

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: BBI



Alena Voříšková

Specifické vztahy mezi partnery v arbuskulární mykorhizní symbióze

Specificity between partners in arbuscular mycorrhizal symbiosis

Bakalářská práce

Školitelka: Mgr. Martina Janoušková, Ph.D.

Praha 2011

Poděkování

Chtěla bych poděkovat mé školitelce Martině Janouškové za odbornou pomoc, přátelský přístup a cenné rady v průběhu vytváření této práce.

Zároveň děkuji i ostatním členům Oddělení mykorhizních symbióz BÚ, AVČR za vytvoření příjemného a přátelského prostředí.

V neposlední řadě děkuji i svým rodičům, jak za jejich trpělivost během psaní práce, tak i za podporu během celého mého studia.

Prohlášení

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

V Praze dne 4.května 2011

.....

Alena Voříšková

Obsah:

ABSTRAKT	- 4 -
ABSTRACT	- 4 -
KLÍČOVÁ SLOVA:	- 5 -
KEY WORDS:	- 5 -
1. ÚVOD	- 6 -
2. SPECIFICKÉ VZTAHY NA ÚROVNI FORMACE MYKORHIZY	- 7 -
2.1 ROSTLINY SE LIŠÍ SVÝMI HOUBOVÝMI SYMBIONTY	- 7 -
2.2 ROZDÍLY NA ÚROVNI KOLONIZACE A SPORULACE AM HUB	- 10 -
2.3 DALŠÍ FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ SPOLEČENSTVO AM HUB V KOŘENECH ROSTLIN	- 11 -
2.3.1 Abiotické ovlivnění	- 11 -
2.3.2 Biotické ovlivnění	- 12 -
3. SPECIFICKÉ VZTAHY NA FUNKČNÍ ÚROVNI	- 13 -
3.1 ROZDÍLY MEZI ROSTLINAMI V ZÁVISLOSTI A ODEZVĚ NA MYKORHIZU	- 13 -
3.2 ROZDÍLY MEZI AM HOUBAMI V SYMBIOTICKÉ ÚČINNOSTI	- 14 -
3.3 VLIV SPOLEČENSTVA AM HUB NA ROSTLINY	- 18 -
3.3.1 Lokální adaptace.....	- 18 -
3.4 FAKTORY PROSTŘEDÍ OVLIVŇUJÍCÍ ODPOVĚĎ ROSTLIN NA AM SYMBIÓZU	- 19 -
3.4.1 Abiotické faktory	- 19 -
3.4.2 Biotické faktory	- 20 -
4. DŮSLEDKY SPECIFITY NA ÚROVNI SPOLEČENSTEV	- 21 -
4.1 KOEXISTENCE ROSTLIN	- 21 -
4.1.1 Pozitivní zpětná vazba	- 22 -
4.1.2 Negativní zpětná vazba	- 22 -
4.2 DIVERZITA AM HUB VERSUS DIVERZITA ROSTLINNÉHO SPOLEČENSTVA	- 23 -
5. ZÁVĚR	- 26 -
6. SEZNAM LITERATURY	- 27 -

Abstrakt

Arbuskulární mykorhiza (AM) je symbiotické soužití mezi cévnatými rostlinami a arbuskulárními mykorhizními houbami ze skupiny Glomeromycota. AM symbióza je považována za nescifickou interakci, jelikož AM houby jsou schopny kolonizovat kořeny téměř všech druhů rostlin, které jsou pro tento typ symbiózy hostitelské, nicméně se jistá specifita mezi partnery projevuje. Specifita se může projevit na úrovni formace mykorhizy, což znamená, že různé druhy rostlin se mohou lišit ve složení společenstva hub ve svých kořenech či odlišnou schopností kolonizace a sporulace AM hub v závislosti na hostiteli. Specifita může být také patrná v rozdílné funkčnosti symbiózy v závislosti na konkrétních partnerech a tudíž v odpovědi rostlin na mykorhizu. Zároveň specifita v AM symbióze může mít dopad i na koexistenci rostlin ve společenstvu a diverzitu rostlinných společenstev.

Abstract

Arbuscular mycorrhiza (AM) is a symbiotic interaction between vascular plants and arbuscular mycorrhizal fungi from phylum Glomeromycota. AM symbiosis is considered as a nonspecific interaction, because AM fungi are able to colonize roots of all plant species which are hosts for this type of symbiosis, nevertheless certain specific interactions exist between the partners. The specificity can be evident on the level of the formation of mycorrhiza, which means that different species of plants can vary in the composition of fungal community in their roots or AM fungi can differ in an ability of colonization and sporulation depending on host plant species. The specificity can also manifest as different functionality of the symbiosis in dependence on the particular partners affecting the mycorrhizal response of the host plants. All of these specific interactions can have an impact on the coexistence and diversity of plants in communities.

Klíčová slova:

arbuskulární mykorhiza, arbuskulární mykorhizní houby, hostitelská specifita, růstová odezva rostliny, koexistence rostlin

Key words:

arbuscular mycorrhiza, arbuscular mycorrhizal fungi, host specificity, plant growth response, plants coexistence

Použité zkratky:

AM (arbuscular mycorrhiza) arbuskulární mykorhiza

Ri T-DNA Roots - inducing transferred - DNA

1. Úvod

Mykorhiza je symbiotický vztah mezi kořeny cévnatých rostlin a mykorhizními houbami, přičemž tento vztah může být pro jednoho nebo i pro oba partnery nezbytný. Mykorhizní houba poskytuje svému hostiteli živiny z půdy a naopak od svého hostitele získává uhlík z fotosyntézy. Mykorhizní symbióza je nejrozšířenější symbiózou, která se objevila na Zemi již před 400 miliony lety při přechodu rostlin na souš a tvoří ji až 95% cévnatých rostlin. Existuje několik typů mykorhizní symbiózy (arbuskulární mykorhiza, ektomykorhiza, erikoidní mykorhiza, orchideoidní mykorhiza, ektendomykorhiza, arbutoidní a monotropoidní mykorhiza), které se mezi sebou liší houbovými symbionty, rostlinnými hostiteli a strukturami, které vytváří uvnitř kořene.

Arbuskulární mykorhizní (AM) symbiózu tvoří houby ze skupiny Glomeromycota. Tyto houby jsou obligátně závislé na svém hostiteli tzn. nejsou schopny růstu bez jeho přítomnosti. Arbuskulární proto, že uvnitř kořene se vytváří útvary - arbuskule, ve kterých probíhá výměna živin a uhlíku. AM symbióza je považována za nespecifickou interakci (Smith & Read, 1997). Nespecifická znamená, že jednotlivé druhy AM hub jsou schopny kolonizovat široké spektrum hostitelských rostlin a opačně, jednotlivé druhy hostitelských rostlin mohou být kolonizovány širokým spektrem druhů AM hub. Toto potvrzuje i fakt, že AM houby dokážou kolonizovat cca 80% všech cévnatých rostlin (Smith & Read, 1997), přičemž diverzita AM hub je velmi nízká (cca 200 popsanych druhů, <http://www.lrz.de/~schuessler/amphylo/>). S přihlédnutím k jejich téměř tisíckrát nižší diverzitě než je diverzita hostitelských rostlin, lze usuzovat na široké hostitelské rozpětí AM hub a tím i nízkou hostitelskou specifitu. Tu potvrzují laboratorní pokusy, kde jsou AM houby schopny kolonizovat téměř všechny rostliny, které dokážou arbuskulární mykorhizu tvořit. Přesto se v terénních pokusech objevují výsledky, které naznačují, že určitá specifita existovat bude, např. že rostliny na jedné lokalitě mají v kořenech odlišná společenstva AM hub.

Specifita se také může projevit na funkční úrovni, v odlišné mykorhizní odpovědi hostitelské rostliny v závislosti na identitě houbového symbionta. Přičemž specifické vztahy mezi AM houbami a hostitelskými rostlinami mohou mít dopad i na diverzitu rostlinného společenstva. Tato bakalářská práce je napsána jako literární rešerše, jejímž cílem je shrnout poznatky v oblasti specifity u AM symbiózy.

2. Specifické vztahy na úrovni formace mykorhizy

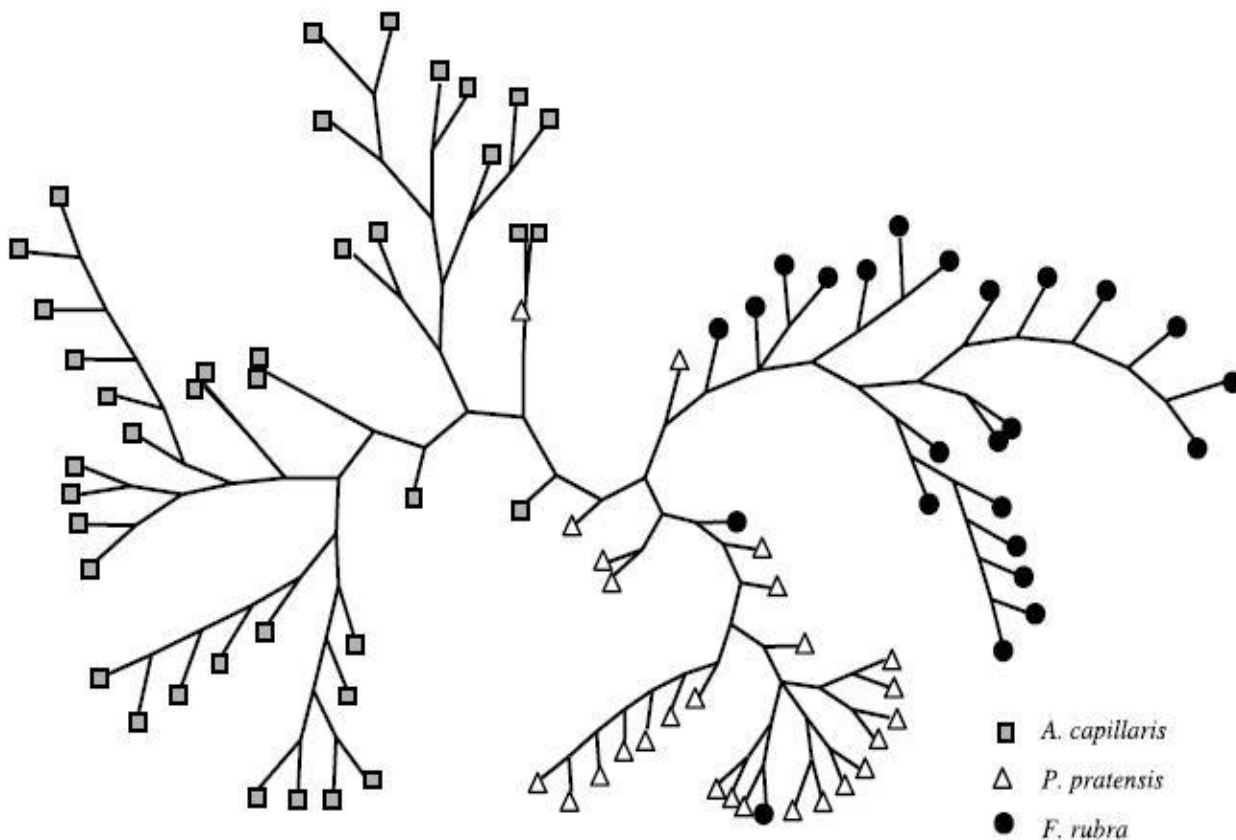
I když se předpokládá, že AM symbióza je nescifická (Smith & Read, 1997), Helgason et al. (2002) ve své práci poukazují na to, že AM houby se nevyskytují náhodně ve svých rostlinných hostitelích, ale že se rostliny od sebe liší svými houbovými symbionty a tudíž mezi nimi existuje specifická interakce na úrovni formace mykorhizy.

