

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie



Marie Bulínová

Lze pomocí anatomicko-morfologického srovnávání kořenových systémů mořských trav předpovídat jejich kolonizaci symbiotickými houbami?

Can anatomy and morphology of seagrass root systems predict their colonization by symbiotic fungi?

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Martin Vohník, Ph.D.

Praha, 2015

Vedoucí bakalářské práce:

RNDr. Martin Vohník, Ph.D. (Katedra experimentální biologie rostlin PŘF UK & Oddělení mykorhizních symbióz BÚ AV ČR, v.v.i.)

Konzultant bakalářské práce:

RNDr. Aleš Soukup, Ph.D. (Katedra experimentální biologie rostlin PŘF UK)

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 13. 8. 2015

Marie Bulínová

Poděkování

Děkuji svému školiteli RNDr. Martinu Vohníkovi, Ph.D. za pomoc při sepisování této bakalářské práce. Mé poděkování patří též RNDr. Aleši Soukupovi, Ph.D. za cenné rady a vstřícnost při konzultacích.

Abstrakt

Mořské trávy jsou úzkou ekologickou a taxonomickou skupinou cévnatých rostlin, které se vyvinuly ze suchozemských předků asi před 100 milióny lety. Na rozdíl od většiny suchozemských rostlin jsou tradičně považovány za skupinu netvořící mykorhizní symbiózy ani specifické kořenové endofytické asociace. Tento názor je ale nepochybně ovlivněn velmi malým množstvím prací zabývajících se touto problematikou. Nedávno byla kupříkladu ve Středozezemním moři objevena v rámci mořských trav anatomicky a morfologicky unikátní houbová endofytická symbióza v kořenech posidonie Neptunovy (*P. oceanica*), která je považována za jeden z nejlépe prozkoumaných druhů. Zdá se tak, že další výzkum může přinést podobné výsledky, tj. objevy nových houbových asociací v kořenech mořských trav, což by mohlo mít velký dopad na naše názory týkající se nejen minerální výživy těchto rostlin.

Cílem této bakalářské práce proto je 1) shrnout dosud publikované práce o houbových asociacích v kořenech mořských trav, 2) sumarizovat základní poznatky o anatomii, morfologii a ekofyziologii kořenů jednotlivých skupin mořských trav, a tímto 3) umožnit predikci skupin, u kterých lze s vyšší pravděpodobností přítomnost houbových asociací předpokládat. Zvláštní důraz bude přitom kladen na rod *Posidonia*, který má evoluční původ při jihovýchodním až jihozápadním pobřeží Austrálie a zároveň jednoho endemického zástupce ve Středozezemním moři, již zmíněnou posidonii Neptunovu.

Klíčová slova:

mořské trávy, mykorhizní symbióza, houbové endofytické asociace, kořenové soustavy, anatomie a morfologie

Abstract

Seagrasses are narrow ecological and taxonomic group of plants which evolved from terrestrial ancestors some 100 million years ago. Unlike most terrestrial plants they are traditionally considered as a group not forming mycorrhizal symbioses or specific root endophytic associations. However, this opinion is likely biased by a very low number of studies targeting this group of vascular plants. For example, an anatomically and morphologically unique endophytic fungal symbiosis was recently discovered in the roots of the Mediterranean endemic species *Posidonia oceanica*, a species that is considered to be one of the best studied. It thus seems that more specialized research can yield similar results, i.e. discoveries of new fungal association in seagrasses. This could have a big impact on our opinions regarding not only mineral nutrition of these fascinating plants.

The aims of this thesis therefore are 1) to summarize published information about fungal associations in the roots of seagrasses, 2) to summarize basic knowledge of anatomy and morphology of the roots of individual groups of seagrasses and 3) an attempt to predict seagrass groups where we may more likely assume presence of fungal associations. Special emphasis will be placed on the genus *Posidonia* which has an evolutionary origin in the southeast to southwest coast of Australia, and one endemic species outside this area, the above mentioned *P. oceanica*.

Keywords:

seagrasses, mycorrhizal symbiosis, fungal endophytic associations, root systems, anatomy and morphology

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Vodní rostliny	2
2.1. Mořské rostliny.....	2
2.1.1. Mořské trávy	3
3. Kořenový systém mořských trav	5
3.1. Morfologické a anatomické rozdíly	5
3.2. Buněčná stavba povrchu kořenů.....	5
3.3. Buněčná stavba endodermis	6
3.4. Vývoj kořenů.....	7
3.5. Funkce kořenů	7
4. Substrát	8
4.1. Adaptace k prostředí	8
5. Ekofyziologie	10
5.1. Chemie prostředí.....	10
5.2. Fyziologie kořenové soustavy	10
5.3. Endofyti u mořských trav	11
5.4. Arbuskulární mykorrhiza v mořském prostředí.....	12
6. Přehled jednotlivých druhů.....	13
6.1. Zosteraceae.....	13
6.1.1. Zostera	13
6.1.2. Phyllospadix	15
6.1.3. Heterozostera.....	16
6.2. Cymodoceaceae	17
6.2.1. Halodule	17
6.2.2. Cymodocea.....	18
6.2.3. Syringodium	19
6.2.4. Thalassodendron	19
6.2.5. Amphibolis.....	20

6.3. Posidoniaceae.....	20
6.3.1. Posidonia	20
6.4. Hydrocharitaceae	23
6.4.1. Enhalus	23
6.4.2. Thalassia	24
6.4.3. Halophila.....	24
6.5. Ruppiceae	25
6.5.1. Ruppia.....	25
7. Závěr	26
Přílohy.....	27
8. Seznam použité literatury	38

1. Úvod

Ze všech kvetoucích rostlin pouze méně než 2 % představují vodní druhy. Z nich jen 18 vodních rodů dosáhlo pravé hydrogamie, tedy opylení vodou, což je spojeno s nezvykle vysokým výskytem jednopohlavnosti. Z této podskupiny pouze 13 rodů kolonizovalo mořská stanoviště. Ony hydrogamní rostliny jsou vysoce polyfyletické, nezávislé počátky mají v podtřídě jednoděložných - bahnomilné (*Alismatidae*). Tedy vyjma dvou dvouděložných odchýlení - růžkatcovité (*Ceratophyllaceae*) a hvězdošovité (*Callitrichaceae*). Nicméně i v *Alismatidae* se hydrogamie vyvinula několikrát, stejně tak jako jednopohlavnost, a obě nacházejí evolučního předka v *Hydrocharitaceae*. Mořské krytosemenné rostliny, známé pouze z *Alismatidae*, se vyvinuly ve tři oddělené linie (Les *et al.* 1997) - *Zosteraceae*, *Cymodoceaceae* a *Posidoniaceae*.

Mořské trávy jsou jediné zcela ponořené kvetoucí cévnaté rostliny obývající mořské prostředí. Patří mezi důležité primární producenty- efektivně přeměňují sluneční světlo a oxid uhličitý na organickou formu. Poskytují potravu mnoha organismům a stabilizují mořské dno, na kterém rostou. Zároveň z něj vytváří domov mnoha různým organismům. To nezůstalo bez komerčního využití (Larkum *et al.* 2006). Studiu podoby a růstu jejich kořenů však zatím nebylo věnováno příliš pozornosti (Duarte & Chiscano 1999).

Cílem této práce je nashromáždit publikované údaje o kořenových systémech mořských trav, zejména co se jejich stavby (hypodermis, velikost primární kůry kořene, přítomnost kořenových vlásků) a případné přítomnosti houbových symbiontů týče, a tyto poznatky pak vztáhnout k typu prostředí, ve kterém se ta která mořská tráva vyskytuje. Zvláštní důraz přitom bude kladen na mořské trávy rodu *Posidonia*, jejichž většina se vyskytuje při jihovýchodním až jihozápadním pobřeží Austrálie, kde má tento rod svůj evoluční původ.

Struktura této práce je následující: V první části jsou shrnuty základní rozdíly a přizpůsobení mořských trav pro život pod vodou v porovnání se suchozemskými předky. Dále jsou shrnuty poznatky o houbových asociacích v kořenech mořských trav. Systematická část práce si klade za cíl popsat kořeny většiny prozkoumaných druhů mořských trav a pokouší se přehledně shrnout známá fakta o jejich kolonizaci symbiotickými organismy.

2. Vodní rostliny

Ve svrchním siluru, zhruba před 420 miliony let, se začaly objevovat první suchozemské cévnaté rostliny, čímž započaly nové období zvané paleofytikum. Ze všech druhů suchozemských cévnatých rostlin se jich jen několik málo vrátilo zpět do vodního prostředí. Tento návrat má za následek vývoj mnohých fyziologických a morfologických adaptací určených k vypořádání se s podmínkami tohoto prostředí – např. limitovanou dostupností oxidu uhličitého a kyslíku (Chambers *et al.* 2008).

Mezi adaptace submerzních vodních rostlin patří obvykle redukce opěrných mechanismů, redukce kutikuly, xylému a ztráta průduchů, tedy přizpůsobení, která pro rostliny zcela ponořené nemají na rozdíl od terestrických velký význam – odpadá zde problém se zabezpečením dostatečného množství vody a jeho transportem uvnitř rostliny (Hough & Wetzel 1977). Dále došlo k redukci kořenové soustavy, která přestala být pro rostlinu hlavním zdrojem živin a slouží spíše k uchycení v substrátu. Ze stejných důvodů došlo k výrazné redukci kořenových vlásků. Listy vodních rostlin jsou členitější, tedy zvětšil se povrch vhodný k absorpci a fotosyntéze a zároveň klesl odpor vody. Vnitřní atmosféru těmto rostlinám poskytuje aerenchym (Hemminga & Duarte 2000).

2.1. Mořské rostliny

Mezi mořské submerzní rostliny patří makroskopické mořské řasy - zelená *Chlorophyta*, hnědá *Phaeophyta* a červená *Rhodophyta*. Je patrné, že tyto skupiny byly ustanoveny podle barev mořských řas, avšak už byly odůvodněny i chemickým rozborem. Z mikroskopických řas sem patří rozsivky (*Bacillariophyta*) a *Pyrrophyta*. Mezi skupiny s menším počtem zastoupení jedinců patří *Chrysophyta*, jejichž zástupce najdeme hlavně ve sladkých vodách. To platí v různých poměrech zastoupení pro všechny skupiny řas (Abbott & Hollenberg 1992). Například rozsivky jsou téměř všudypřítomné a jejich zástupce nacházíme v hojném zastoupení i v polárních oblastech, například ve sladkých vodách jezer ostrova Jamese Rosse při pobřeží Antarktického poloostrova (Kopalová 2012). Jedinými zástupci cévnatých rostlin v moři jsou mořské trávy, jimiž se budu podrobněji zabývat v dalších kapitolách.

