil Biology*, *44*(1), 122–128. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2007.10.001>
- Yamasaki, T., Yamakawa, T., Yamane, Y., Koike, H., Satoh, K., & Katoh, S. (2002). Temperature Acclimation of Photosynthesis and Related Changes in Photosystem II Electron Transport in Winter Wheat. *Plant Physiology*, *128*(3), 1087–1097. <https://doi.org/10.1104/pp.010919>
- Yang, H., Xu, J., Guo, Y., Koide, R. T., Dai, Y., Xu, M., Bian, L., Bian, X., & Zhang, Q. (2016). Predicting plant response to arbuscular mycorrhizas: The role of host functional traits. *Fungal Ecology*, *20*, 79–83. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2015.12.001>
- Yang, H., Zang, Y., Yuan, Y., Tang, J., & Chen, X. (2012). Selectivity by host plants affects the distribution of arbuscular mycorrhizal fungi: Evidence from ITS rDNA sequence metadata. *BMC Evolutionary Biology*, *12*(1), 50. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-50>
- Yang, H., Zhang, Q., Dai, Y., Liu, Q., Tang, J., Bian, X., & Chen, X. (2015). Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on plant growth depend on root system: A meta-analysis. *Plant and Soil*, *389*(1–2), 361–374. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2370-8>
- *Zeng, Y., Guo, L.-P., Chen, B.-D., Hao, Z.-P., Wang, J.-Y., Huang, L.-Q., Yang, G., Cui, X.-M., Yang, L., Wu, Z.-X., Chen, M.-L., & Zhang, Y. (2013). Arbuscular mycorrhizal symbiosis and active ingredients of medicinal plants: Current research status and prospectives. *Mycorrhiza*, *23*(4), 253–265. <https://doi.org/10.1007/s00572-013-0484-0>