2.1 Rostliny se liší svými houbovými symbionty

V laboratorních podmínkách jsou AM houby často schopny kolonizovat téměř bez rozdílu hostitelské rostliny. Data z terénních pozorování však naznačují něco jiného. V laboratorních podmínkách byl *Glomus hoi* schopen kolonizovat javor klen (*Acer pseudoplatanus*) i ostatní pokusné rostliny (zběhovec plazivý (*Ajuga reptans*), vrbina penížková (*Lysimachia nummularia*), popenec obecný (*Glechoma hederacea*), ožanka lesní (*Teucrium scorodonia*)), ale v terénních pokusech výhradně kolonizoval javor klen (Helgason et al., 2002). Objevuje se zde specifická interakce mezi *Glomus hoi* a javorem klenem (*A. pseudoplatanus*). Podobnou hostitelskou specifitu signalizují i *Glomus* ze skupiny B, který byl výlučně nalezen v kořenech jetele (*Trifolium* spp.) v terénní studii z prostředí alpské louky (Sýkorová et al., 2007) a *Glomus* 4 nalezený v kořenech *Terminalia amazonia* (Aldrich-Wolfe, 2007).

Zdá se, že v malé oblasti s homogenními podmínkami může mít hlavní vliv na společenstva AM hub v kořenech právě druh rostliny (Sýkorová et al., 2007). To potvrzuje i práce Wubet et al. (2006), kde se zcela lišilo houbové společenstvo v kořenech dvou druhů rostlin, které rostly v suché horské oblasti v Etiopii. Podobné výsledky ukazující na specifické interakce mezi hostitelem a AM houbou se objevují i v práci Castelli & Casper (2003).

To, že se diverzita AM hub v kořenech rostlin může měnit v závislosti na hostiteli ukázali ve své práci Vandenkoornhuyse et al. (2003). Ve studii se objevila rozdílná společenstva AM hub v kořenech tří druhů rostlin roustoucích společně na jedné lokalitě (Obr.1). V jiné práci Vandenkoornhuyse et al. (2002) ukazují, že složení společenstva AM hub v kořenech jetele plazivého (*Trifolium repens*) a psinečku obecného (*A. capilaris*) bylo stejné jen ze 62,5%, což přisuzují ekologické specializaci jednotlivých druhů hub. Je předpoklad, že pokud by vegetace byla tvořena pouze jedním rostlinným druhem, diverzita AM hub by byla na dané lokalitě výrazně nižší (Vandenkoornhuyse et al., 2003).



OB. 1 PŘEVZATO Z VANDENKOORNHUYSE ET AL. (2003)

Fylogenetický strom taxonů AM hub nalezených v kořenech rostlin ukazuje, jak se lišila společenstva AM hub v kořenech tří druhů rostlin na jedné lokalitě (*Agrostis capillaris*, *Poa pratensis*, *Festuca rubra*)

Hostitelská specifita je pozorovatelná i v jemnějších rozdílech než je pouze přítomnost nebo nepřítomnost určitého druhu AM houby. I množství jednotlivých druhů AM hub v kořenech hostitelský rostlin se může lišit v závislosti na genotypu rostliny, jak ve svých pracích prezentují Alkan et al. (2006) a Pivato et al. (2007).

Naopak práce Stukenbrock & Rosendahl (2005) ukázala, že dominantní druhy rodu *Glomus* mohou kolonizovat různé druhy rostlin na lokalitě. Lze předpokládat, že AM houby mohou být buď generalisté, kteří jsou schopny kolonizovat široké spektrum hostitelských druhů rostlin, nebo specialisté, kteří jsou svázáni s určitým druhem či druhy rostlin (shrnuto v Öpik et al., 2010). Helgason et al. (2007) aplikovali na rostlinné společenstvo fungicid benomyl a tím došlo ke kompetitivnímu uvolnění. Oproti kontrolnímu vzorku ve společenstvu převládly druhy *Glomus intraradices* a *G. mosseae*, které mezi AM houbami patří spíše

2.2 Rozdíly na úrovni kolonizace a sporulace AM hub

Rozdíly v kolonizaci kořene rostlin a sporulaci AM hub v závislosti na identitě hostitelské rostliny a symbiotické houby mohou být jedním ze znaků, které naznačují určitou specifitu interakce.

V experimentu Douds et al. (1998), při kterém byly rostliny bahijské trávy (*Paspalum notatum*) a dva kultivary tolíce vojtěšky (*Medicago sativa*) inokulovány třemi druhy hub (*Gigaspora margarita*, *Glomus mosseae* a *Glomus intraradices*), se výrazně lišila schopnost jednotlivých hub kolonizovat tyto tři hostitelské rostliny.

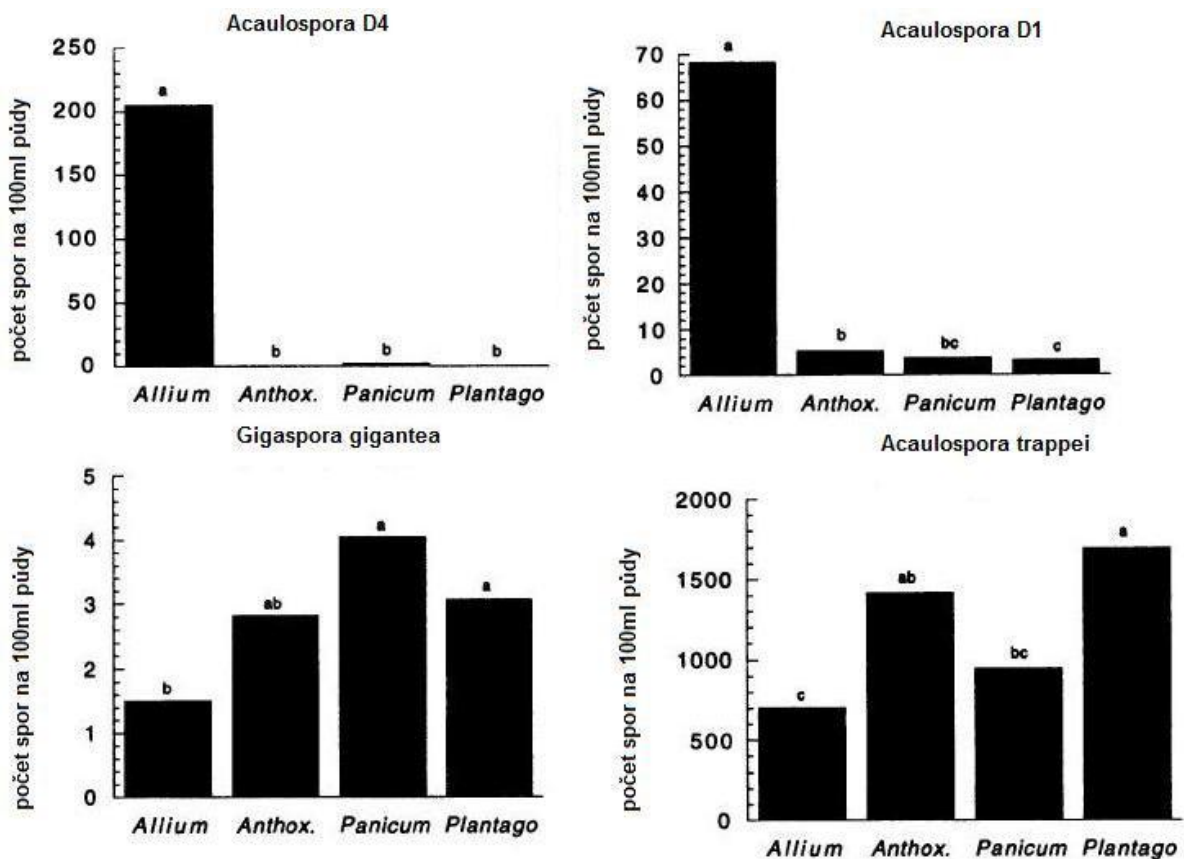
Hypotéza o nekompatibilitě některých kombinací hostitelské rostliny a houby byla potvrzena v in-vitro pokusu s Ri T-DNA transformovanými kořeny tolíce vojtěšky (*M. sativa*). Zatímco při inokulaci houbou *G. intraradices* se zformovala typická mykorhiza, při inokulaci houbou *Gi. margarita* se nezvětšovala infekční jednotka, nedocházelo k příjmu uhlíku od rostliny ani nedošlo ke sporulaci. V kořenu se objevily lokální nekrózy a akumulace fenolických látek (Douds et al., 1998)

Úspěšnost kolonizace AM hub může pozitivně korelovat s hustotou spor a schopností sporulace AM hub (Eom et al., 2000). Ovšem tento jev není pozorován vždy. Někdy zvětšující se kolonizace nemusí korelovat s mírou sporulace (Hetrick & Bloom, 1986).

Již starší práce si všímaly rozdílů ve sporulaci AM hub v závislosti na hostitelských rostlinách. Ve skleníkových experimentech pozorovali Hung & Sylvia (1988) zvýšenou hustotu spor v kombinaci s hostitelskou rostlinou povíjnicí jedlou (*Ipomoea batatas*) na rozdíl od druhé testované rostliny. I v práci Hetrick & Bloom (1986) byla sporulace AM houby významně závislá na identitě hostitelské rostliny.

Z novějších prací pozorovali odlišnou hustotu spor v závislosti na identitě partnerů symbiózy například Bever et al. (1996). AM houby *Acaulospora* D4 a *Acaulospora* D1 nejvíce sporulovaly v přítomnosti česneku (*Allium* sp.), kdežto jiné v přítomnosti tohoto hostitele sporulovaly méně než s jinými hostitelskými rostlinami (Obr. 3).

Podobné výsledky získali také Eom et al. (2000), kteří studovali společenstva spor v půdě vysokostébelné prairie. Množství spor jednotlivých druhů AM hub v terénních vzorcích záviselo na dominantní rostlině daného místa a sporulace AM hub se lišila v závislosti na hostitelské rostlině také v nádobovém pokusu.



OBR. 3 PŘEVZATO A UPRAVENO Z BEVER ET AL. (1996)

Odlišná schopnost sporulace různých druhů AM hub (grafy) v závislosti na druzích hostitelských rostlin (jednotlivé sloupce v rámci grafu)

2.3 Další faktory ovlivňující společenstvo AM hub v kořenech rostlin

Přesto, že moje bakalářská práce se věnuje roli hostitelské specifity v AM symbióze, ráda bych se krátce zmínila i o jiných faktorech, které mohou ovlivňovat společenstvo AM hub v kořenech rostlin.