2.1.1. Mořské trávy



Obrázek 1: *Posidonia oceanica*. Foto © Martin Vohník

Morfologických znaků, které odlišují mořské trávy od ostatních hydrofytů, není příliš. Mnoho atributů mají totiž společných. Jsou však jedinými cévnatými rostlinami plně přizpůsobenými pouze na život v prostředí se zvýšenou salinitou. Mezi nejčastěji citované rysy unikátní pro mořské trávy patří život v ústí řek nebo pod hladinou moře a nikde jinde a s tím související podvodní způsob opylení se specializovaným pylem. K těmto rysům se také řadí semínka produkovaná pod

vodou, rozptýlená biotickými nebo abiotickými činiteli. Oddenky nebo podzemní stonky hrají významnou roli spíše při ukotvení v substrátu, než v příjmu živin. Obzvláště u rostlin s omezeným kořenovým větvením, viz příloha 1. Také schopnost kořenů žít v anoxickém prostředí a jejich závislost na transportu kyslíku z listů a oddenku je pro mořské rostliny charakteristická, nikoliv však jedinečná (Hemminga & Duarte 2000).

Louky mořských trav jsou důležitou součástí litorální zóny tropických moří i zóny mírného pásma, protože zde poskytují útočiště a potravu organismům a upravují sedimentační a biogeochemické procesy (McRoy & Helfferich 1977). Navíc jsou významnými primárními producenty uhlíku ve světových oceánech, globálně vážou až 10^9 tun CO_2 ročně (Smith 1981). Patří tak mezi nejproduktivnější autotrofní společenstva na planetě (Carlos M. Duarte 1999). Obývají pobřeží moří celého světa vyjma polárních oblastí, viz příloha 2 a 3.

Mořské trávy obecně rostou na měkkých substrátech, jako je bahno nebo písek, které jsou permanentně ponořené. Pomalá difuze kyslíku do sedimentu, spolu s jeho vysokou mikrobiální spotřebou způsobí, že se sediment stane hned několik centimetrů pod povrchem anaerobním. (Terrados et al. 1999). O způsobu, jakým se s tím mořské trávy vyrovnávají, se zmíním v kapitole Adaptace k prostředí.

Společenstva mořských trav jsou budována hlavně rozšiřováním a větvením jednotlivých výhonků (Tomlinson 1974), neboť se jedná o klonální rostliny. Je velmi obtížné rozeznat geneticky odlišné jedince, protože jejich propojení se běžně vyskytují skryté v sedimentu (Bigley & Harrison 1986). Klonalita dodává porostu reprodukční i mechanickou stabilitu. Poměrně pomalý obrat podzemních orgánů mořských trav umožňuje větší kapacitu pro dlouhodobé hromadění organické hmoty (Carlos M. Duarte 1999). Nejpomalejšího

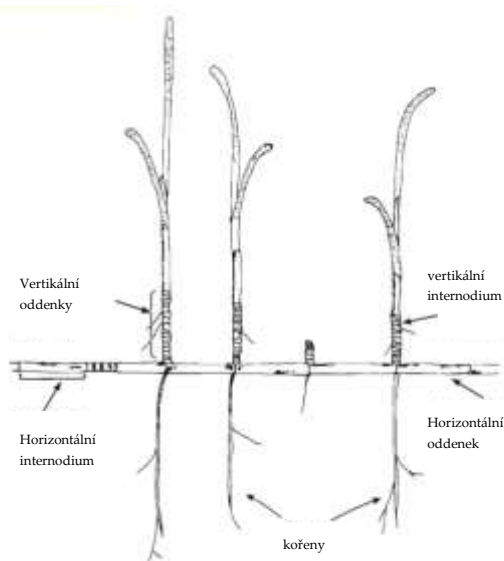
obratu dosahují podzemní orgány dlouho žijícího druhu *Posidonia oceanica*. Množstvím zásob uhlíku na jednotku plochy převyšuje nejen ostatní druhy mořských trav, ale i většinu lesních ekosystémů (Romero *et al.* 1994), (Prentice & Fung 1990). Mořské trávy si totiž udržují velké množství podzemní biomasy, tedy především v porovnání s produkcí a velikostí biomasy jiných primárních mořských producentů (Carlos M. Duarte 1999).

3. Kořenový systém mořských trav

3.1. Morfologické a anatomické rozdíly

Mořské trávy mají primárně adventivní kořeny, které vyrůstají ze spodní strany horizontálních i vertikálních oddenků, obecně z nodů, jak je patrné z obrázku 2. Nejsou však vždy přítomny u vertikálních oddenků zasahujících až do vodního sloupce. K takovým travám se řadí například *Cymodocea serrulata*, *Amphibolis spp.*, a *Thalassodendron spp.*

(Duarte *et al.* 1994).



Obrázek 2: Rhizomy. Zdroj: (Duarte *et al.* 1994), vlastní zpracování

Kořenový systém se může vyznačovat jistými morfologickými a anatomickými rozdíly napříč různými druhy. Zatím nebylo potvrzeno, že by se jednotlivé rozdíly vztahovaly k určitým typům substrátu, jak je patrné z tabulky 1 v příloze. Liší se například ve velikosti a tvaru. Od druhů s tenkými kořeny (0,18 mm u *Halodule uninervis*) po tlusté (1,8 mm u *Posidonia* nebo 3,5 mm u *Enhalus acoroides*) (Duarte *et al.* 1998). Délka kořenů pak může být variabilní od několika centimetrů u rodu *Halophila* po kořeny dlouhé i přes 5 m u *Thalassia testudinum*. Některé druhy mají nevětvené kořeny, třeba

Enhalus acoroides, jiné jsou hustě větvené, třeba u rodů *Halodule*, *Syringodium* či *Cymodocea*. Oblast zralých pokožkových buněk může v závislosti na druhu nést kořenové vlásky a překrývající parenchymatická pletiva primární kůry, která uzavírají vzdušné lakuny a střední válec (Cormack 1962). Kořenové vlásky často chybí u druhů s tlustými kořeny (Kuo & McComb 1998), oproti tomu jsou důležité hlavně u druhů s nerozvětvenými kořeny (Kiswara *et al.* 2009).

3.2. Buněčná stavba povrchu kořenů

Zevní vrstvu kořene tvoří epidermální buňky mající obvykle tenké, nelignifikované stěny a periferně umístěnou cytoplasmu. Stěny těchto buněk jsou měkké u druhů *Posidonia*

a *Syringodium*, ale buněčné stěny tvrdých kořenů u rodu *Thalassodendron* a *Amphibolis* jsou tlustostěnné a lignifikované. Pod pokožkou je u některých dobře rozlišitelná exodermis z jedné či více vrstev buněk, z nichž většinou každá má ztloustlé ale nelignifikované stěny obsahující suberinovou lamelu (Kuo 1993). Exodermální buňky v kořenech rodu *Thalassodendron* a *Amphibolis* jsou lignifikované (Kuo 1983). Tyto buňky mohou být diferencovány jako transferové buňky, obsahují stěnové labyrinty a plasmodesmy, které mohou hrát roli v příjmu živin kořenovými vlásky tím, že dopravují tyto živiny do kortikálních buněk (Gunning & Pate 1969). Některé kořeny mořských trav, například u rodu *Zostera*, obsahují v exodermis dvě sady Casparyho proužků, jejichž význam ještě není zcela zřejmý (Barnabas 1996). Tento jev byl ve vzácných případech pozorován i u kukuřice seté *Zea mays*, která byla na 2 dny uložena ve vlhkém ovzduší (Enstone & Peterson 1998). Casparyho proužky slouží jako apoplastická bariéra, dvě sady jsou pravděpodobně výhodou v prostředí slané vody, protože dojde k zabránění průniku solí do vnitřních částí kořene (Barnabas 1996).

V měkkých kořenech, jako jsou třeba ty u *Posidonia* nebo *Halophila*, se vnější část primární kůry skládá z jedné až několika vrstev kompaktních buněk s tenkými nelignifikovanými stěnami. Na druhou stranu v tvrdých kořenech jako jsou ty u rodu *Thalassodendron* a *Amphibolis*, vnější část primární kůry sestává z několika kompaktních buněk s o něco silnějšími lignifikovanými stěnami (Hemminga & Duarte 2000).

3.3. Buněčná stavba endodermis

Vnitřní část primární kůry má dvě nebo více vrstev malých, tenkostěnných kompaktních buněk v pravidelném koncentrickém uspořádání (Kuo & M. L. Cambridge 1978).

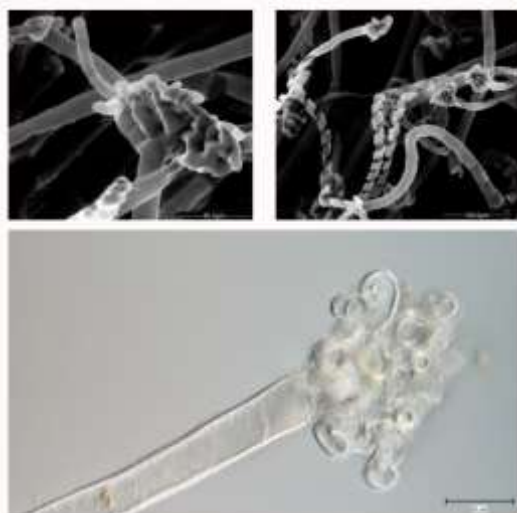
Endodermis může být lignifikovaná či nelignifikovaná, stěny jejích buněk pak mohou být tenké i středně silné. Ovšem vždy obsahuje Casparyho proužky na radiálních stěnách. U některých druhů se objevuje i suberinová lamela. Endodermis bývá standardně velmi výrazná, omezuje pohyb solutů a vody mezi primární kůrou a středním válcem. Ten obsahuje vodivá pletiva s xylémem a floémem a pericykl, který je například u rodu *Posidoniaceae* nezřetelný (Kuo & Cambridge 1978). Xylémové elementy jsou buď representovány několika tracheidami se slabě lignifikovanými a neztloustlými buněčnými stěnami nebo jednou velkou cévou. Floémový pól cévního svazku tvoří několik sítkovic obklopených vaskulárními parenchymatickými buňkami. Ty mají stěnové labyrinty a například u rodu *Zostera* jsou bohaté na cytoplasmu (Barnabas & Arnott 1987).