2.3.1 Abiotické ovlivnění

Složení společenstva AM hub je ovlivněno nejrůznějšími abiotickými vlivy. Patří k nim například pH půdy (Hayman & Tavares, 1985), obsah organických látek, dostupnost fosforu v půdě (Mohammad et al., 2003) nebo kontaminace půdy těžkými kovy (DeI Val et al., 1999). V práci Sharma et al. (2009) bylo pozorováno, že největší vliv na společenstvo AM hub mělo

pH půdy, méně pak koncentrace fosforu nebo určitá hostitelská rostlina. Zásadní vliv může mít i zemědělství a konkrétní faktory jako narušení půdy, hnojení, používání pesticidů, přeměna biotopů atd. (Johnson & Pflieger, 1992; Johnson 1993; Boddington & Dodd, 2000a; Boddington & Dodd, 2000b).

Tyto faktory mohou ovlivňovat společenstvo AM hub na lokalitě také nepřímo, prostřednictvím vlivu na rostlinné společenstvo. Přídavek dusíku nebo vápna do půdy nemusí mít vliv na složení společenstva AM hub v kořenech jednotlivých rostlin, ale může ovlivnit složení společenstva rostlin. Pokud se rostliny liší ve skladbě svých houbových symbiontů, dojde i ke změně houbového společenstva na dané lokalitě (Vandenkoornhuysen et al., 2003).

2.3.2 Biotické ovlivnění

Složení společenstva AM hub v kořenech určité rostliny může být ovlivněno sousedstvím s jiným druhem rostliny. Společenstvo houbových symbiontů se může měnit v závislosti na tom, zda se hostitelská rostlina vyskytuje v monokulturách či nikoliv. V práci Hausmann & Hawkes (2009) je popsán experiment se dvěma původními rostlinami a exotickou rostlinou, které byly vysazeny do stejné zeminy s původním společenstvem AM hub. Pokud původní rostliny rostly v monokultuře, společenstva AM hub v jejich v kořenech se lišila, pokud tyto dva druhy rostly dohromady, složení společenstev AM hub se velmi podobalo. Při společné kultivaci původní rostliny s exotickou, ve které dominovala exotická rostlina, se společenstvo hub z původní rostliny objevilo v kořenech exotické. Exotické rostliny jsou pravděpodobně schopné využít AM houby, které kolonizují i původní rostliny a zároveň mohou ovlivnit společenstvo AM hub v kořenech původních rostlin (Mummey et al., 2005). Změny ve společenstvu houbových symbiontů lze vysvětlit také změnou abiotických podmínek, např. změnou obsahu půdních živin prostřednictvím okolních rostlinných druhů (Hausmann & Hawkes, 2009).

Houbové společenstvo nemusí být samozřejmě ovlivněno jen rostlinami, i půdní mikroorganismy a živočichové mohou ovlivnit AM houby v kořenech rostlin (Andrade et al., 1998; shrnuto v Gange, 2000). Půdní bakterie dokonce mohou podporovat kolonizaci kořenů rostlin AM houbami (Vivas et al., 2006) a hmyz může podpořit šíření jejich spor (Seres et al., 2007).

Vše funguje jako komplexní a dynamický systém, jednotlivé faktory se doplňují a není jednoduché rozlišit jejich konkrétní vliv.

3. Specifické vztahy na funkční úrovni

Arbuskulární mykorrhizní houby poskytují rostlinám živiny, přičemž od nich naopak získávají uhlík. Největší význam mají AM houby v příjmu nemobilních živin, které se v půdě pomalu šíří difuzí, především fosforu, ale také dusíku ve formě amonného iontu a některých mikroprvků (hlavně zinku a mědi) (Smith & Read, 1997). Konkrétní vliv AM symbiózy na růst rostlin je dán různými faktory prostředí, zejména dostupností živin, ale také rozličnou schopností jednotlivých druhů nebo izolátů AM hub přijímat z půdy živiny a dodávat je rostlině. To, jaký užitek bude mít rostlina od své AM houby je dáno rovnováhou mezi tím, kolik uhlíku si houba vezme od své rostliny, a tím kolik rostlina dostane živin od houby nad rámec toho, co by sama přijala kořeny (Johnson et al., 1997). AM symbióza však podporuje růst rostlin i dalšími mechanismy např. zvyšováním odolnosti k suchu (Allen & Allen, 1986). Prostřednictvím zlepšené minerální výživy zvyšuje odolnost rostlin proti abiotickému a biotickému stresu (Smith & Read, 1997).

3.1 Rozdíly mezi rostlinami v závislosti a odezvě na mykorhizu

Rostlinní hostitelé se liší ve své závislosti (dependence) a odezvě (responsiveness) na AM symbiózu. Závislost hostitelů může být definována jako neschopnost přežít či růst bez přítomnosti symbiontů při určité dostupnosti půdního fosforu. Rostliny, které jsou schopny růstu bez symbiózy při nižší dostupnosti fosforu, jsou tak méně závislé než jiné druhy rostlin, které k růstu bez mykorrhizního symbionta vyžadují vyšší hladinu fosforu v půdě (shrnuto v Janos, 2007). Některé druhy rostlin mohou být zcela (obligátně) závislé na AM houbách např. některé jestrábníky (*Hieracium sp.*) (van der Heijden et al., 1998a). Spojení obligátně závislé znamená, že bez přítomnosti AM hub nepřežijí ani nerostou při jakémkoli rozsahu dostupnosti fosforu, se kterou se v přírodě mohou setkat (Janos, 1980). Častěji je pozorována fakultativní závislost, která znamená, že existují rostlinné druhy, které jsou schopny dosáhnout dospělosti bez mykorhizy alespoň v nejméně úrodné půdě v přírodních podmínkách. Jsou známy i rostliny, které jsou nemykotrofní, tzn. že mykorhizu vůbec netvoří (shrnuto v Brundrett, 1991). Jsou to např. zástupci čeledi Caryophyllaceae (Pawłowska et al., 1996) nebo Brassicaceae (DeMars & Boerner, 1996). Přesto se i v nemykotrofních rostlinách může objevit kolonizace AM houbou, která ovšem není funkční, tzn. že pravděpodobně nedochází k výměně látek mezi rostlinou a houbou (Puschel et al., 2007).

Odezvu na mykorhizu pak lze definovat jako rozdíl mezi mykorhizními a nemykorhizními rostlinami. Může být pojata jako vlastnost rostliny, a pak by se měla stanovovat jako maximální rozdíl na škále dostupností fosforu (Janos, 2007), nebo specificky pro určité (experimentální) podmínky. V druhém případě existuje celá řada možností výpočtů odezvy na mykorhizu (Janos, 2007) a také různých označení tohoto parametru např. jako „dependence“ (van der Heijden, 2002) nebo „response“ (Baon et al., 1993).

Právě odpověď rostliny na inokulaci určitým druhem AM houby může úzce souviset s její závislostí na mykorhize. Na mykorhize výrazně závislá rostlina (*Conyza bilbaoana*) vykazovala nejvýraznější pozitivní růstovou odpověď na inokulaci AM houbami *Glomus mosseae* BEG198 a *G. claroideum* BEG210, zatímco růst na mykorhize méně závislé vrby (*Salix atrocinerea*) nejvíce podporovala AM houba *G. geosporum* BEG198 (Oliveira et al., 2006).

Z metaanalýzy, kterou shrnují Hoeksema et al. (2010), vychází, že nejdůležitějším faktorem, který určuje odezvu rostliny na mykorhizu, je její identita a funkční skupina. Nejlepší odezvu na mykorhizu vykazují širokolisté dusík nefixující byliny a C4 trávy, menší pak C3 trávy a dusík fixující byliny. Avšak odezvu rostliny na mykorhizu nelze chápat jako neměnnou vlastnost rostliny, jelikož může záviset také na identitě AM hub, které rostlinu kolonizují (van der Heijden et al., 1998a). Van der Heijden (2002) vznesl hypotézu, že rostliny, které vykazují větší odezvu na mykorhizu, mohou být citlivější k identitě svého houbového symbionta. V práci van der Heijden et al. (1998a) například růst jestřábníku (*Hieracium sp.*) citlivě reagoval na složení společenstva AM hub, naproti tomu byl růst sveřepu (*Bromus*), který vykazuje menší odezvu na mykorhizu, na konkrétních AM symbiontech nezávislý.

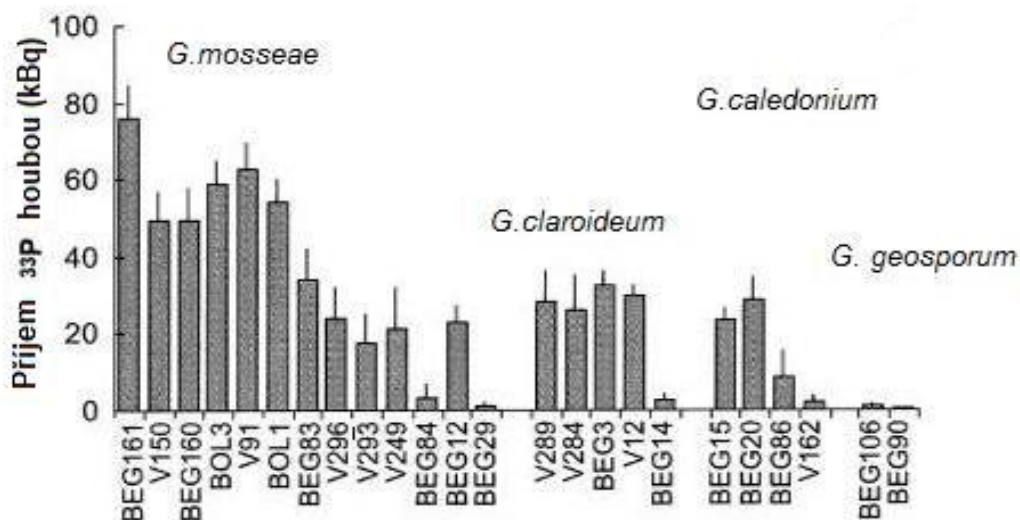
3.2 Rozdíly mezi AM houbami v symbiotické účinnosti

Nejen že se liší rostlinní hostitelé ve své závislosti a odezvě na mykorhizu, taktéž i jednotlivé AM houby se liší ve své symbiotické účinnosti tzn. schopnosti podporovat růst rostlin. Existuje hypotéza, že rostlina preferuje spíše AM houby, které jí přinášejí větší užitek než houby, které takový užitek nepřinášejí (Helgason et al., 2002). Naopak však bylo pozorováno, že v určitém prostředí, např. v obdělávané půdě, mohou převládat AM houby, které rostlinám přinášejí menší prospěch (shrnuto v Verbruggen & Kiers, 2010).

AM houby se odlišují v rozvoji svého vnitřního i mimokořenového mycelia (Abbott & Robson, 1985; Boddington & Dodd, 1998). Jednotlivé čeledi AM hub se liší velikostí a

umístěním svého mycelia: Glomaceae - relativně velké mycelium s malým rozsahem mimokořenového a velkým rozsahem vnitrokořenového mycelia, Acaulosporaceae - menší mycelium s malým rozsahem vnitrokořenového i mimokořenového mycelia, Gigasporaceae - relativně velké mycelium s malým rozsahem vnitrokořenového a velkým rozsahem mimokořenové mycelia (Hart & Reader, 2002). Množství mycelia, které houba tvoří, může pozitivně korelovat se schopností hub poskytovat minerální živiny rostlinám, avšak naopak rozsáhlé mycelium může spotřebovávat velké množství uhlíku od rostliny a tím naopak omezovat růst rostliny (Harley, 1969). V práci Avio et al. (2006) korelovala účinnost jednotlivých AM hub pozitivně s rozvojem mimokořenového mycelia. Práce Hart & Reader (2002) ukázala, že rozsáhlejší mycelium může poskytovat rostlině víc živin než mycelium, které je podstatně menší. Zároveň však nebyl důležitý pouze rozsah mycelia, ale i poměr vnitrokořenového k mimokořenovému myceliu. Množství vnitrokořenového mycelia bylo významnější pro růstovou odezvu rostlin než celkové množství mycelia (tzn. vnitrokořenového i mimokořenového mycelia dohromady).

Odlíšný příjem fosforu mezi jednotlivými druhy AM hub byl ukázán například v práci Smith et al. (2003) a experimentu Munkvold et al. (2004) (Obr. 4). U obou těchto prací příjem fosforu konkrétním izolátem závisel na délce a dosahu mimokořenového mycelia. Munkvold et al. (2004) však navíc ukázali, že jednotlivé druhy AM hub se liší v příjmu fosforu na jednotku délky mimokořenového mycelia.

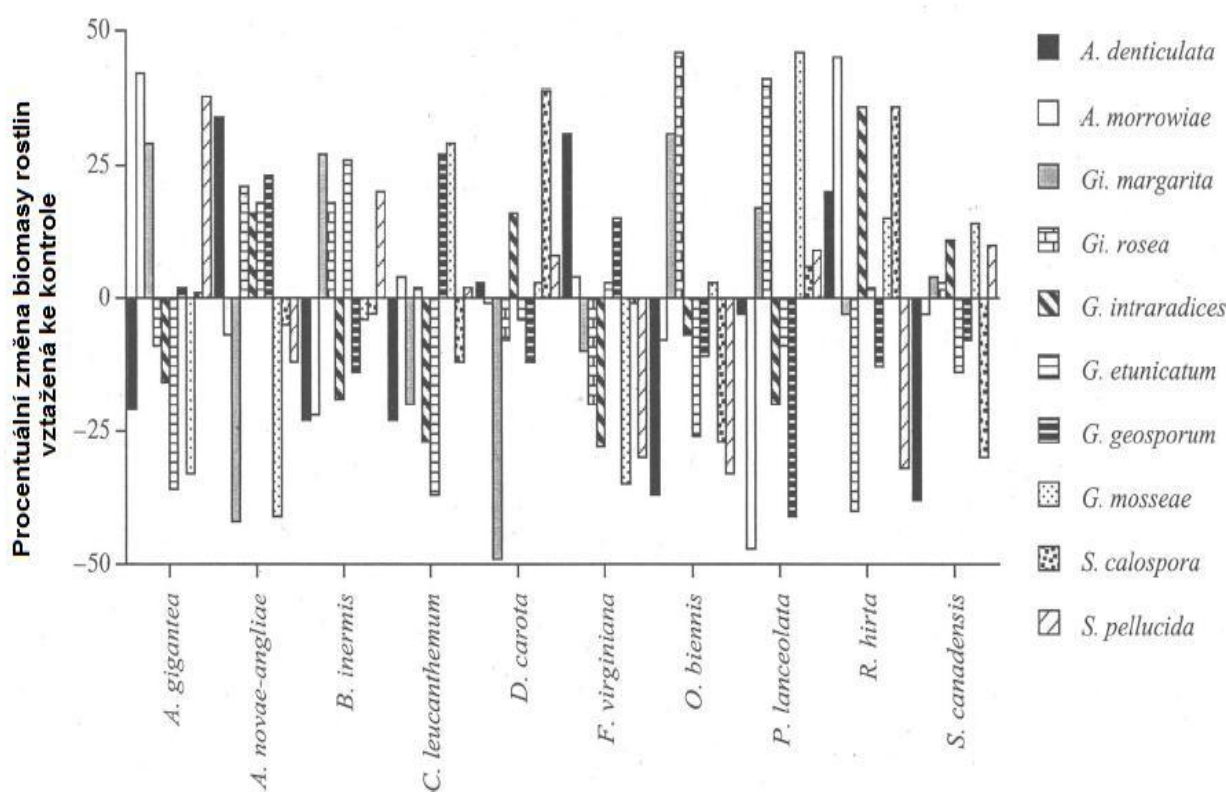


OBR. 4 PŘEVZATO A UPRAVENO Z MUNKVOLD ET AL. (2004) OBR 5
Různé izoláty několika druhů rodu *Glomus* a rozdílný příjem fosforu

Z práce Burleigh et al. (2002) je zřejmé, že růst rostlin se liší v závislosti na AM houbě, se kterou roste. Pokusné rostliny rostly nejlépe v kombinaci s houbou *Glomus mosseae*, kdežto

Gigaspora rosea způsobila růstovou odezvu nejmenší. Práce McArthur & Knowles (1993) ukázala, že lilek brambor (*Solanum tuberosum* L.) roste nejlépe v přítomnosti *G. intraradices* a nejhůře s houbou *G. dimorphicum*. Nejlepší výsledky v podpoře růstu cibule kuchyňské (*Allium cepa* L.) měl *G. deserticola*, přičemž nejhůře vycházel *G. occultum* (Ruizlozano et al., 1995).

Variabilitu růstové odezvy v závislosti na identitě AM houby a hostitele pěkně ilustruje také rozsáhlý experiment Klironomos (2003). Hostitelské rostliny se velmi lišily v růstové odpovědi v závislosti na tom, kterou houbou byly kolonizovány a opačně, vliv jednotlivých druhů AM hub byl podstatně určován hostitelskou rostlinou (Obr. 5).



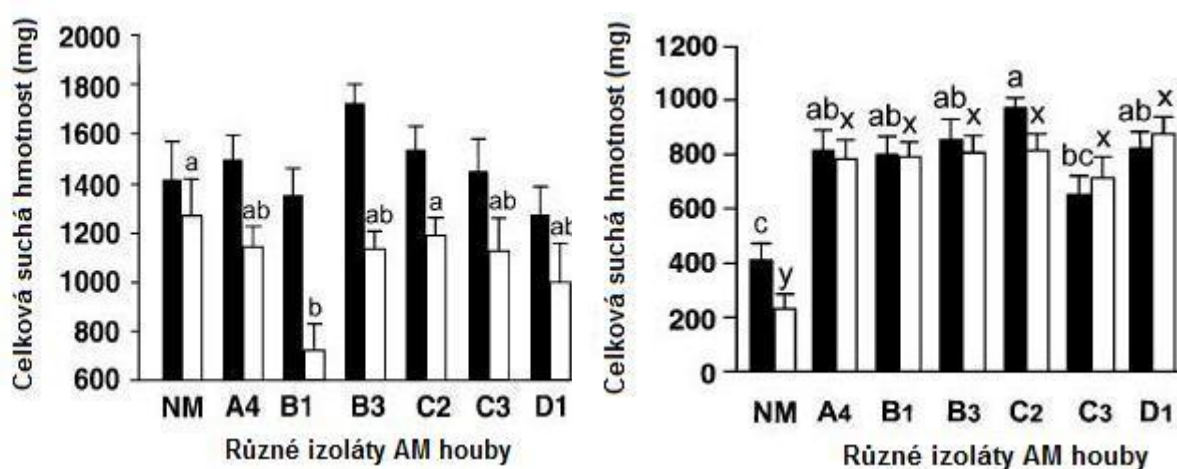
OB. 5 PŘEVZATO A UPRAVENO Z KLIRONOMOS (2003)

Vliv různých druhů AM hub na růst různých druhů rostlin. Sloupce představují růstovou odezvu (změnu biomasy rostlin vztahovanou k nemýkorhizní kontrole).

Rostliny: psineček veliký (*Agrostis gigantea*), hvězdnice novoanglická (*Aster novae-angliae*), sveřep bezbranný (*Bromus inermis*), kopretina bílá (*Chrysanthemum leucanthemum*), mrkev obecná (*Daucus carota*), jahodník viržinský (*Fragaria Virginiana*), pupalka dvouletá (*Oenothera biennis*), jitrocel kopinatý (*Plantago lanceolata*), třapatka srstnatá (*Rudbeckia hirta*), zlatobýl kanadský (*Solidago canadensis*)

AM houby: *Acaulospora denticulata*, *Acaulospora morrowiae*, *Gigaspora margarita*, *Gigaspora rosea*, *Glomus intraradices*, *Glomus etunicatum*, *Glomus geosporum*, *Glomus mosseae*, *Scutellospora calospora*, *Scutellospora pellucida*

Munkvold et al. (2004) ve své práci nenalezli významnou variabilitu v účinnosti mezi druhy AM hub, ovšem jako významnou se ukázala variabilita vnitrodruhová, tzn. mezi izoláty jednoho druhu. Podobné výsledky publikovali i Koch et al. (2006), kdy hostitelská rostlina *Prunella vulgaris* vykazovala prokazatelně menší růstovou odezvu v přítomnosti určitého izolátu *G. intraradices* než u ostatních izolátů (Obr. 6). Zároveň však při nízké půdní vlhkosti hostitelská rostlina měla vyšší vzrůst u všech zkoumaných izolátů než rostlina bez mykorhizy. Je vidět, že záleží i na podmínkách prostředí, zda se houba bude chovat paraziticky nebo bude podporovat růst rostliny (Koch et al., 2006).



OBR. 6 PŘEVZATO A UPRAVENO Z KOCH ET AL. (2006)

Růst dvou druhů rostlin inokulovaných různými izoláty AM houby *G. intraradices* za standardních podmínek (a) a za snížené půdní vlhkosti (b).

NM-kontrolní nemykorhizní rostliny; A4, B1, B3, C2, C3, D1 – rostliny inokulované jednotlivými izoláty; plné sloupce – hostitelská rostlina válečka prapořitá (*Brachypodium pinnatum*); prázdné sloupce – hostitelská rostlina černohlávek obecný (*Prunella vulgaris*)

Odlíšná symbiotická účinnost AM hub a zároveň rozdíly v závislosti a odezvě jednotlivých druhů rostlin na mykorhizu mohou vést ke specifickému vlivu AM symbiózy při určité kombinaci hostitele a symbionta.

3.3 Vliv společenstva AM hub na rostliny

Z předchozího vyplývá, že mykorhizní odpověď rostlin je závislá na identitě AM hub, důležitá je však i diverzita společenstva AM hub v půdě (Sharma et al., 2009). Může to být způsobeno tím, že při vyšší diverzitě AM hub se zvyšuje šance, že se ve společenstvu objeví účinný izolát houby (van der Heijden et al., 1998b). To odpovídá výsledkům experimentu Reynolds et al. (2006), kde byly rostliny šalvěj lyrovitá (*S. lyrata*) a jitrocel kopinatý (*P. lanceolata*) inokulovány různými druhy AM hub, přičemž rostliny rostly nejlépe při inokulaci houbou *Glomus* D1 nebo směsným inokulem, které tuto houbu obsahovalo.