3.4. Vývoj kořenů

Tomlinson a kol. (1969) studovali vývoj kořenů *Thalassia testudinum* a došli k závěru, že xylémová pletiva se nacházejí pouze u báze kořene, což naznačuje, že kořeny nemají žádný zvláštní význam při absorpci vody. Na druhou stranu Roberts a kol. (1985) zjistili, že ve vyvíjejících se kořenech *Halophila ovalis*, jsou sítkovice diferencované dříve než xylémové elementy a kořenové vlášení. První doklad o diferenciaci xylému se objevil 810 μm od apexu kořene. Vývoj Casparyho proužků a xylému jsou přibližně synchronizované. Tato synchronie bude mít pravděpodobně funkční význam, u terestrických rostlin se obě tyto struktury účastní symplastického i apoplastického transportu a ona synchronie nalezená i u mořských trav dokládá, že v jejich kořenech probíhají podobné fyziologické procesy. Všechny kořenové struktury u studované *Halophila ovalis* by tak byly zahrnuty do příjmu a transportu živin (Roberts *et al.* 1985).

3.5. Funkce kořenů

Kořeny jsou důležité pro svoji ukotvovací schopnost, a tak distribuce podzemní biomasy reaguje na stabilitu substrátu (Peralta *et al.* 2006). Kořenová architektura i plasticita však mohou mořským travám také poskytovat výhodu při získávání živin v různých typech sedimentu - v těch chudých i v bahnitých živinami oplývajících usazeninách (Erfteemeijer & Middelburg 1993).



Obrázek 3: mikrostruktury na kořenových vláscích. *Posidonia oceanica* © Martin Vohník

Další funkcí je příjem živin ze substrátu a poskytování vhodného prostředí pro mikroorganismy v rhizosféře. Bakterie se objevují hlavně na povrchu kořene, dovnitř penetrují jen vzácně. Elektronová mikroskopie povrchu kořenů neukázala mnoho identifikovatelných mikroorganismů (Kuo 1993), zato však byly odhaleny různé mikrostruktury zachytávající zrnka písku na kořenovém vlášení, viz obrázek 3. Taková, vzhledem ke své velké přilnavosti k povrchu, slouží k lepšímu uchycení v substrátu (Badalamenti *et al.* 2015).

4. Substrát

Obzvláště první fáze života rostliny jsou velmi úzce spojeny s vlastnostmi prostředí. Zejména ukotvení semenáčku, jeho přežití a růst jsou silně závislé na hloubce a typu substrátu (Piazzi *et al.* 1999).

Společenstva na měkkém substrátu, kde dominují mořské trávy, se od těch na tvrdém substrátu, většinou osídlených makroskopickými řasami, liší sukcesí, koloběhem živin a stabilitou společenství (McRoy & Lloyd 1981). Tvrdé substráty jsou však v hlubokých mořích vzácné (Wolff 1976). Většina mořských trav je upoutána na písčité nebo bahnitý substrát, ovšem některé druhy umí růst i na skalnatém povrchu. Tato schopnost je připisována hlavně rodu *Phyllospadix*, který vytváří husté pokrvy na skalnatých šelfech při pobřeží Pacifiku (Den Hartog 1970). Dalšími druhy, schopnými růst na skalnatém povrchu, jsou *Posidonia oceanica* či *Thalassodendron spp.* Všechny mají robustní kořeny schopné penetrovat do trhlin podložních hornin, a tak velmi účinně ukotvit rostlinu.

Velká mobilita sedimentů, ve kterých vlny a proudy způsobují nemalý transport naplavenin, je pro růst rostlin nevhodná. Mezi děje podporující pohyby sedimentu patří i bouřky, hurikány, nebo třeba bagrování a další lidské modifikace pobřeží (Duarte *et al.* 1994). Tyto procesy mohou způsobit postupné zahrabání celé rostliny a erozi, což má s ohledem na velikost a četnost těchto událostí za následek mortalitu mořských trav. A proto by měly být vysoce mobilní písčité sedimenty bez jakéhokoliv porostu mořských trav. U mořských trav se však vyvinuly jisté adaptace, díky nimž se mohou s dopady sedimentace účinně vypořádat (Duarte *et al.* 1994).

4.1. Adaptace k prostředí

Mořské trávy se dokáží morfologicky adaptovat nebo přizpůsobit svůj růst změnám podmínek sedimentu. Druhy jako *Posidonia australis*, *Enhalus acoroides* či *Cymodocea serrulata* jsou tolerantnější vůči zahrabání do sedimentu než jiné mořské trávy. Může to být zapříčiněno růstem vertikálních rhizomů, díky nimž se mořská tráva dostane nad novou úroveň sedimentu (Duarte *et al.* 1994). Tato schopnost se samozřejmě také umocňuje se vzrůstající velikostí rostliny (Bach 1998).

Dále mohou být mořské sedimenty velmi nepřátelským prostředím pro život rostlin na místech s příliš vysokou dodávkou organických látek. Ta totiž stimuluje bakteriální aktivitu. Pomalá difuze kyslíku do sedimentu, spolu s jeho vysokou mikrobiální spotřebou způsobí, že se sediment stane hned několik centimetrů pod povrchem anaerobním

(Terrados et al. 1999). Zvětšování této anoxické vrstvy, která se přibližuje povrchu sedimentu, vede k rozvoji bakteriálních společenstev s metabolickými drahami akumulujícími fytotoxické sloučeniny (Hemminga 1998). Mořské trávy se tomu umí bránit pomocí difuze kyslíku a jeho dodávky skrze kořeny do sedimentu. Tím vzniká relativně oxidovaná vrstva rhizosféry, jež se například u druhu *Cymodocea rotundata* odhaduje na 80 μm (Pedersen et al. 1998). Ovšem ukazuje se, že naše současné chápání růstu trav v anoxickém prostředí není dostačující pro jakékoliv předpovědi jejich tolerance, neboť tyto mechanismy byly prozkoumány jen u několika málo druhů, například *Zostera marina* (Terrados et al. 1999).

Tímto mechanismem anatomicky přizpůsobujícím mořské trávy na život v anaerobních sedimentech je vývin lakunárního systému, který propojuje listy a oddenky s kořeny, čímž umožňuje transport kyslíku rostlinou. Jedná se o jediný zdroj kyslíku pro udržení metabolismu oddenků a kořenů (Terrados et al. 1999).

Tento systém velkých lakun se nachází ve střední části primární kůry (Kuo & McComb 1998), vzdušné lakuny jsou separované radiálními přepážkami, které tvoří vždy jedna silná buňka a množství malých intercelulárních pórů (Roberts et al. 1985). Lakuny dovolují rostlinám difundovat kyslík z fotosyntetizujících částí rostliny do kořenů (Pedersen et al. 1998). Uvolněním kyslíku do rhizosféry je zabráněno akumulaci redukováných látek v blízkosti kořenů mořských trav (Hemminga 1998).

Konkrétní data o kořenové respiraci mořských trav jsou vzácná. Masini a kol. (1997) ukazují, že na jednotku hmotnosti sušiny je spotřeba kyslíku listy u *Posidonia australis* a *P. sinuosa* asi 5x vyšší než spotřeba kyslíku kořeny. U *Halodule wrightii* je asi 2,6 – 3krát vyšší (Dunton & Tomasko 1994); u *Zostera marina* 3krát vyšší (Kraemer & ALberte 1993) a u *Thalassia testudinum* asi 2,4krát vyšší (Fourqurean & Zieman 1991).

5. Ekofyziologie

Hlavními faktory životního prostředí pro mořské trávy jsou dostupnost světla a mechanické působení pohybu vody. Ovlivňují život rostlin více než limitace uhlíkem či dalšími živinami (Vermaat 2009). Ovšem zvýšená dostupnost živin nebo eutrofizace vede k přemnožení planktonu a řas, a tím k rapidnímu snížení světelné dostupnosti ve vodě, což vede k následnému snížení abundance mořských trav. V uzavřených lagunách hrozí kvůli malé cirkulaci vody zvýšená akumulace organické hmoty, která vede skrze přemnožení bakterií opět k anoxickým podmínkám a hromadění fytotoxických redukovaných sirmých sloučenin a amoniaku (Van Katwijk *et al.* 1997).

5.1. Chemie prostředí

Mořská voda obsahuje v závislosti na teplotě asi 10 μM CO_2 , což by vzhledem k difuzním omezením kapaliny a nízké afinitě enzymu Rubisco výrazně limitovalo fotosyntézu mořských makrofytů. Ovšem CO_2 kromě rozpouštění ve vodě také reaguje za vzniku molekuly HCO_3^- , která se v mořské vodě s pH 8,1 - 8,2 nachází v 200x vyšší koncentraci než CO_2 . Téměř všechny mořské makrofyty jsou schopny využít HCO_3^- jako externí zdroj anorganického uhlíku pro fotosyntézu (Beer *et al.* 2002). Proto se předpokládá, že mořské trávy nejsou hladinou CO_2 v mořích limitovány (Palacios & Zimmerman 2007). Limitovány jsou ovšem živinami, které se ztrácí v procesech mineralizace, sedimentace nebo například při herbivorii. Studie, kterou provedli Ferdie a Fourqurean (2004) částečně podporuje hypotézu, že pobřežní mořské trávy limituje hlavně množství dusíku. Tato studie byla provedena na druhu *Thalassia testudinum* a *Syringodium filiforme*.

Mořské trávy rostou v sedimentech s redoxním potenciálem od vysoce oxidovaného po středně redukční (> -100 mV). Bylo vysledováno, že louky mořských trav rostou obvykle na místech s nižšími koncentracemi sulfidu, většinou pod 300 μM . Mezi další stresující faktory limitující habitat mořských trav patří vysoké koncentrace nitrátu a amoniaku ve vodním sloupci (Burkholder *et al.* 1992).

5.2. Fyziologie kořenové soustavy

Skrz listy obecně získává mořská tráva vše potřebné - světelnou energii, vodu, uhlík a ostatní živiny z vodního sloupce, které je ostatně schopná přijímat celým svým povrchem.

Skrz kořeny je také schopná získávat vodu a živiny. Mnoho mořských trav má vyvinutou soustavu oddenků a výhonků, která přežívá více sezón, což umožňuje efektivní tvorbu zásob (Vermaat & Verhagen 1995). Tyto zásoby se týkají ze sacharidů hlavně sacharózy a jsou využívány při nepříznivých sezónách. Druhým hlavním zásobním sacharidem je škrob (Vermaat & Verhagen 1996). Připojení klonů jsou tedy velmi důležitá, neboť tento transport stonkem a oddenky zintenzivňují.

Mezidruhovú variabilita v klonální integraci může být vysvětlena alometrickými rozdíly ve velikosti a věku. Větší druhy kombinují větší životnost modulů s vyšší kapacitou pro ukládání zásob a pomalejší horizontální růst rhizomů (Vermaat 2009).