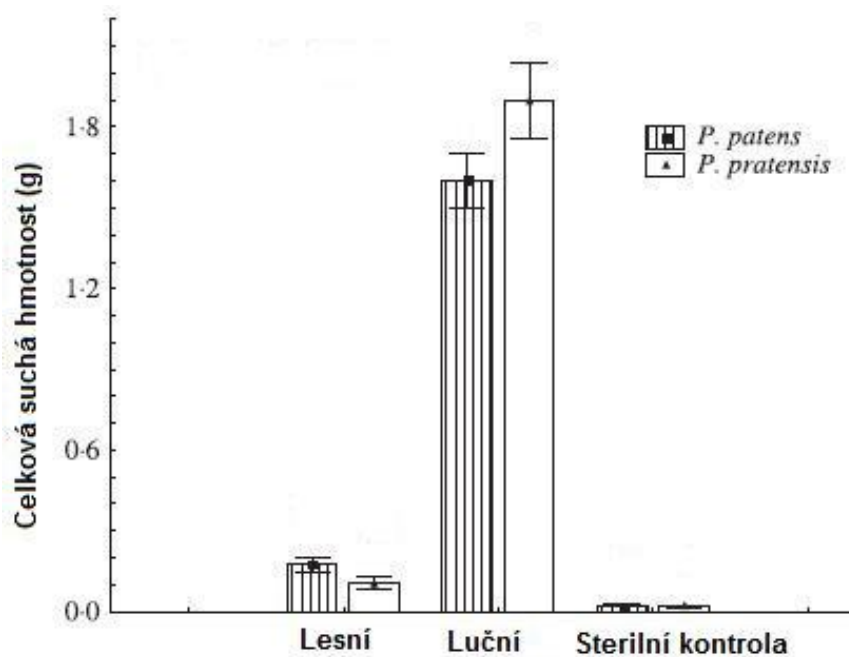
Při inokulaci kořenů *Curculigo orchioides* společenstvem AM hub mělo největší pozitivní vliv na růst rostlin inokulum druhově nejbohatší, zároveň však byl růst rostlin ovlivněn i složením inokula (tzn. přítomností konkrétních druhů AM hub) (Sharma et al., 2009). Podobné výsledky publikovali Vogelsang et al. (2006). Jejich experiment ukázal na zvyšující se rostlinou biomasu při vyšší diverzitě AM hub v kořenech rostlin. Ovšem některé druhy AM hub při samostatné inokulaci dokázaly zvýšit biomasu rostliny stejně jako směs různých druhů.

3.3.1 Lokální adaptace

Růst rostlin se může lišit v závislosti na tom, zda rostlina roste ve svém původním prostředí s původními domácími druhy AM hub nebo zda roste v nepůvodní půdě a s nepůvodními druhy AM hub. Rostliny s nepůvodním společenstvem AM hub měly menší biomasu než rostliny s původním společenstvem (Johnson et al., 2010).

Práce Moora et al. (2004) ukázala, že inokula z různého prostředí mohou mít odlišný vliv na růst rostlin. Koniklec otevřený (*Pulsatilla patens* - relativně vzácná rostlina rostoucí v boreálních lesích) a koniklec luční (*Pulsatilla pratensis* - poměrně běžná rostlina rostoucí na suchých loukách) byly inokulovány společenstvy hub pocházejícími z lesního a lučního prostředí. Koniklec otevřený rostl lépe než koniklec luční v přítomnosti inokula z lesa, zatímco v přítomnosti lučního inokula byly rozdíly mezi rostlinami opačné. Ovšem rozdíl v růstu mezi jednotlivými druhy byl daleko menší než rozdíl mezi inokuly (Obr. 7).

Je vidět, že lokální adaptace rostlin na společenstva AM hub může být důležitý faktor, který může mít značný dopad na růstovou odezvu rostlin na konkrétní společenstvo AM hub.



OBR. 7 PŘEVZATO A UPRAVENO Z MOORA ET AL. (2004)

Růst koniklece otevřeného (*P. patens*) a koniklece lučního (*P. pratensis*) bez inokulace AM houbami (sterilní kontrola) a při inokulaci společenstvem AM hub z lesního a lučního prostředí.

3.4 Faktory prostředí ovlivňující odpověď rostlin na AM symbiózu

Abiotické a biotické faktory prostředí ovlivňují odpověď rostlin na AM symbiózu a také účinnost jednotlivých AM hub.

3.4.1 Abiotické faktory

Dostupnost fosforu v půdě je důležitý faktor, který ovlivňuje účinnost AM symbiózy. Obecně se odpověď rostlin na AM symbiózu snižuje se zvyšující se koncentrací fosforu v půdě z důvodu, že při vyšší koncentraci fosforu si rostliny mohou čerpat fosfor z půdy samy a jsou při čerpání této živiny méně závislé na houbových symbiontech (Mosse, 1973). Některé experimentální práce však ukazují i na velmi různý vliv fosforu. V práci Ehinger et al. (2009) byla růstová odezva rostlin závislá na hladině fosforu, ale při velmi nízké koncentraci fosforu inokulace vždy vedla k negativní růstové odezvě hostitele ve srovnání s nemykorhizní kontrolou. Účinnost jednotlivých testovaných izolátů *Glomus*

intraradices se lišila v závislosti na hladině fosforu. Zároveň při vyšší koncentraci fosforu v půdě mohou být relativně úspěšnější druhy AM hub, které zvyšují produktivitu společenstva rostlin, nižší koncentrace fosforu může vést naopak k relativně vyšší úspěšnosti hub produktivitu společenstva snižující (Vogelsang et al., 2006). I konkrétní zdroj fosforu může být důležitý a může vést AM houbu od mutualismu až k parazitismu (Reynolds et al., 2006). Odlišný vliv fosforu na mykorhizní odpověď rostlin může být způsoben i přítomností konkrétních druhů AM hub (Schubert & Hayman, 1986).

Dalším důležitým faktorem je půdní pH. V jiném rozsahu pH jsou rozdílně funkční odlišné druhy AM hub (Hayman & Tavares, 1985). Současně i struktura půdy, ve které rostou příslušné rostliny, může ovlivňovat účinnost AM hub (Nadian et al., 1997).

Také klimatické podmínky, ze kterých pocházejí izoláty AM hub, mohou mít vliv na jejich účinnost v kombinaci s konkrétními rostlinami. Izoláty vyskytující se při teplotě, která je blízká jejich geografickému rozšíření mohou být více účinné než izoláty, u kterých se teplota liší od původního rozšíření (Antunes et al., 2011). Podobně i půdní vlhkost měla vliv na účinnost izolátu rodu *Glomus* viz obr. 6, podkapitola 3.2 (Koch et al. 2006).

3.4.2 Biotické faktory

Účinnost AM hub a tím i růst mykorhizních rostlin ovlivňují také biotické faktory. Mohou to být např. bakterie (Vivas et al., 2006) a členovci (Warnock et al., 1982; Klironomos & Kendrick, 1995). I sousední rostliny mohou mít velký vliv, např. růstová odezva semenáčků na mykorhizu může být menší v případě susedství s dospělou rostlinou než při samostatném růstu (Kytoviita et al., 2003). Obecně platí, že růstová odezva jednotlivých rostlin na mykorhizu je menší při vyšší hustotě rostlin (Allsopp & Stock, 1992; Facelli et al., 1999).

4. Důsledky specifity na úrovni společenstev

AM houby jsou se svými hostitelskými rostlinami propojeny strukturami, které tvoří v kořenech, a na kterých dochází k výměně látek mezi partnery. AM houba získává od svého hostitele uhlík a rostlina od AM houby živiny. Zároveň jsou jednotlivé rostliny navzájem propojeny skrze myceliální síť AM hub (Newman, 1988). Myceliální síť může propojovat dva i více kořenových systémů různých nebo stejných druhů rostlin (shrnutí v Simard & Durall, 2004). Uvažovalo se, že touto myceliální sítí AM hub může docházet k přenosu uhlíku od jedné rostliny ke druhé, nejnovější práce však tuto hypotézu spíše vyvracejí (Pfeffer et al., 2004; Voets et al., 2008). Avšak přenos živin mezi rostlinami je možný. Transfer dusíku (Martins & Cruz, 1998) a fosforu (Malcová et al., 1999) byl prokázán v laboratorních i terénních (Walter et al., 1996) podmínkách.

Zároveň AM houby mohou ovlivnit distribuci živin mezi různé druhy rostlin a tím ovlivnit kompetici rostlin (Scheublin et al., 2007). AM houby jsou tedy schopny měnit kompetiční vztahy mezi jednotlivými druhy rostlinného společenstva (West, 1996).

4.1 Koexistence rostlin

Koexistence je definována jako schopnost dvou různých druhů přežít na stejné lokalitě, aniž by došlo k eliminaci jednoho druhu (Begon, 1999). Na otázku čím je koexistence způsobena, existuje mnoho různých odpovědí. U rostlin může docházet k interakci a ke vzniku kompetiční rovnováhy nebo naopak k omezení vzájemné interakce. Rostliny se mohou lišit ve schopnosti využití živin, mohou mít jinak hluboký kořenový systém atd. Z velké části je koexistence ovlivněna i patogeny a herbivory, kteří mohou snižovat fitness dominantního druhu (Aarssen, 1983).

Zdá se, že velký podíl na koexistenci rostlin mohou mít i AM houby (shrnutí v Hart et al., 2003). Podobné závěry vyvozuje i práce van der Heijden et al. (2003). Dvě rostliny z jedné lokality, černohlávek obecný (*Prunella vulgaris*) a dominantní válečka prapořitá (*Brachypodium pinnatum*), byly inokulovány AM houbami a sdílely společné mycelium. Jejich koexistence byla závislá na identitě inokulované houby. Při inokulaci různými izoláty rodu *Glomus* se podíl biomasy černohlávku obecného zvýšil na 39% až 53%. Hart et al. (2003) vyslovili hypotézu, že pokud jsou více mykorrhizně závislé nedominantní rostliny kolonizovány AM houbami, AM houby mohou zvýšit jejich schopnost kompetovat

s dominantními rostlinami a tím vzniká koexistence. Naopak, když AM houby kolonizují velmi mykorhizně závislé dominantní rostliny, ke koexistenci nemusí dojít a nedominantní rostliny mohou být vyloučeny.

4.1.1 Pozitivní zpětná vazba

Jako pozitivní zpětnou vazbu označuje Bever (1999) ve své teoretické práci situaci, kdy hostitel získává větší prospěch z určitého symbionta než ze symbionta jiného, a zároveň má tento symbiont větší prospěch z tohoto hostitele než symbiont jiný.

Pokud je tímto hostitelem rostlina ve společenstvu dominantní, může docházet k vyloučení nedominantních rostlin a tím se snižuje diverzita společenstva, i když celková produktivita společenstva stoupá. Tomuto modelu odpovídají výsledky práce Vogelsang et al. (2006), kdy byl při vyšší koncentraci fosforu v půdě růst dominantní rostliny prosa prutnatého (*Panicum virgatum*) podpořen AM houbami, které zároveň zvyšovaly produktivitu společenstva.

Pozitivní zpětná vazba se může také projevit v přítomnosti invazní rostliny. Invazní rostlina může měnit složení AM hub v kořenech rostlin ve prospěch hub, které jí přináší větší prospěch než původním rostlinám, a tak potlačit růst původních rostlin (Zhang et al., 2010). Specifické vztahy mezi partnery v arbuskulární mykorhize tak mohou být jedním z mechanismů rostlinných invazí. Zdá se, že právě přítomnost určitých AM hub může hrát roli při podpoře invazních rostlin (Stampe & Daehler, 2003)

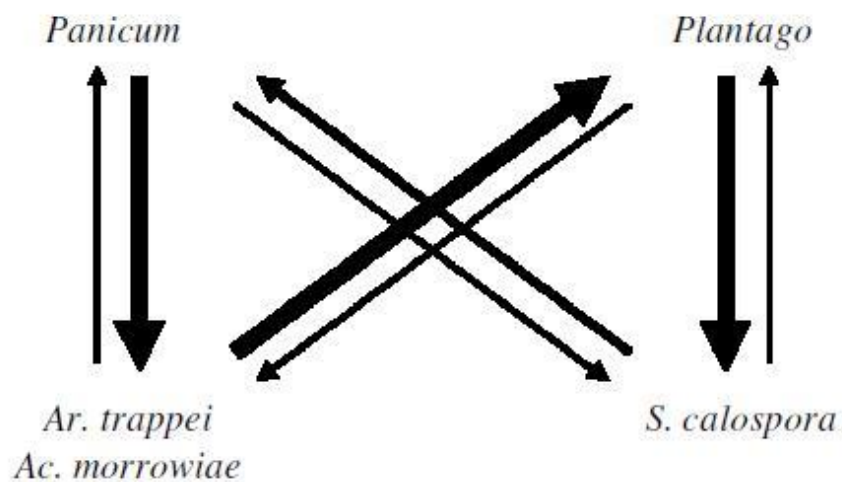
4.1.2 Negativní zpětná vazba

Kromě pozitivní zpětné vazby koncept Bever et al. (1999) zahrnuje i negativní zpětnou vazbu mezi hostitelskými rostlinami a AM houbami, jejímž důsledkem je relativní pokles růstu nejvíce hojného rostlinného druhu.

Negativní zpětná vazba spočívá v asymetrickém prospěchu ze symbiózy mezi hostiteli a mykorhizními houbami. Růst určité rostliny je nejvíce podporován houbou či houbami, které mají z této rostliny menší prospěch než z jiných rostlin. Naopak, houby, které mají z této rostliny větší prospěch, podporují více růst jiných rostlin (Bever et al., 1997).

Tuto negativní zpětnou vazbu zaznamenal ve své experimentální práci Bever (2002). Výsledky jsou graficky znázorněné na obr. 8. AM houba *Scutellospora calospora* měla největší prospěch, měřeno množstvím spor v kořenech, z hostitele jitrocele kopinatého

(*Plantago lanceolata*), jehož růst však byl více než touto houbou podporován jinými AM houbami (*Acaulospora morrowiae*, *Archeospora trappei*). Naopak tyto dvě houby měly větší prospěch z druhé studované rostliny (*Panicum sphaerocarpum*). Tento jev by mohl přispět ke koexistenci rostlin. V přítomnosti prosa (*Pa. sphaerocarpum*) by tedy mohlo stoupat relativní množství *Ar. trappei* a *Ac. morrowiae* ve společenstvu hub a tím by se mohlo zvyšovat zastoupení jitrocele (*P. lanceolata*). Avšak při vzestupu jitrocele by mohlo vzrůst množství *S. calospora*, která by mohla snížit relativní růst jitrocele a tím zvýšit zastoupení prosa ve společenstvu rostlin.



OBR. 8 PŘEVZATO Z BEVER (2002)

Výsledky experimentu zaměřeného na porovnání symbiotických interakcí dvou druhů rostlin a tří druhů hub. Šipky naznačují směr prospěchu ze symbiózy, síla šipek naznačuje velikost prospěchu.

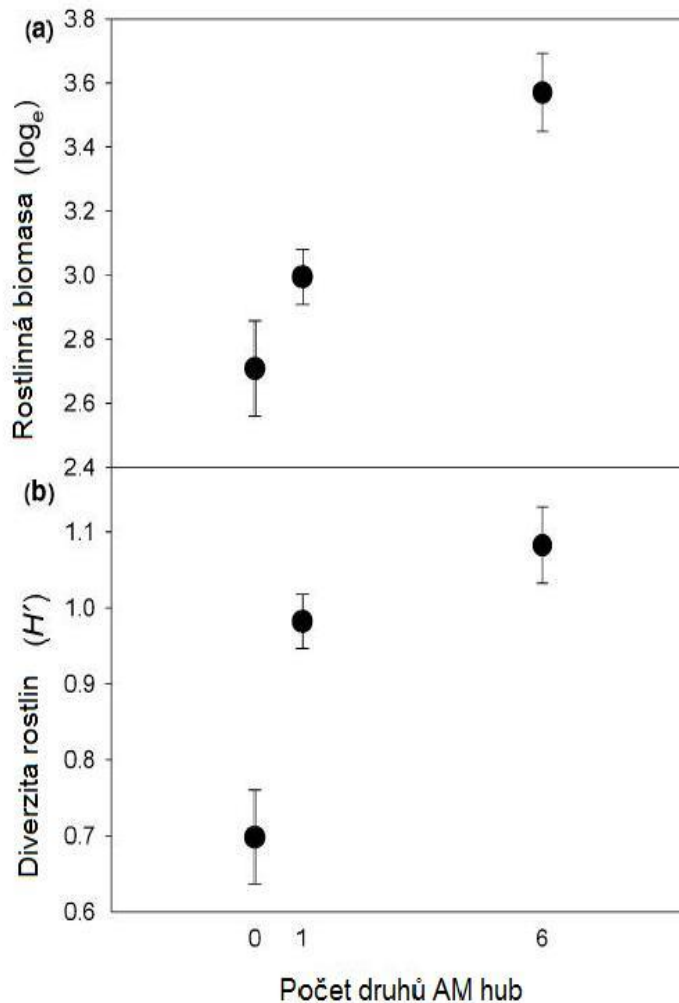
Podobné výsledky pozorovali ve své práci i Castelli & Casper (2003).

Negativní zpětná vazba tedy může přispívat ke koexistenci a ke zvýšení druhové diverzity společenstva rostlin (Bever, 1999).

4.2 Diverzita AM hub versus diverzita rostlinného společenstva

Druhová rozmanitost AM hub může hrát velkou roli pro diverzitu společenstva rostlin. Práce van der Heijden et al. (1998b) ukázala, že nízká diverzita AM hub může snížit diverzitu a produktivitu rostlinného společenstva a naopak vysoká diverzita AM hub diverzitu

a produktivitu rostlin zvyšuje. V práci Vogelsang et al. (2006) však vzrůstající diverzita AM hub sice zvýšila produktivitu rostlinného společenstva, ale druhová rozmanitost rostlinného společenstva byla ovlivněna jen minimálně (Obr. 9). Z této práce rovněž vyplynulo, že diverzita rostlin je spíše ovlivněna přítomností konkrétních AM hub než diverzitou společenstva AM hub.



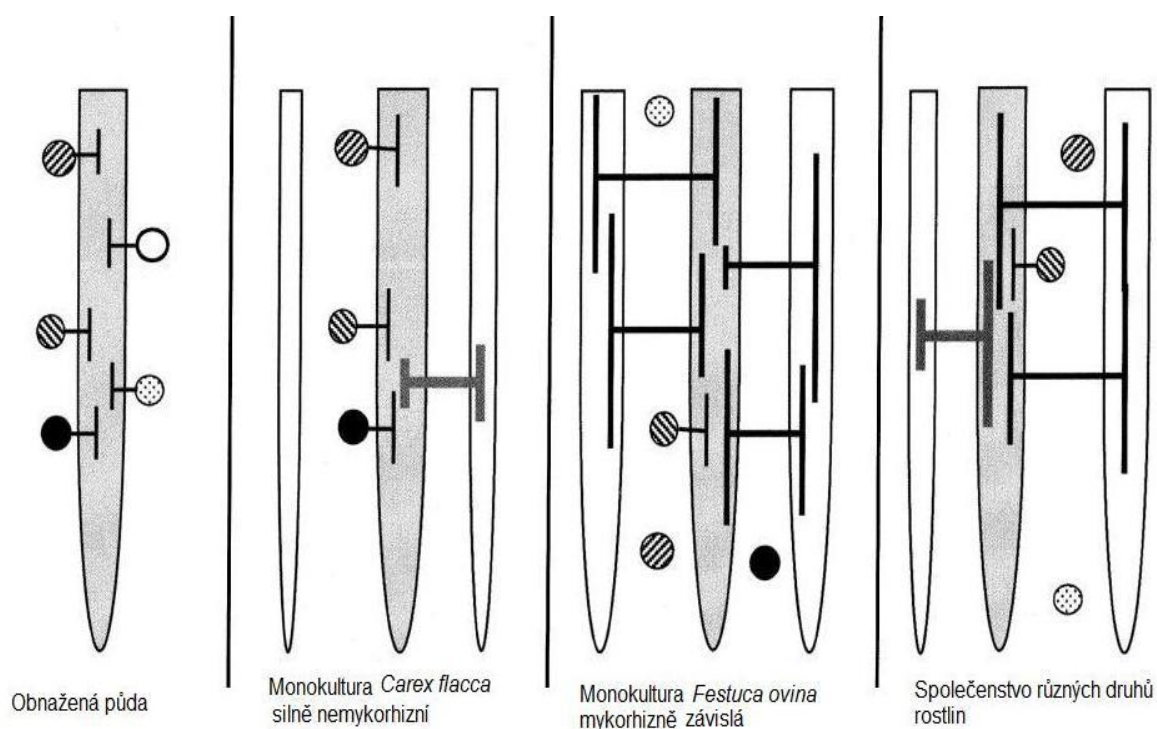
(a) Zvyšující se diverzita AM hub zvyšuje produktivitu rostlinného společenstva.

(b) Zvyšující se diverzita AM hub jen minimálně ovlivňuje diverzitu rostlinného společenstva.

OBR. 9 PŘEVZATO A UPRAVENO Z VOGELANG ET AL. (2006)

Taktéž i diverzita AM hub může záviset na diverzitě rostlinného společenstva. Se vzrůstající diverzitou rostlinného společenstva může vzrůstat počet druhů AM hub (Burrows & Pflieger, 2002). Dalo by se tedy očekávat, že největší diverzita AM hub bude u nejrozmanitějšího společenstva rostlin, kde se v důsledku specifických vztahů mezi AM houbami a jejich rostlinnými hostiteli uplatní nejvíce druhů AM hub. Pozorování Johnson et al. (2004) však ukazuje, že to zdaleka platit nemusí. Tato práce popsala největší

diverzitu AM hub v prostředí s obnaženou půdou, chudým společenstvem rostlin a bez sítě mimokořenového mycelia v půdě. Autoři tento výsledek přisuzují kompetitivnímu uvolnění AM hub. Spory v půdě vyklíčily najednou, takže se v rostlinném hostiteli, který zde byl pokusně vysazen, objevila vyšší diverzita AM hub ve srovnání s prostředím s druhově bohatým společenstvem rostlin a myceliální sítí v půdě, kde docházelo ke kompetici mezi AM houbami (Obr. 10). Přesto byla i v této práci diverzita AM hub větší ve společenstvu různých druhů rostlin než v monokultuře kostřavy ovčí (*Festuca ovina*).