Podíl nadzemních a podzemních částí rostliny je vysoce variabilní napříč různými druhy mořských trav a jeho hodnota se pohybuje mezi 7 a 0,15 (Brouns 1987). Rostliny s vyšším podílem kořenů mohou efektivněji soupeřit o půdní živiny, zatímco rostliny s vyšším podílem výhonků mohou sbírat více světelné energie. Ovšem k podzemním částem jsou počítány i oddenky.

Důležitost houbových asociací pro fungování zdravé mořské trávy zatím není známa. Druhy hub asociovaných s mořskými travami se různí napříč jednotlivými studii (Panno et al. 2011), (Cuomo et al. 1985).

5.3. Endofyti u mořských trav

Endofytem je označována houba či bakterie, jež alespoň část svého životního cyklu tráví v pletivu živé rostliny, a to tak, že tuto rostlinu nepoškozuje a nezpůsobuje jí viditelné symptomy nemoci a rostlina ji neodmítá. Důležitým znakem odlišujícím endofytické asociace od např. mykorhizních symbióz je absence synchronizovaného vývoje obou symbiontů, jakožto i specifických morfologických útvarů potřebných pro aktivní oboustranný transport minerálních látek, vody, pro vzájemnou signalizaci apod. (Brundrett M. 2006). Je nutné zmínit, že role endofytických hub u mořských trav (podobně jako u řady suchozemských endofytů) zatím nebyla objasněna. V současnosti je známo kolem 600 druhů obligátních mořských hub. Dá se však předpokládat, že je toto číslo ve vztahu k reálným stavům symbiotických hub žijících v mořském prostředí velmi podceněno. Je naprosto zřejmé, že naše znalosti v tomto oboru jsou omezeny na nedostatečně malé množství prostudovaných vzorků (Jones 2011). Jednu z prvotních studií hub asociovaných se zdravými mořskými travami provedli Newell a Fell (1982), kteří zaznamenali mycelium houby z rodu *Nowakowskiella* (*Chytridiomycota*) v listech rostliny *Thalassia testudinum*. Dalším z prvotních objevů byly sítkovité hyfy v intracelulárních prostorech a buněčných stěnách listů *Zostera muelleri*. Kuo (1984) tehdy přišel s hypotézou, že tyto hyfy jsou nepatogenní. Daná houba nejspíše skrz apoplastický transport získává různé rozpuštěné látky od hostitelské rostliny a kyslík ze vzdušných lakun. Za úplně první nalezenou obligátní

mořskou houbu je považována *Sphaeria posidoniae* Kohlm. nalezená na oddencích posidonie Neptunovy (Wilson 1998).

Mezi nejčastější řády asociované s mořskými trávami z *Ascomycetes* patří *Hypocreales*, *Eurotiales* a *Capnodiales* (Sakayaroj et al. 2010).

5.4. Arbuskulární mykorhiza v mořském prostředí

Mořské trávy jsou obecně považovány za rostliny, jež netvoří mykorhizní asociace. Takových rostlin není mnoho (Nielsen et al. 1999). Zdali tomu opravdu tak je, nebo za tímto názorem stojí spíše nedostatek publikovaného vědeckého materiálu, neboť výzkum v tomto oboru zatím příliš rozsáhlý nebyl, je otázka, na níž se pokusím poodhalit odpověď níže. O arbuskulárních mykorhizních symbiózách s mořskými trávami nebyly ještě do roku 1999 žádné zmínky. Nielsen (1999) zkoumal možnou arbuskulárně mykorhizní kolonizaci na vzorcích kořenů *Zostera marina* a *Thalassia testudinum* a napříč různými lokacemi neobjevil žádnou. Všechny studované rostliny však měly kořenové vlášení.

Spekulace o příčinách se různí. Arbuskulární kolonizaci může bránit společné působení vysoké salinity a nízkého zastoupení kyslíku v sedimentu. Tyto stresory však jednotlivě nejsou pro mykorhizní houby nepřekonatelným problémem. Arbuskulární mykorhiza je běžně k nalezení v halofilních rostlinách slanisek, avšak se zvyšující se frekvencí zaplavování mořskou vodou se stupeň kolonizace snižuje (van Duin et al. 1990). Kolonizace se snižuje také s postupným zvyšováním anoxie v zamokřené půdě (Khan & Belik 1995).

Pravdou je, že také mořské trávy samy o sobě mají jisté morfologické, fyziologické a ekologické dráhy, jimiž redukují pravděpodobnost obsazení houbovými kořenovými symbionty. Získávají totiž živiny skrz listy (Khan & Belik 1995), mnoho druhů také má kořenové vlášení a extensivní aerenchymatický systém v kůře kořenů (Kuo & McComb 1998), (Vohník, Borovec, Župan, et al. 2015), (John 1979). Několik studií soustředících se na houbové symbionty mořských trav upozornilo na různé houbové hyfy nebo mycelia uvnitř kořenů nebo na jejich povrchu, avšak bez jasných důkazů, že se jedná o mykorhizní symbiózu nebo kořenové endofytické asociace podobné těm na souši. První studii dokazující, že takové asociace i u mořských trav, konkrétně u posidonie Neptunovy, existují, přinesl Vohník a kol. (2015).

6. Přehled jednotlivých druhů

6.1. Zosteraceae

Kořeny u rostlin z rodů *Zostera* a *Heterozostera* vyrůstají po dvou trsech. V každém trsu je k nalezení 2 až 12 útlých a nevětvených kořenů. Ty jsou posety mnoha dlouhými kořenovými vlásky, pravděpodobně jako odpověď na prostředí, ve kterém tyto rody žijí, tedy bahnitý a písčité substrát různých klimatických oblastí (Barnabas 1994a).

6.1.1. *Zostera*

Zostera marina

Na pobřežních mělčinách a v brakických vodách, obzvláště tam, kde se vyskytují měkké typy substrátu, jako je bahno či písek, se můžeme setkat s euryhalinním druhem *Zostera marina* (den Hartog 1977). Vytváří trvalé louky s hustotou oddenků kolem 1 000 oddenků na m². Tím se podobá posidonii Neptunově (Green & Short 2003), houbové kolonizace v jejích kořenech ovšem chybí (Nielsen et al. 1999).

Zostera noltii

Tento druh *Zostera* obývá klidnější oblasti evropských pobřeží Atlantského oceánu (Buia & Mazzella 1991). Zde tvoří na bahnitém či písčitém podkladu louky s densitou asi 1300 oddenků na m² (Green & Short 2003). Kolonizuje nová místa a tvoří společenstva s dominantním druhem *Cymodocea nodosa* (Buia & Mazzella 1991).

Zostera japonica

Kořeny druhu *Zostera japonica* reagují na prostředí hlubokým ukotvením do substrátu. Tato mořská tráva totiž žije v přílivových zónách (Bigley & Harrison 1986).

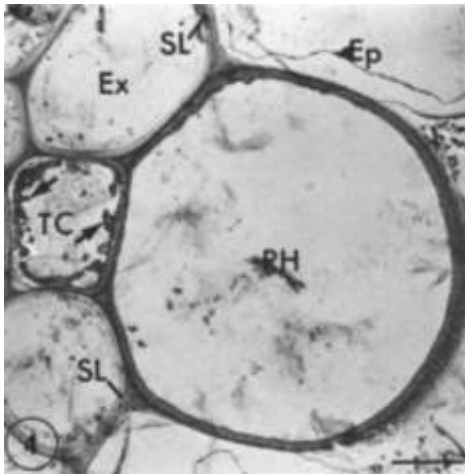
Podloží, které využívá, má často písčité či bahnitý charakter a nachází se v brakických pobřežních lagunách s poměrně stálou hladinou vody nebo na krytých místech přílivu (Harrison & Bigley 1982).

Zostera capensis

Páry kořenů dlouhé maximálně 8 cm vyrůstají z nodů na horizontálních podzemních oddencích. Stejně jako u dalších krytosemenných rostlin má *Zostera* plasmodesmální spojení procházející od kořenových vlásků až k střednímu válci (Barnabas & Arnott 1987). Nápadné kořenové vlásky značně zvyšují absorpční povrch. Exodermální buňky na bázi kořenových

vlásků mají vlastnosti podobné transferovým buňkám. Vypadá to, že se podílejí na absorpčních i transferových procesech mezi epidermis a primární kůrou. Srůsty stěn vodivých parenchymatických buněk dosedají na xylémové elementy, sítkovice, průvodní buňky a další vodivé parenchymatické buňky. Toto dosednutí má význam při absorpci nebo transferu mezi středním válcem a primární kůrou (Barnabas & Arnott 1987).

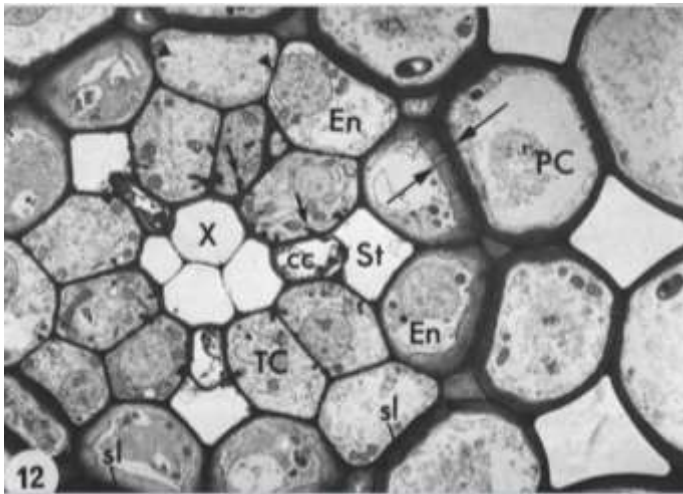
Apoplastická bariéra ve formě suberinové lamely a Casparyho proužků se objevuje ve stěnách exodermis i endodermis. Nicméně plasmodesmata perforují suberinovou lamelu, a tak lze vysledovat symplastickou cestu od kořenových vlásků až do vodivých parenchymatických transferových buněk sousedících s vodivými elementy středního válce. Kořeny mají výrazné kořenové špičky, zadní část čepičky tvoří pouzdro kolem kořene, které se od této čepičky odděluje. Početné, nápadné kořenové vlásky zakrývají přes dvě třetiny povrchu kořene. Řez zónou kořenových vlásků odhaluje tři odlišné oblasti: epidermis s kořenovými vlásky, širokou vrstvu primární kůry zahrnující exodermis, vrstvu kompaktních parenchymatických buněk s nápadnými vzdušnými mezerami a endodermis,



Obrázek 4: Exodermální transferové buňky (TC) se stěnovými labyrinty (malé šipky) na bázi kořenového vlásku.; suberinová lamela (SL) obkresluje exodermální buněčné stěny. *Zostera capensis* (Barnabas & D. J. Arnott 1987).

a malý střední válec. Epidermální buňky jsou tenkostěnné, zatímco kořenové vlásky mají stěny silné. U exodermis zarůstají stěny do buněk sousedících se střední oblastí bazální části kořenových vlásků, viz obrázek 4. Plasmalema sleduje obrysy stěnových labyrintů a mitochondrie jsou k těmto místům často přidružené. Exodermis mívá suberinové lamely. Ty obkreslují exodermální buňky bez ohledu na labyrinty impregnované lipidovitou substancí, pravděpodobně suberinem. Početná plasmodesmata propojují různé buněčné typy v primární kůře. U endodermálních buněk nacházíme některé rysy společné s exodermálními buňkami. Casparyho proužky se objevují v radiálních stěnách a vícevrstevná suberinová lamela rozšířená podél vnější tangenciální stěny obkresluje primární stěny buněk (Barnabas & Arnott 1987).

Zatímco jsou endodermální buňky v přední oblasti zóny kořenových vlásků tenkostěnné, ty umístěné směrem k zadním koncům zóny kořenových vlásků vytvářejí asymetrické ztloustlé stěny složené z celulózy. Plasmodesmata zde perforují suberinovou lamelu a propojují endodermální buňky se sousedícími kortikálními parenchymatickými buňkami. Střední válec se skládá z 3 - 5 tracheid s neztloustlými stěnami, z 3 - 4 sítkovic (každá z nich asociovaná s průvodní buňkou)



Obrázek 5: Stélé a část primární kůry; endodermis (En) s tlusto- a tenkostěnnými buňkami a Caspariho proužky (hroty šipek) v radiálních stěnách; vodivé parenchymatické buňky (TC) se stěnovými labyrinty (male šipky), xylémové elementy (X), sítkovice (St) a průvodní buňky (cc); suberinová lamella (sl); velké šipky ukazují na plasmodesmata propojující endodermální a kortikální parenchymatické buňky (PC). *Zostera capensis* (Barnabas & Arnott 1987)

a z několika vodivých parenchymatických buněk. Vodivé parenchymatické buňky vykazují stěnové labyrinty, které dosedají na sítkovice, průvodní buňky, xylémové tracheidy, endodermální buňky a další vodivé parenchymatické buňky, viz obrázek 5 (Barnabas & Arnott 1987).

Kořeny druhu *Zostera capensis* tedy oplývají strukturálními rysy, které podporují jejich absorpční roli. Malý rozvoj xylému ukazuje na spojitost s ponořenými vodními rostlinami jako takovými, neboť xylém je zde považován za nepodstatný, když je rostlina v kontaktu s vodou na celém svém povrchu (Barnabas & Arnott 1987).

6.1.2. Phyllospadix

Kořeny u *Phyllospadix* rostou ve dvou trsech na každý nodus. Jsou extrémně krátké, nevětvené a hustě pokryté kořenovými vlásky společně s robustními oddenky (Kuo & den Hartog 2001).

Phyllospadix se umí důkladně připevnit ke skalnatému substrátu ve velmi rušném prostředí (Cooper & McRoy 1988). Vzduchem vyplněné mezibuněčné prostory nejsou tak rozsáhlé jako u *Zostera marina* (Cooper & McRoy 1988).

Phyllospadix scouleri Hook

Rhizom severoamerického druhu *Phyllospadix scouleri* vytváří dvě řady 3 až 5 nevětvicích se kořenů na nodus (Kuo & den Hartog 2001). Kořen sestává z epidermis, primární kůry dělicí se na exodermis a endodermis, a z malého středního válce. Hojné kořenové vlásky vznikají z epidermálních buněk blízko apexu kořene. Vnější stěna epidermálních buněk je silnější než ostatní. Střední válec se skládá z mnoha sítkovic a přidružených buněk průvodních, které se střídají se skupinami vodivých parenchymálních buněk, a z centrálně umístěné xylémové lakuny (Barnabas 1994a).

Suberinová lamela v tangenciálních stěnách kořenových hypodermálních buněk je předpokladem pro přítomnost Casparyho proužků v antiklinálních stěnách (Barnabas 1994a). Nejasné lakuny u *Phyllospadix* jsou v souladu s rostlinami žijícími v aerobním a dynamickém prostředí (Cooper & McRoy 1988). *Phyllospadix scouleri* má nejsilnější epidermální stěny ze všech tří druhů ve svém rodu.

Cooper a McRoy (1988) zkoumali adaptace tří severoamerických druhů *Phyllospadix* na jejich habitat. Zjistili, že většího rozvoje hypodermálních vláken a kořenových vlásků dosahují rostliny adaptované na příboje na skalnatém substrátu. U těchto rostlin také dochází k zahuštění oddenků a zmenšení lakun. U rostlin žijících na habitatech se silnými mořskými proudy také dochází ke zvětšení mechanické vrstvy ve vnější kůře kořene (Barnabas 1994a).

U kořenů *Phyllospadix scouleri*, se struktury připomínající Casparyho proužky vyskytují v radiální stěně exodermálních buněk. Jediná další mořská tráva, která vykazuje známky struktur připomínajících Casparyho proužky, je *Halodule uninervis*. Tato tráva roste na skalách. Proužky u *P. scouleri* nejspíše blokují apoplastický transport, symplast je však volný pro průchod živin primární kůrou kořene. Navíc Casparyho proužky v endodermis kořenů *Phyllospadix scouleri* pravděpodobně zajišťují symplastický vstup do středního válce. Kromě toho tyto charakteristiky umožňují *P. scouleri* přežít i v podmínkách a habitatech, které běžně mořské trávy nevyužívají (Barnabas 1994a). Jsou taky adaptované na skalnaté pobřeží, mají větší hypodermální vlákna a kořenové vlásky, ztloustlé rhizomy a zmenšené lakuny.

Jen tři další mořské trávy se běžně vyskytují na tvrdém substrátu. Jsou to *Thalassodendron ciliatum*, *Thalassodendron pachyrhizum* a *Amphibolis antarctica*. Ovšem *Phyllospadix* jako jediný z nich kvete. Neroste jen tam, kde není žádný sediment nebo na pobřežích vystavených příbojům. Dokonce roste i v přílivových zónách (Cooper & McRoy 1988).

Phyllospadix torreyi

Tento druh má oddenek se dvěma řadami 3-5 nevětvených kořenů (Kuo & den Hartog 2001).

6.1.3. Heterozostera

Heterozostera tasmanica

Širokou adaptivní toleranci vykazuje *Heterozostera tasmanica*, druh velmi běžný okolo Austrálie a v Tasmánii. Tato rostlina charakteristická pro vody mírného pásma je podle Phillipse (1983) považována za jedinou pravou mořskou travu také na jihoamerickém

pobřeží Pacifiku. Další druhy trav totiž spadají do rodu *Ruppia*, o jehož zařazení mezi mořské trávy se stále ještě diskutuje.

Heterozostera tvoří louky na erozí narušených skalních výchozech. Často také v habitatech chráněných proti vlnám. Shepherd a Womersley (1981) vysledovali, že *Heterozostera* v Austrálii mnohdy vytváří první společenství na holém písku. Běžně je poté k vidění ve smíšených porostech s *Amphibolis* nebo i *Posidonia*. Tehdy prý kolonizují holý písek po erozi již přítomného travního pokryvu. Phillips (1983) ovšem vyjádřil nejistotu ohledně znalosti role rodu *Heterozostera* při sukcesi. Podle něj není jasné, jestli se jedná o druh kolonizující či reliktní.

Stěny kořenových vlásků jsou bohaté na apiosu a uronovou kyselinu, jakožto hlavní monosacharidy, ovšem neobsahují žádný lignin (Webster & Stone 1994). Ovodova *a kol.* (1968) se dále domnívají, že hlavním polysacharidem buněčné stěny je apiogalakturonan, jak je tomu u mořských trav rodu *Zosteraceae*. Celulóza se u nich vyskytuje jen v malé míře. Tím vším se tyto kořenové vlásky liší od kořenových vlásků terestrických rostlin (Webster & Stone 1994).

6.2. Cymodoceaceae

Cymodoceaceae zahrnující rody *Halodule*, *Cymodocea* a *Syringodium* mají na každém nodu jeden nebo více středně větvených kořenů s několika málo kořenovými vlásky. Obvykle rostou na korálovém písku (Kuo & den Hartog 2001).

6.2.1. Halodule

Na každém nodu je jeden nebo více nevětvených kořenů (Kuo & den Hartog 2001).

Halodule uninervis

Halodule se řadí mezi mořské trávy s nevětvenými kořeny. Z každého nodu vyrůstá jeden dlouhý kořen s průměrem kolem 0,5 mm, jenž je obrostlý kořenovými vlásky. Ty jsou dlouhé a tenké a rostou ze silné, ovšem tenkostěnné epidermis, která později někdy kolabuje. Zvětšené báze kořenových vlásků se rozšiřují až do exodermis (Bujang et al. 1999).

Exodermis je zesílená a dobře odlišitelná díky tlustým vnějším tangenciálním stěnám. Primární kůra *Halodule uninervis* se skládá asi z 3 vrstev tlustostěnných buněk s malými vzdušnými mezerami, ale neobsahuje žádné rozlišitelné vzdušné lakuny. Suberinová lamela v tangenciálních stěnách kořenových hypodermálních buněk značí přítomnost Casparyho proužků v antiklinálních stěnách. Mírně tlustostěnná endodermis obklopuje úzký, ale dobře viditelný střední válec (Barnabas 1994b).

6.2.2. *Cymodocea*

Každý nodus nese různé množství větvených kořenů (Kuo & den Hartog 2001).

Cymodocea nodosa

Na písčitém substrátu roste druh vytvářející 1 silně větvený kořen na nodus (Kuo & den Hartog 2001). *Cymodocea nodosa* obývá mělčiny, vzácně hloubky až do 40 m. Její habitaty bývají chráněny od většího vodního pohybu. Hustota jejich oddenků v travních porostech se pohybuje kolem 2 000 na m².

Ačkoliv je větší pravděpodobnost uchycení rodu *Cymodocea* v již zavedeném travním porostu než na holém substrátu, často funguje jako pionýrský druh na počátku sukcese (Terrados 1993). Po ní většinou přichází *Posidonia oceanica*, která využívá druh *Cymodocea nodosa* jakožto „matté“, tedy vrstvu mrtvých oddenků (Green & Short 2003).

Na rozdíl od *Posidonia oceanica* jsou její kořeny bez tlustostěnné hypodermis. V rhizodermis jakožto v kořenové kůře rostliny *Cymodocea nodosa* se nevyskytují viditelné houbové asociace (Vohník, Borovec & Kolařík 2015).