OBR. 10 PŘEVZATO A UPRAVENO Z JOHNSON ET AL. (2004)

Diverzita AMF v závislosti na vegetaci

Odlišně označená kolečka znázorňují klíčící spory různých druhů AM hub. Čáry mezi kořeny znázorňují propojení kořenů myceliální sítí. Vybarvený kořen naznačuje rostlinného hostitele, který byl experimentálně vysazen a u kterého byla studována diverzita AM hub v kořenech.

5. Závěr

Výsledky již publikovaných prací se často značně liší v závislosti na tom, jak byl daný experiment konstruován a zda se jednalo o pokus ve skleníkových či terénních podmínkách. Díky tomu je při studiu problematiky specifických vztahů mezi partnery v arbuskulární mykorrhize obtížné dojít k jednoznačným závěrům. Ve skleníkových experimentech při interakci jedné AM houby s rostlinou téměř vždy dochází k vytvoření symbiózy, a tudíž se zdá, že vztah mezi AM houbou a rostlinou je nespecifický. Přesto je zřejmé, že určitá specifita se mezi partnery v AM symbióze projevuje. Rostliny mohou mít ve svých kořenech odlišná společenstva AM hub, zároveň i AM houby se mohou lišit ve schopnosti kolonizace a sporulace. Je patrné, že rostliny mají odlišnou mykorrhizní závislost, tudíž i odpověď rostlin na mykorrhizu není stejná, přičemž mykorrhizní odpověď se může měnit i v souvislosti s diverzitou společenstva AM hub v kořenech. Také AM houby se liší v symbiotické účinnosti. Rozdíly jsou patrné nejen mezi jednotlivými druhy, ale také mezi izoláty stejného druhu. Neméně důležitý je i předpoklad, že díky určité míře specifity vztahu mezi partnery může AM symbióza přispívat ke koexistenci rostlin ve společenstvu.

Nelze však obecně shrnout jednotlivé poznatky, jelikož systém hostitelské rostliny, houbového symbionta a půdního prostředí, včetně všech abiotických a biotických interakcí, je velmi komplexní. Nicméně studium této problematiky může významně přispět k porozumění diverzitě rostlinných společenstev a k utvoření si celkového pohledu na význam AM symbiomy pro růst rostlin.

Na toto téma se částečně pokusím navázat v mé budoucí diplomové práci, která se týká významu AM symbiomy pro obnovu rostlinného společenstva na opuštěných polích v Českém středohoří. Toho bych chtěla docílit za pomoci poznatků z této oblasti a propojit tak teoretické znalosti s praktickým využitím. Diplomová práce je koncipovaná jako skleníkový experiment s několika druhy rostlin, které jsou pěstovány v půdě z úhoru nebo přilehlé přírodní lokality suchého trávníku. Rostliny jsou inokulovány buď společenstvem AM hub z úhoru, anebo suchého trávníku. Sledovat se budou nejen růstové parametry jednotlivých rostlin, ale budou se určovat i společenstva AM hub v kořenech pomocí molekulárně biologických metod. Experiment by měl potvrdit nebo vyvrátit hypotézu, že neschopnost některých rostlin suchých trávníků přežít na opuštěných polích je způsobena změnami ve společenstvu AM hub v důsledku předchozího hospodaření.

6. Seznam literatury

* sekundární citace

- Aarssen L. W. 1983.** Ecological combining ability and competitive combining ability in plants - toward a general evolutionary-theory of coexistence in systems of competition. *American Naturalist* 122: 707-731.
- Abbott L. K., Robson A. D. 1985.** Formation of external hyphae in soil by 4 species of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 99: 245-255.
- Aldrich-Wolfe L. 2007.** Distinct mycorrhizal communities on new and established hosts in a transitional tropical plant community. *Ecology* 88: 559-566.
- Alkan N., Gadkar, V. Yarden, O. Kapulnik, Y. 2006.** Analysis of quantitative interactions between two species of arbuscular mycorrhizal fungi, *Glomus mosseae* and *G. intraradices*, by real-time PCR. *Applied and Environmental Microbiology* 72: 4192-4199.
- Allen E. B.: Allen M. F. 1986.** Water relations of xeric grasses in the field - interactions of mycorrhizas and competition. *New Phytologist* 104:559-571.
- Allsopp N.: Stock W. D. 1992.** Density dependent interactions between va mycorrhizal fungi and even-aged seedlings of 2 perennial Fabaceae species. *Oecologia* 91: 281-287
- Andrade G., Linderman R. G., Bethlenfalvay G. J. 1998.** Bacterial associations with the mycorrhizosphere and hyphosphere of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. *Plant and Soil* 202: 79-87.
- Antunes P. M., Koch A. M., Morton J. B., Rillig M. C., Klironomos J. N. 2011.** Evidence for functional divergence in arbuscular mycorrhizal fungi from contrasting climatic origins. *New Phytologist* 189: 507-514.
- Avio L., Pellegrino E., Bonari E., Giovannetti M. 2006.** Functional diversity of arbuscular mycorrhizal fungal isolates in relation to extraradical mycelial networks. *New Phytologist* 172: 347-357.
- Baon J. B., Smith S. E., Alston A. M. 1993.** Mycorrhizal responses of Barley cultivars differing in P-efficiency. *Plant and soil* 157: 97-105.
- Begon M., Harper J. L., Townsend C.R. 1996.** *Ecology: Individuals, Populations and Communities.* 3rd edn. Wiley-Blackwell. Oxford. 1068 pp.
- Bever J. D. 1999.** Dynamics within mutualism and the maintenance of diversity: inference from a model of interguild frequency dependence. *Ecology Letters* 2: 52-62.
- Bever J. D. 2002.** Negative feedback within a mutualism: host-specific growth of mycorrhizal fungi reduces plant benefit. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 269: 2595-2601.
- Bever J. D., Morton J. B., Antonovics J., Schultz P. A. 1996.** Host-dependent sporulation and species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a mown grassland. *Journal of Ecology* 84: 71-82.
- Bever J. D., Westover K. M., Antonovics J. 1997.** Incorporating the soil community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach. *Journal of Ecology* 85: 561-573.

- Boddington C. L., Dodd J. C. 1998.** A comparison of the development and metabolic activity of mycorrhizas formed by arbuscular mycorrhizal fungi from different genera on two tropical forage legumes. *Mycorrhiza* 8: 149-157.
- Boddington C. L., Dodd J. C. 2000a.** The effect of agricultural practices on the development of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi. I. Field studies in an Indonesian ultisol. *Plant and Soil* 218: 137-144.
- Boddington C. L., Dodd J. C. 2000b.** The effect of agricultural practices on the development of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi. II. Studies in experimental microcosms. *Plant and Soil* 218: 145-157.
- Brundrett M. 1991.** Mycorrhizas in natural ecosystems. *Advances in Ecological Research* 21: 171-313.
- Burleigh S. H., Cavagnaro T., Jakobsen I. 2002.** Functional diversity of arbuscular mycorrhizas extends to the expression of plant genes involved in P nutrition. *J Exp Bot.* 53: 1593-601.
- Burrows R. L., Pflieger, F. L. 2002.** Arbuscular mycorrhizal fungi respond to increasing plant diversity. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* 80: 120-130.
- Callaway R. M., Aschehoug E. T. 2000.** Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science* 290: 2075-2075.
- Castelli J. P., Casper B. B. 2003.** Intraspecific AM fungal variation contributes to plant-fungal feedback in a serpentine grassland. *Ecology* 84: 323-336.
- Del Val C., Barea J. M., Azon-Aguilar C. 1999.** Diversity of arbuscular mycorrhizal fungus populations in heavy-metal-contaminated soils. *Applied and Environmental Microbiology* 65: 718-723.
- DeMars B. G., Boerner R. E. J. 1996.** Vesicular arbuscular mycorrhizal development in the Brassicaceae in relation to plant life span. *Flora* 191: 179-189.
- Douds D. D., Galvez L., Becard G., Kapulnik Y. 1998.** Regulation of arbuscular mycorrhizal development by plant host and fungus species in alfalfa. *New Phytologist* 138: 27-35.
- Ehinger M., Koch A. M., Sanders I. R. 2009.** Changes in arbuscular mycorrhizal fungal phenotypes and genotypes in response to plant species identity and phosphorus concentration. *New Phytologist* 184: 412-423.
- Eom A. H., Hartnett D. C., Wilson G. W. T. 2000.** Host plant species effects on arbuscular mycorrhizal fungal communities in tallgrass prairie. *Oecologia* 122: 435-444.
- Facelli E., Facelli J. M., Smith S. E., McLaughlin M. J. 1999.** Interactive effects of arbuscular mycorrhizal symbiosis, intraspecific competition and resource availability on *Trifolium subterraneum* cv. Mt. Barker. *New Phytologist* 141: 535-547.
- Gange A., 2000.** Arbuscular mycorrhizal fungi, Collembola and plant growth. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 369-372.
- *Harley J. L., 1969.** *The Biology of Mycorrhiza*. 2nd edn., Leonardhill, London, 334pp.
- Hart M. M., Reader R. J. 2002.** Host plant benefit from association with arbuscular mycorrhizal fungi: variation due to differences in size of mycelium. *Biology and Fertility of Soils* 36: 357-366.

- Hart M. M., Reader R. J., Klironomos J. N. 2003.** Plant coexistence mediated by arbuscular mycorrhizal fungi. *Trends in Ecology & Evolution* 18: 418-423.
- Hausmann N. T., Hawkes C. V. 2009.** Plant neighborhood control of arbuscular mycorrhizal community composition. *New Phytologist* 183: 1188-1200.
- Hayman D. S., Tavares M. 1985.** Plant-growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza .15. Influence of soil-pH on the symbiotic efficiency of different endophytes. *New Phytologist* 100: 367-377.
- Helgason T., Merryweather J. W., Denison J., Wilson P., Young J. P. W., Fitter A. H. 2002.** Selectivity and functional diversity in arbuscular mycorrhizas of co-occurring fungi and plants from a temperate deciduous woodland. *Journal of Ecology* 90: 371-384.
- Helgason T., Merryweather J. W., Young J. P. W., Fitter A. H. 2007.** Specificity and resilience in the arbuscular mycorrhizal fungi of a natural woodland community. *Journal of Ecology* 95: 623-630.
- Hetrick B. A. D., Bloom J. 1986.** The influence of host plant on production and colonization ability of vesicular-arbuscular mycorrhizal spores. *Mycologia* 78: 32-36.
- 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: 394-407.
- Hung L. L. L., Sylvia D. M. 1988.** Production of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus inoculum in aeroponic culture. *Applied and environmental microbiology* 54: 353-357.
- Janos D. P. 1980.** Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica* 12: 56-64.
- Janos D. P. 2007.** Plant responsiveness to mycorrhizas differs from dependence upon mycorrhizas. *Mycorrhiza* 17: 75-91.
- Johnson D., Vandenkoornhuysen 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: 503-515.
- Johnson N. C. 1993.** Can fertilization of soil select less mutualistic mycorrhizae. *Ecological Applications* 3: 749-757
- Johnson N. C., Graham J. H., Smith F. A. 1997.** Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytologist* 135: 575-586.
- Johnson N. C., Pfleger F. L. 1992.** Vesicular-arbuscular mycorrhizae and cultural stresses. In: *Mycorrhizae in Sustainable Agriculture* (G. J. Bethlenfalvay, R. G. Linderman, Eds). American Society of Agronomy 54: pp. 71-99.
- Johnson N. C., Wilson G. W. T., Bowker M. A., Wilson J. A., Miller R. M. 2010.** Resource limitation is a driver of local adaptation in mycorrhizal symbioses. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107: 2093-2098.
- Klironomos J. N. 2003.** Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecology* 84: 2292-2301.
- Klironomos J. N., Kendrick W. B. 1995.** Stimulative effects of arthropods on endomycorrhizas of sugar maple in the presence of decaying litter. *Functional Ecology* 9: 528-536.