Cymodocea rotundata

Má 1-3 nepravidelně větvené kořeny na každý nodus (Kiswara *et al.* 2009).

Cymodocea serrulata

Každý nodus rhizomu dává vzniknout jednomu až dvěma větveným kořenům, jež jsou jen řídky osídleny krátkými kořenovými vlásky. Ty vyrůstají z tenkostěnné epidermis. V postarších kořenech už se ovšem nenacházejí vůbec. Exodermis je oproti epidermis tvořená vrstvami mírně zesílených polysacharidových stěn. Primární kůru lze rozdělit na tři zóny. Hypodermis složenou z 2 až 3 vrstev soudržných tlustostěnných buněk, střední kůru z pár vrstev zesílených buněk bez rozlišitelných vzdušných lakun a vnitřní kůru s několika vrstvami malých, kompaktních tlustostěnných buněk. Mírně zesílená endodermis poté obklopuje úzký střední válec (Kuo 1993). Výše zmíněná hypodermis složená z tlustostěnných buněk je jedním z předpokladů pro výskyt houbových asociací v kořenech této mořské trávy.

Cymodocea serrulata roste na korálovém písku na mělčinách. Její forma s krátkými výhonky, které jsou vyvýšeny nad sediment, může být adaptací na růst v hlubinách či v zakalených vodách (McMillan 1981).

Cymodocea angustata

Oddenek s 1 nevětveným kořenem na nodus (Kuo & den Hartog 2001).

6.2.3. *Syringodium*

Každý nodus má 1 až 2 větvené kořeny (Kuo & den Hartog 2001).

Syringodium filiforme

Umí úspěšně a rychle kolonizovat čistý písek (Short 1985).

Syringodium isoetifolium

Každý oddenek nese jeden až dva krátké a velmi větvené kořeny poseté množstvím dlouhých a útlých kořenových vlásků, které rostou z epidermis s lehce zesílenými stěnami. Celá endodermis také působí větší. Epidermální buňky starších kořenů začínají ukládat tanin a jejich stěny dále tloustnou. Projdou procesem lignifikace a zvýší se u nich obsah polysacharidů. Exodermální buňky jsou malé, ovšem silnostěnné. Střední lamela těchto buněk autofluoreskuje, pravděpodobně též obsahuje suberinovou lamelu (Kuo 1993).

Primární kůru můžeme rozlišit na tři zóny, podobně jako u mnoha dalších mořských trav. Vnější kůru tvoří kompaktní buňky se silnými stěnami. Dohromady jsou jich asi 2 až 3 vrstvy.

Střední vrstvu vytváří 2 až 3 vrstvy tenkostěnných, nepravidelných buněk, které dále dávají vznik dobře pozorovatelným, nepravidelným vzdušným lakunám. Vnitřní vrstva primární kůry má také 2 až 3 vrstvy malých tenkostěnných a kompaktních buněk. Poměrně velký střední válec je obklopen nápadnou endodermis s uniformními středně tlustými stěnami (Kuo 1993).

6.2.4. *Thalassodendron*

Rod *Thalassodendron* disponuje jedním nebo více robustními dřevnatými, vzácně sympodiálně větvenými kořeny na každý nodus (Kuo & den Hartog 2001). Mají leskle černý povrch částečně pokrytý kořenovými vlásky, ovšem pouze v okolí kořenové špičky. *Thalassodendron* je obecně asociovaný s pevným podkladem, často se vyskytuje na skálách. Jeho kořeny totiž umí penetrovat do mezer v tvrdých podlažích vápenitých útesů (Hemminga & Duarte 2000).

Thalassodendron ciliatum

Tento druh má robustní oddenek s 1-5 hnědavými, dřevnatými, velmi větvenými kořeny na každý čtvrtý nodus (Kuo & den Hartog 2001).

Thalassodendron pachyrhizum

U tohoto druhu je přítomen robustní oddenek se 2 silnými, tvrdě dřevnatými kořeny, které na suchu černají. Kořeny nese každý čtvrtý nodus (Kuo & den Hartog 2001).

6.2.5. Amphibolis

Každý nodus nese 1-2 drátovité, hojně sympodiálně větvené kořeny (Kuo & den Hartog 2001). Kořeny *Amphibolis* nemají žádné kořenové vlásky a jsou asociované s pevným, často skalnatým povrchem (Paling & McComb 2000).

Amphibolis antarctica

Oddenky s 1, vzácně 2 větvenými kořeny na nodus (Kuo & den Hartog 2001).

Amphibolis griffithii

Oddenek s 1, vzácně 2 větvenými kořeny na nodus (Kuo & den Hartog 2001).

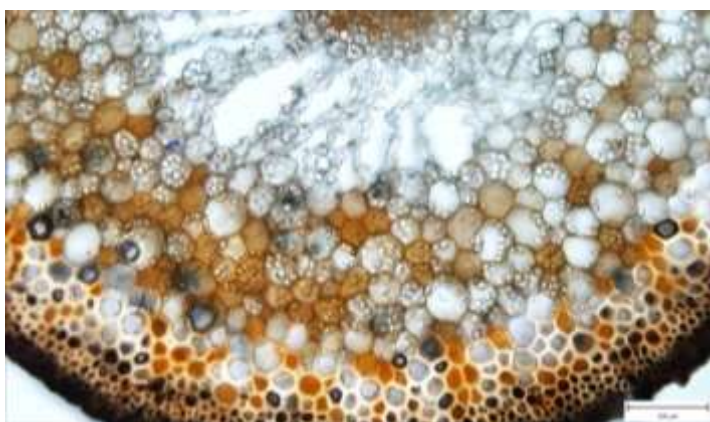
6.3. Posidoniaceae

Z každého nodu rostou 1-2 větvené nebo nevětvené kořeny. Kořeny rodu *Posidonia* jsou tlusté, měkké a značně větvené, ale kořenové vlásky jsou vzácné a obvykle ve spojení s písčitém substrátem (Kuo & den Hartog 2001).

6.3.1. Posidonia

Posidonia oceanica

Žije v hloubce do 45 m, kde je ukotvena na skalnatém či písčitém povrchu. Nevyskytuje se v ústí řek. Na jednom metru čtverečním můžeme zpravidla potkat kolem 1000 výhonků. Ty přirůstají průměrně o 1- 7 cm za rok (Pergent *et al.* 1997). Vyznačuje se pomalým rozkladem oddenků, které tvoří v substrátu rostlin vrstvu, tzv. matté. Pohlavní rozmnožování není u tohoto druhu mořské trávy časté (Green & Short 2003).



Obrázek 6: Řez kořenem posidonie Neptunovy. Foto © Martin Vohník

Kořeny posidonie Neptunovy sestávají z primárního kořene a až čtyř kořenů adventivních na nodus. Mají vícevrstevnou hypodermis plnou silnostěnných buněk, které přiléhají na širokou vrstvu primární kůry, viz obrázek 6, a úzký střední válec. Dobře odlišitelná endodermis byla pozorována pouze u primárního kořene, kdežto diferencovaný xylém byl nalezen výlučně u adventivních kořenů, (Belzunce *et al.* 2008). Ovšem

není zřejmé, do jaké míry se tyto dva kořenové typy liší - na základě různého stáří či odlišné role v příjmu vody či živin. Celkově se kořenový systém druhu *Posidonia oceanica* skládá z vícera rychle rostoucích kořenů, které jsou silné, ovšem velmi flexibilní kvůli velkému podílu kortikálního pletiva. Dále jsou posíleny vícevrstevnou hypodermis, což usnadňuje počáteční ukotvení a usazování (Belzunce *et al.* 2008).

Apex kořene u primárních i adventivních kořenů má velmi dobře definovanou kořenovou čepičku, která zakrývá apikální meristém. U těchto dvou typů kořenů se však čepička liší. U adventivního kořene se skládá z výrazně kuželovité masy buněk, která je rozšířena ještě asi 200 - 400 μm pod apikální meristém. Oproti tomu primární kořen má méně nápadnou kořenovou čepičku, která je rozšířena cca 110 - 170 μm od rozhraní kořenové čepičky a kořenového apikálního meristému. Obecně mají buňky kořenové čepičky velké jádro a tenké stěny, ovšem bez obsahu škrobových zrn, jak by bylo obvyklé u *Posidonia australis* (Kuo & Cambridge 1978).

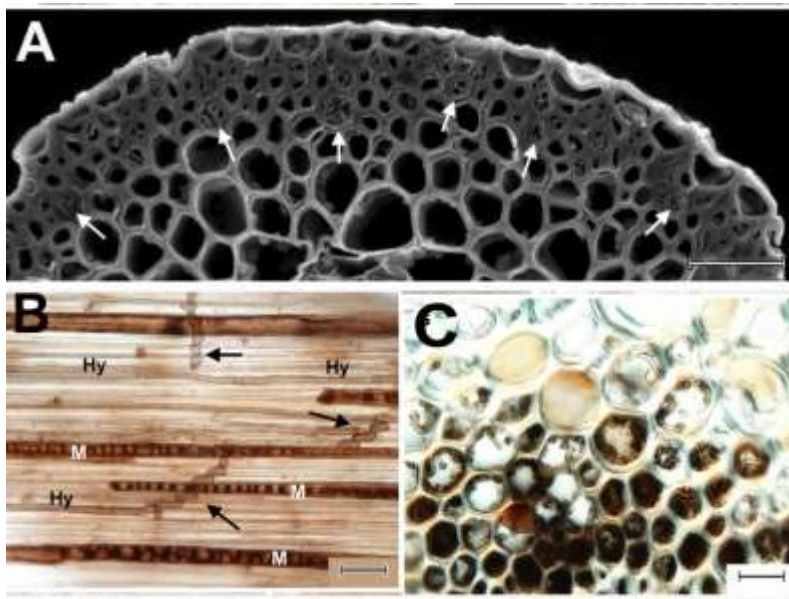
U adventivních kořenů je meristemická oblast umístěná těsně za kořenovou čepičkou větší, s více vrstvami apikálních iniciál a obsahující hustěji barvitelné jádro než u primárního kořene (Belzunce *et al.* 2008).

Vnější část kořene obou typů je složena z epidermis obsahující jedinou vrstvu tenkostěnných tangenciálně se prodlužujících a relativně velkých buněk. Kořenové vlásky dosahující maximálně 300 μm se zakládají v epidermálních buňkách na roztroušených, oddělených pozicích kolem kořenového obvodu. Oba typy kořenů vykazují výraznou převahu primární kůry v jejich struktuře. U obou je tato primární kůra tvořena tenkostěnnými parenchymatickými buňkami, které jsou přibližně isodiametrické. V tomto pletivu se nevyskytují žádné vzdušné lakuny ani škrobová zrna (Belzunce *et al.* 2008).

Vnější vrstvy buněk primární kůry představující hypodermis se skládají z kompaktních vrstev hexagonálních buněk, které jsou menší než ostatní kortikální buňky. V primárním kořenu je hypodermis rozsáhlejší, obvykle z více buněčných vrstev než adventivní kořeny. Stěny hypodermálních buněk jsou významně silnější, zvláště v primárním kořeni. Také jsou histochemicky odlišné od ostatních kortikálních buněk (Belzunce *et al.* 2008). Hypodermis je místem houbových kolonizací. Ty se tam nacházejí intracelulárně v podobě mikrosklerocií nebo intercelulárně jako tenké hyfy (Vohník, Borovec, Župan, *et al.* 2015).

Endodermis primárního kořene je zpočátku dobře rozlišitelná, jakožto řádek malých buněk s radiálním zesílením na stěně okolo středního válce. V adventivních kořenech byla ovšem endodermis jen těžko k nalezení. V adventivních kořenech jsou také xylémové elementy v polyarchním uspořádání s diferencovanými sekundárními dobře viditelnými stěnami. Na rozdíl od vodivých pletiv v primárních kořenech, které nejsou příliš zřetelné (Romero *et al.* 1994).

Mykoflora druhu *Posidonia oceanica* pochází hlavně z *Ascomycota*. Patří sem hlavně *Penicillium*, *Cladosporium* a *Acremonium*. Jsou schopny produkovat ligninolytické a tanninolytické enzymy užitečné k degradaci a následné detoxifikaci lignocelulóзовých zbytků v přítomnosti vysokých koncentrací solí (Panno et al. 2013). Ačkoliv je diverzita těchto mykobiontů relativně nízká, stojí za zmínku. Dominantním druhem napříč lokacemi ve Středozezemním moři je dosud nepopsaná houba z čeledi *Aigialaceae* (*Pleosporales*, *Ascomycota*). Většinou okupovala hypodermis a připomínala mikrosklerocia všudypřítomných suchozemských DSE- dark septate endophytes. Jednou ze zvláštností této symbiózy je skutečnost, že hyfy endofyta jsou přítomny pouze v kořenové hypodermis, což je vlastnost, která dosud nebyla u rostlin popsána. Zdá se také, že přítomnost endofytické



Obrázek 7: Anatomie kořenů posidonie Neptunovy (*Posidonia oceanica*) kolonizovaných DSE
 Fotografie: © Martin Vohník, vlastní zpracování. **A:** Příčný řez vnějšími vrstvami kolonizovaného kořenu. Celá hypodermis je kolonizována intracelulárními mikrosklerocii (naznačeno šipkami). Primární kůra a rhizodermis kolonizovány nejsou. Chybí hyfový obal. SEM, měřítko = 50 μm . **B:** Hypodermis kořene kolonizovaná lehce až silně melanizovanými hyfami (Hy). Šipky ukazují na nově kolonizující hyfy a intracelulární prodloužená mikrosklerocia (M). Měřítko = 20 μm . **C:** Celá hypodermis a vnější části primární kůry jsou silně kolonizovány melanizovanými hyfami. Měřítko = 20 μm .

o první zmínku o této houbě v mořském prostředí, avšak nevyskytovala se dostatečně často na to, aby tento objev byl signifikantní (Vohník, Borovec & Kolařík 2015). Houbové kolonizace produkují na povrchu kořenů melanizované hyfy. Ty se nacházejí u živých i odumřelých kořenů, avšak zdali se jedná o kolonizaci již mrtvého kořene, nebo k odumření dochází následkem kolonizace, není známo (Vohník, Borovec, Župan, et al. 2015).

asociace je negativně korelována s přítomností kořenových vlásků, jak je běžné u suchozemských mykorhizních symbióz. Tedy přítomnost vyvinuté hypodermis a naopak nepřítomnost kořenového vlášení by mohly signalizovat kolonizaci kořene houbovými symbionty (Vohník, Borovec & Kolařík 2015).

Druhým nejčastějším mykobiontem izolovaným v této studii byla dosud nepopsaná houba z řádu *Lulworthiales* (*Lulworthiales* sp. MV-2012). Třetím nejčastějším mykobiontem byl bazidiomycet *F. torulosa*, detekovaný však pouze jako jediný izolát. Jednalo se

Posidonia australis

Tento druh mořské trávy se nachází na místech s vyšší mírou sedimentace. Možná právě proto je růst jejích kořenů rychlejší než u příbuzného druhu *Posidonia sinuosa*. Přestože anatomicky jsou si tyto dva druhy velmi podobné, ve smíšených populacích *Posidonia australis* jasně dominuje (Cambridge & Kuo 1982a). Právě díky této anatomické podobnosti usuzují, že by se v jejích kořenech mohly nacházet houbové asociace.

Posidonia sinuosa

P. sinuosa dominuje na stanovištích s omezeným přísunem písku, což nejspíše souvisí s limitací růstu jejích oddenků. Roste na pobřeží Západní a Jižní Austrálie, kde pod vodou tvoří mnohakilometrové louky v krytých mořských zálivech. Tvoří smíšené populace s *P. australis*. Ta má anatomicky velmi podobnou kořenovou soustavu, ovšem mnohem jemněji dělenou. Na rhizomech vyrůstají kořeny s pravidelností asi jeden kořen na nodus, ovšem pokud nejsou jednotlivé nody dostatečně vzdálené, kořenů je mnohem méně.

Velikost kořenů úzce souvisí s typem substrátu. Většinou se pohybuje kolem 20 cm, ovšem při kolonizaci čistě písčitého substrátu, jsou kořeny mnohem delší. Také jsou bílé, čímž se obecně vyznačují mladé kořeny tohoto druhu, a jsou téměř nevětvené. S přibývajícím stářím kořeny tmavnou, zbarvují se do až červenohněda. V již kolonizovaném substrátu plném sítě starých oddenků a kořenů se začnou značně větvit (Cambridge & Kuo 1982b).

Stěny epidermálních buněk jsou tenké, ovšem lignifikované. Hypodermální stěny jsou silnější, obsahují hlavně hemicelulózy a celulózy. Jejich lamela je dobře rozlišitelná. Kortikální pletivo je plné velkých vzdušných lakun. Endodermis obklopující střední válec má Casparyho proužky a lignifikované stěny (Cambridge & Kuo 1982a).

6.4. Hydrocharitaceae

6.4.1. *Enhalus*

Kořeny tohoto rodu se vyznačují svojí hrubostí. Jsou nevětvené s několika malými kořenovými vlásky. Rostou na bahnitém substrátu a jsou měkké (Kuo & den Hartog 2001).

Enhalus acoroides

Tento druh má četné silně dužnaté a silné kořeny (Kiswara *et al.* 2009).

6.4.2. *Thalassia*

Bahnité substráty často obývá rod *Thalassia*. Na každém nodu vytváří jeden či více nevětvených kořenů, které jsou pokryty četnými kořenovými vlásky (Kuo & den Hartog 2001). Její kořeny patrně nejsou osídleny mykorhizními symbiózami, alespoň ne u druhu *Thalassia testudinum* (Nielsen et al. 1999).

Thalassia hemprichii

Thalassia hemprichii roste v přílivových mělčinách, kde v hloubce kolem 4 m tvoří smíšené louky s rodem *Halophila* (McMillan 1981).

Kuo (1993) popsal její kořenovou soustavu, a tím ozřejmil význam některých struktur. Obvykle jednotlivě, ovšem ne zřídkakdy po dvou vyrůstají z nodů nevětvené kořeny obalené kořenovými vlásky. Ty pocházejí z kořenové epidermis. Jejich báze v ní umístěné vytváří trichoblast zapadlý v exodermis. S přibývajícím stářím kořenů houstnou buňky exodermis, stávají se kompaktnějšími a tím celá exodermis lépe odlišenou od ostatních vrstev.

Primární kůra je u mladých kořenů tvořena z přibližně pěti vrstev kortikálních buněk různých velikostí, ovšem jednotlivé zóny nejsou rozeznatelné. U dospělých kořenů je zřetelně odlišená střední vrstva s lakunami, které jsou vymezeny zborcenými deskami buněk. Tato vrstva též obsahuje buňky s taninem. Uprostřed kořene je úzký střední válec. Endodermis, která tento střední válec obklopuje, má mírně zhoustlé stěny, dobře viditelné po celou dobu života kořene (Kuo 1993).

6.4.3. *Halophila*

Tento rod vytváří na každém nodu jeden nevětvený kořen, který je důkladně pokryt kořenovými vlásky. Tato adaptace umožňuje rodu *Halophila* penetrovat do různých druhů substrátu, často do písčitého (Kuo & den Hartog 2001).

Halophila ovalis

Jeden kořen hustě pokrytý kořenovými vlásky na nodus - tak vypadá kořenová soustava u *Halophila ovalis*. Vlázky u ní zvyšují efektivitu absorpce až dvojnásobně, jak tvrdí Roberts (1985). Epidermální buňky produkující kořenové vlázky obsahují více cytoplasmy, Golgiho tělísek a endoplazmatického retikula, než buňky bez vlásků. Tyto vlázky tvořící buňky mají také více plasmodesmat propojujících je s vnější kortikální vrstvou. Z tohoto faktu odvozuje Roberts (1985), že hrají důležitější roli v příjmu a výměně živin než epidermální buňky bez kořenových vlásků. Na rozdíl od stěn u exodermálních buněk nemají epidermální buňky u *Halophila ovalis* stěnové labyrinty.

Kořenové vlásky produkuje 39% kořenových epidermálních buněk, což má za následek zvýšení efektivity kořenového povrchu o 215%. Navíc epidermální buňky, které produkují kořenové vlásky, obsahují více cytoplasmy než sousední buňky, které je neprodukují.

Halophila stipulacea

Halophila stipulacea vyniká hustotou rhizomů. Několikrát v tomto ohledu převyšuje ostatní druhy mořských trav Středozemního moře, na mělčinách totiž dosahuje density až 19 000 oddenků na m². Green (2003) též uvádí, že se může nacházet až v hloubce 25 m, ovšem je vázána na písčité a bahnitý substrát. Hojně se tedy vyskytuje na pobřeží.

Halophila beccarii Aschers

Vzrůstem spíše menší tráva obývá mělké vody v ústí řek nebo na místech chráněných od mořských proudů. Útlým, plíživým se rhizomem, ze kterého vyrůstá jediný kořen, je ukotvena v bahnitěm nebo písčitém substrátu, nejhojněji v hloubce do 1,7 m. Tvoří buď samostatné porosty nebo společenstva s druhy *Halophila ovata* a *Halodule uninervis*. Má vyšší hustotu oddenků, asi 3 600 na m² (Parthasarathy *et al.* 1988).