- Koch A. M., Croll D., Sanders I. R. 2006.** Genetic variability in a population of arbuscular mycorrhizal fungi causes variation in plant growth. *Ecology Letters* 9: 103-110.
- Kytoviita M. M., Vestberg M., Tuom J. 2003.** A test of mutual aid in common mycorrhizal networks: Established vegetation negates benefit in seedlings. *Ecology* 84: 898-906.
- Malcová R., Vosátka M., Albrechtová J. 1999.** Influence of arbuscular mycorrhizal fungi and simulated acid rain on the growth and coexistence of the grasses *Calamagrostis villosa* and *Deschampsia flexuosa*. *Plant and Soil* 207: 45-57.
- Martins M. A., Cruz A. F. 1998.** The role of the external mycelial network of arbuscular mycorrhizal fungi: III. A study of nitrogen transfer between plants interconnected by a common mycelium. *Revista De Microbiologia* 29: 289-294.
- Mcarthur D. A. J., Knowles N. R. 1993.** Influence of species of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and phosphorus-nutrition on growth, development, and mineral-nutrition of potato (*Solanum tuberosum* L). *Plant Physiology* 102: 771-782.
- Mohammad M. J., Hamad S. R., Malkawi H. I. 2003.** Population of arbuscular mycorrhizal fungi in semi-arid environment of Jordan as influenced by biotic and abiotic factors. *Journal of Arid Environments* 53: 409-417.
- Moora M., Öpik M., Sen R., Zobel M. 2004.** Native arbuscular mycorrhizal fungal communities differentially influence the seedling performance of rare and common *Pulsatilla* species. *Functional Ecology* 18: 554-562.
- Mosse B. 1973.** Plant-growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. IV. In soil given additional phosphate. *New Phytologist* 72: 127-136.
- Mummey D. L., Rillig M. C., Holben W. E. 2005.** Neighboring plant influences on arbuscular mycorrhizal fungal community composition as assessed by T-RFLP analysis. *Plant and Soil* 271: 83-90.
- Munkvold L., Kjoller R., Vestberg M., Rosendahl S., Jakobsen I. 2004.** High functional diversity within species of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 164: 357-364.
- Nadian H., Smith S. E., Alston A. M., Murray R. S. 1997.** Effects of soil compaction on plant growth, phosphorus uptake and morphological characteristics of vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization of *Trifolium subterraneum*. *New Phytologist* 135: 303-311.
- Newman E. I. 1998.** Mycorrhizal links between plants - their functioning and ecological significance. *Advances in Ecological Research* 18: 243-270.
- Oliveira R. S., Castro P. M. L., Dodd J. C., Vosátka, M. 2006.** Different native arbuscular mycorrhizal fungi influence the coexistence of two plant species in a highly alkaline anthropogenic sediment. *Plant and Soil* 287: 209-221.
- Öpik M., Metsis M., Daniell T. J., Zobel M., Moora M. 2009.** Large-scale parallel 454 sequencing reveals host ecological group specificity of arbuscular mycorrhizal fungi in a boreonemoral forest. *New Phytologist* 184: 424-437.
- Öpik M., Vanatoa A., Vanatoa E., Moora M., Davison J., Kalwij J. M., Reier U., Zobel M. 2010.** The online database MaarjAM reveals global and ecosystemic distribution patterns in arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *New Phytologist* 188: 223-241.
- Pawlowska T. E., Blaszkowski J., Ruhling A. 1996.** The mycorrhizal status of plants colonizing a calamine spoil mound in southern Poland. *Mycorrhiza* 6: 499-505.

- Pfeffer P. E., Douds D. D., Bucking H., Schwartz D. P. Shachar-Hill, Y. 2004.** The fungus does not transfer carbon to or between roots in an arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist* 163: 617-627.
- Pivato B., Mazurier S., Lemanceau P., Siblot S., Berta G., Mougel C., van Tuinen D. 2007.** *Medicago* species affect the community composition of arbuscular mycorrhizal fungi associated with roots. *New Phytologist* 176: 197-210.
- Puschel D., Rydlová J., Vosátka M. 2007.** The development of arbuscular mycorrhiza in two simulated stages of spoil-bank succession. *Applied Soil Ecology* 35: 363-369.
- Reynolds H. L., Vogelsang K. M., Hartley A. E., Bever J. D., Schultz P. A. 2006.** Variable responses of old-field perennials to arbuscular mycorrhizal fungi and phosphorus source. *Oecologia* 147: 348-358.
- Ruizlozano J. M., Azcon R., Gomez M. 1995.** Effects of arbuscular-mycorrhizal *Glomus* species on drought tolerance - physiological and nutritional plant-responses. *Applied and Environmental Microbiology* 61: 456-460.
- Seres A., Bakonyi G., Posta K. 2007.** Collembola (Insecta) disperse the arbuscular mycorrhizal fungi in the soil: Pot experiment. *Polish Journal of Ecology* 55: 395-399.
- Sharma D., Kapoor R., Bhatnagar A. K.. 2009.** Differential growth response of *Curculigo orchioides* to native arbuscular mycorrhizal fungal (AMF) communities varying in number and fungal components. *European Journal of Soil Biology* 45: 328-333.
- Scheublin T. R., Van Logtestijn R. S. P., Van der Heijden M. G. A. 2007.** Presence and identity of arbuscular mycorrhizal fungi influence competitive interactions between plant species. *Journal of Ecology* 95: 631-638.
- Schubert A., Hayman D. S. 1986.** Plant-growth responses to vesicular arbuscular mycorrhiza .16. Effectiveness of different endophytes at different levels of soil phosphate. *New Phytologist* 103: 79-90.
- Simard S. W., Durall D. M. 2004.** Mycorrhizal networks: a review of their extent, function, and importance. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* 82: 1140-1165.
- Smith S. E., Read D. J. 1997.** *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic press, London, 605 pp.
- Smith S. E., Smith F. A., Jakobsen I. 2003.** Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plants irrespective of growth responses. *Plant Physiology* 133: 16-20.
- Stampe E. D., Daehler C. C. 2003.** Mycorrhizal species identity affects plant community structure and invasion: a microcosm study. *Oikos* 100: 362-372.
- Stukenbrock E. H., Rosendahl S. 2005.** Distribution of dominant arbuscular mycorrhizal fungi among five plant species in undisturbed vegetation of a coastal grassland. *Mycorrhiza* 15: 497-503.
- Sýkorová Z., Wiemken A., Redecker D. 2007.** Cooccurring *Gentiana verna* and *Gentiana acaulis* and their neighboring plants in two swiss upper montane meadows harbor distinct arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Applied and Environmental Microbiology* 73: 5426-5434.
- van der Heijden M. G. A. 2002.** Arbuscular mycorrhizal fungi as a determinant of plant diversity: in search of underlying mechanisms and general principles. In: *Mycorrhizal Ecology* (van der Heijden, M.G.A. and Sanders, I.R., eds). Springer-Verlag, pp. 243-265.

- van der Heijden M. G. A., Boller T., Wiemken A., Sanders I. R. 1998a.** Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecology* 79: 2082-2091.
- van der Heijden M. G. A., Klironomos J. N., Ursic M., Moutoglis P., Streitwolf-Engel R., Boller T., Wiemken A., Sanders I. R. 1998b.** Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396: 69-72.
- van der Heijden M. G. A., Wiemken A., Sanders I. R. 2003.** Different arbuscular mycorrhizal fungi alter coexistence and resource distribution between co-occurring plant. *New Phytologist* 157: 569-578.
- Vandenkoornhuyse P., Husband R., Daniell T. J., Watson I. J., Duck J. M., Fitter A. H., Young J. P. W. 2002.** Arbuscular mycorrhizal community composition associated with two plant species in a grassland ecosystem. *Molecular Ecology* 11: 1555-1564.
- Vandenkoornhuyse P., Ridgway K. P., Watson I. J., Fitter A. H., Young J. P. 2003.** Co-existing grass species have distinctive arbuscular mycorrhizal communities. *Mol Ecol.* 12: 3085-95.
- Verbruggen E., Kiers E. T. 2010.** Evolutionary ecology of mycorrhizal functional diversity in agricultural systems. *Evolutionary Applications* 3: 547-560.
- Vivas A., Biro B., Ruiz-Lozano J. M., Barea J. M., Azcon R. 2006.** Two bacterial strains isolated from a Zn-polluted soil enhance plant growth and mycorrhizal efficiency under Zn-toxicity. *Chemosphere* 62: 1523-1533.
- Voets L., Goubau I., Olsson P. A., Merckx, R. Declerck, S. 2008.** Absence of carbon transfer between *Medicago truncatula* plants linked by a mycorrhizal network, demonstrated in an experimental microcosm. *Fems Microbiology Ecology* 65: 350-360.
- Vogelsang K. M., Reynolds H. L., Bever J. D. 2006.** Mycorrhizal fungal identity and richness determine the diversity and productivity of a tallgrass prairie system. *New Phytologist* 172: 554-562.
- Walter L. E. F., Hartnett D. C., Hetrick B. A. D., Schwab A. P. 1996.** Interspecific nutrient transfer in a tallgrass prairie plant community. *American Journal of Botany* 83: 180-184.
- Warnock A. J., Fitter A. H., Usher M. B. 1982.** The influence of a springtail *Folsomia candida* (Insecta, Collembola) on the mycorrhizal association of leek *Allium porrum* and the vesicular-arbuscular mycorrhizal endophyte *Glomus fasciculatus*. *New Phytologist* 90: 285-292.
- West H. M., 1996.** Influence of arbuscular mycorrhizal infection on competition between *Holcus lanatus* and *Dactylis glomerata*. *Journal of Ecology* 84: 429-438.
- Wubet T., Weiss M., Kottke I., Oberwinkler F. 2006.** Two threatened coexisting indigenous conifer species in the dry Afromontane forests of Ethiopia are associated with distinct arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* 84: 1617-1627.
- Zhang Q., Yang R. Y., Tang J. J., Yang H. S., Hu S. J., Chen X. 2010.** Positive Feedback between Mycorrhizal Fungi and Plants Influences Plant Invasion Success and Resistance to Invasion. *Plos One* 5.