Halophila tricostata

Halophila tricostata nese nevětvený kořen na každém nodu (Kuo & den Hartog 2001).

6.5. Ruppiaaceae

6.5.1. Ruppia

Ruppia maritima a *Ruppia cirrhosa*

S velkými výkyvy salinity se umí vypořádat druhy *Ruppia* obývající stanoviště bohatá na organický materiál, bahnitě a jílovité sedimenty (Mannino *et al.* 2015). *Ruppia* se omezuje na mělké vody, třeba pobřežní brakické vody nebo laguny. Dokonce má zastoupení i ve vnitrozemí. Její mělké kořeny ovšem nejsou příliš vhodné do přílivových zón (Bigley & Harrison 1986).

U těchto druhů často dochází k taxonomickým nepřesnostem, na vině je jejich velmi zjednodušená morfologie a vysoká plasticita fenotypu (Mannino *et al.* 2015). Ovšem nad zařazením rodu *Ruppia* do systému mořských trav se ještě vznáší velký otazník, jak už bylo dříve zmíněno.

7. Závěr

Tato práce poskytla základní systematický souhrn anatomických a morfologických poznatků o kořenových soustavách mořských trav. Kořeny mořských trav se velmi liší ve velikosti i tvaru (Duarte *et al.* 1998), epidermis některých kořenů je lignifikovaná a některé druhy si dokonce vyvinuly robustní pevné kořeny, například *Amphibolis* a *Thalassodendron*. Určité druhy mají nevětvené kořeny, třeba *Enhalus acoroides*, jiné jsou hustě větvené, například rody *Halodule*, *Syringodium* či *Cymodocea*. Přítomnost kořenových vlásků se také liší u různých mořských trav. Často chybí u druhů s tlustými kořeny (Larkum *et al.* 1989).

Detailnější popisy kořenových soustav jednotlivých mořských trav však v současné odborné literatuře téměř chybí. Z nashromážděných poznatků sjednocených do tabulky v příloze 1 usuzuji, že by se kořenové houbové asociace mohly vyskytovat v kořenech druhů *Posidonia australis* a *Cymodocea serrulata*, neboť jsou tyto druhy vybaveny příhodnou vrstvou hypodermis, nemají významné množství kořenových vlásků a prostředím, ve kterém žijí, konkrétně svým substrátem, jsou podobné druhu *Posidonia oceanica*, u něhož byla houbová asociace s kořeny nalezena. Naopak nepředpokládám, že je možné nalézt takové asociace u rodu *Zostera*, jehož zástupci mají silně vyvinuté kořenové vlásky zastoupené ve velkém množství. U rodu *Phyllospadix* se svojí převážně zvětšenou hypodermis by se houbové asociace s kořeny předpokládat daly, avšak substrát, v němž se nacházejí, není příliš vhodný.

Z příloh 4 a 5 uvádějících počty odborných článků o mořských travách a následně počty odborných článků zabývajících se přímo jejich kořeny je patrné, že více než polovina druhů mořských trav na své detailnější popsání teprve čeká. Přesto, že se situace za posledních dvacet let zlepšila, predikce existence houbových asociací je zhruba u poloviny druhů téměř nemožná.

Ze systematizovaných výsledků práce je možné vyvodit mnoho dalších konkrétních a dobře vymezených možností budoucího výzkumu. Můžeme předpokládat, že detailnější popis většího množství druhů povede k hlubšímu poznání mořských ekosystémů.

Přílohy

Příloha 1: Dostupné poznatky k jednotlivým druhům mořských trav	28
Příloha 2: Biodiverzita známých druhů mořských trav	31
Příloha 3: Světová distribuce mořských trav.....	32
Příloha 4: Počet studií vydaných v rozmezí let 1989 – 1997.....	33
Příloha 5: Počet studií do roku 2015.	34
Příloha 6: Tabulka shrnující počty studií	35

Příloha 1: Dostupné poznatky k jednotlivým druhům mořských trav

Tabulka přehledně shrnuje dostupné poznatky o typu substrátu, oblasti výskytu a prezenci kořenové vlášení, větvení a hypodermis. Data nedohledatelná v současné odborné literatuře jsou reprezentována prázdným políčkem (Hemminga & Duarte 2000).

Mořská tráva	substrát	oblast	vlášení	větvení	hypodermis
ZOSTERACEAE			dlouhé, mnoho	ne	
<i>Zostera</i>	bahnitý, písčitý				
<i>Zostera marina</i>	bahnitý, písčitý	S. Atlantik, Mediterrán, Z. a V. Pacifik	nepříliš vyvinuté		
<i>Zostera caespitosa</i>	šterkovitý				
<i>Zostera caulescens</i>	bahnitý, písčitý	mírný Z. Pacifik			
<i>Zostera asiatica</i>	písčitý	mírný Z. Pacifik			
<i>Zostera angustifolia</i>					
<i>Zostera chilensis</i>	skalnatý, písčitý				
<i>Zostera nigricaulis</i>	písčitý				
<i>Zostera noltii</i>	písčitý, bahnitý	S. Atlantik, Mediterrán			
<i>Zostera polychlamys</i>	písčitý, bahnitý				
<i>Zostera tasmanica</i>	písčitý, bahnitý				
<i>Z. subgenus Zosterella</i>					
<i>Zostera japonica</i>	bahnitý, písčitý	mírný Z. Pacifik			
<i>Zostera capensis</i>	bahnitý	Jih Austrálie	nápadné		ano
<i>Zostera capricorni</i>	písčitý, bahnitý	Jih Austrálie			
<i>Zostera muelleri</i>	písčitý, bahnitý	Jih Austrálie			
<i>Zostera mucronata</i>	písčitý, bahnitý	Jih Austrálie			
<i>Zostera novazelandica</i>		Nový Zéland			
<i>Phyllospadix</i>			hustě	ne	
<i>Phyllospadix scouleri</i>	skalnatý	mírný V. Pacifik	hojně	ne	zvětšená
<i>Phyllospadix torreyi</i>	skalnatý	mírný V. Pacifik		ne	
<i>Phyllospadix serrulatus</i>	skalnatý	mírný V.			

		Pacifik			
<i>Phyllospadix iwatensis</i>	skalnatý	mírný Z. Pacifik			zvětšená
<i>P. japonicus</i>	skalnatý	mírný Z. Pacifik			zvětšená
<i>P. juzepcukii</i>					
<i>Heterozostera</i>	bahnitý, písčítý				
<i>H. tasmanica</i>	písčítý	Jih Austrálie	ano		
<i>H. polychlamis</i>					
<i>H. nigricaulis</i>	písčítý		ano		
<i>H. chilensis</i>					
CYMODOCEACEAE	korálový písek		málo	středně	
<i>Halodule</i>	písčítý	tropické pobřeží		ne	
<i>H. uninervis</i>	písčítý	Indo - Pacifik	ano	ne	
<i>H. beaudettei</i>	písčítý, bahnitý				
<i>H. wrightii</i>	písčítý, bahnitý	Karibik			
<i>H. bermudensis</i>					
<i>H. ciliata</i>					
<i>H. pinifolia</i>	jemný písek	Indo - Pacifik			
<i>H. emarginata</i>	jemný písek				
<i>Cymodocea</i>	písčítý	tropické pobřeží		ano	
<i>C. nodosa</i>	písčítý	Mediterrán		ano	nemá
<i>C. rotundata</i>	písčítý	Indo - Pacifik		ano	
<i>C. serrulata</i>	korálový písek	Indo - Pacifik	řídce	ano	Mírně zvětšená
<i>C. angustata</i>		Indo - Pacifik		ne	
<i>Syringodium</i>		tropické pobřeží		ano	
<i>S. filiforme</i>	písčítý, bahnitý	Karibik			
<i>S. isoetifolium</i>	bahnitý, jemný písek	Indo - Pacifik	ano	ano velmi	vícevrstevná
<i>Thalassodendron</i>		tropické pobřeží	řídce	vzácně	
<i>T. ciliatum</i>	korálové fragmenty, písek	Indo - Pacifik		ano velmi	
<i>T. pachyrhizum</i>	písčítý, skalnatý	Jih Austrálie			
<i>T. leptocaulis</i>	skalnatý				

<i>Amphibolis</i>		Jih Austrálie	ne	ano	
<i>A. antarctica</i>	písčítý, skalnatý	Jih Austrálie		ano	
<i>A. griffithii</i>	písčítý, skalnatý	Jih Austrálie		ano	
POSIDONIACEAE					
<i>P. oceanica</i>	skalnatý, písčítý	Mediterrán	ano	ano	vícevrstevná
<i>P. australis</i>		Jih Austrálie	ano	ano	zvětšená
<i>P. sinuosa</i>	písčítý	Jih Austrálie		někdy	zvětšená
<i>P. angustifolia</i>	písčítý	Jih Austrálie			
<i>P. ostenfeldii</i>	písčítý	Jih Austrálie			
<i>P. robertsoniae</i>	písčítý	Jih Austrálie			
<i>P. coriacea</i>		Jih Austrálie			
<i>P. denhartogii</i>		Jih Austrálie			
<i>P. kirkmanii</i>		Jih Austrálie			
HYDROCHARITACEAE					
<i>Enhalus</i>	bahnitý	tropické pobřeží	málo	ne	
<i>E. acoroides</i>	bahnitý, písčítý	Indo - Pacifik			
<i>Thalassia</i>	bahnitý	tropické pobřeží	ano	ne	
<i>T. hemprichii</i>	bahnitý, písčítý, korálový písek	Indo - Pacifik	ano	ne	ano
<i>T. testudinum</i>	písčítý,m	Karibik			
<i>Halophila</i>			ano	ne	
<i>Halophila ssp. ovalis</i>	jemný písek	Indo - Pacifik	ano		ano
<i>H. ssp. bullosa</i>	písčítý				
<i>H. ssp. linearis</i>					
<i>H. ssp. ramamurthiana</i>					
<i>H. ovata</i>	písčítý	Indo - Pacifik			
<i>H. minor</i>					
<i>H. australis</i>	písčítý				
<i>H. hawaiiiana</i>		Indo - Pacifik			
<i>H. madagascariensis</i>					
<i>H. johnsonii</i>					
<i>H. stipulacea</i>	písčítý, bahnitý	Indo - Pacifik			
<i>H. decipiens</i>	korálová suť	Karibik			
<i>H. capricorni</i>	písčítý, bahnitý	Indo - Pacifik			
<i>H. beccarii</i>	bahnitý,	Indo - Pacifik			

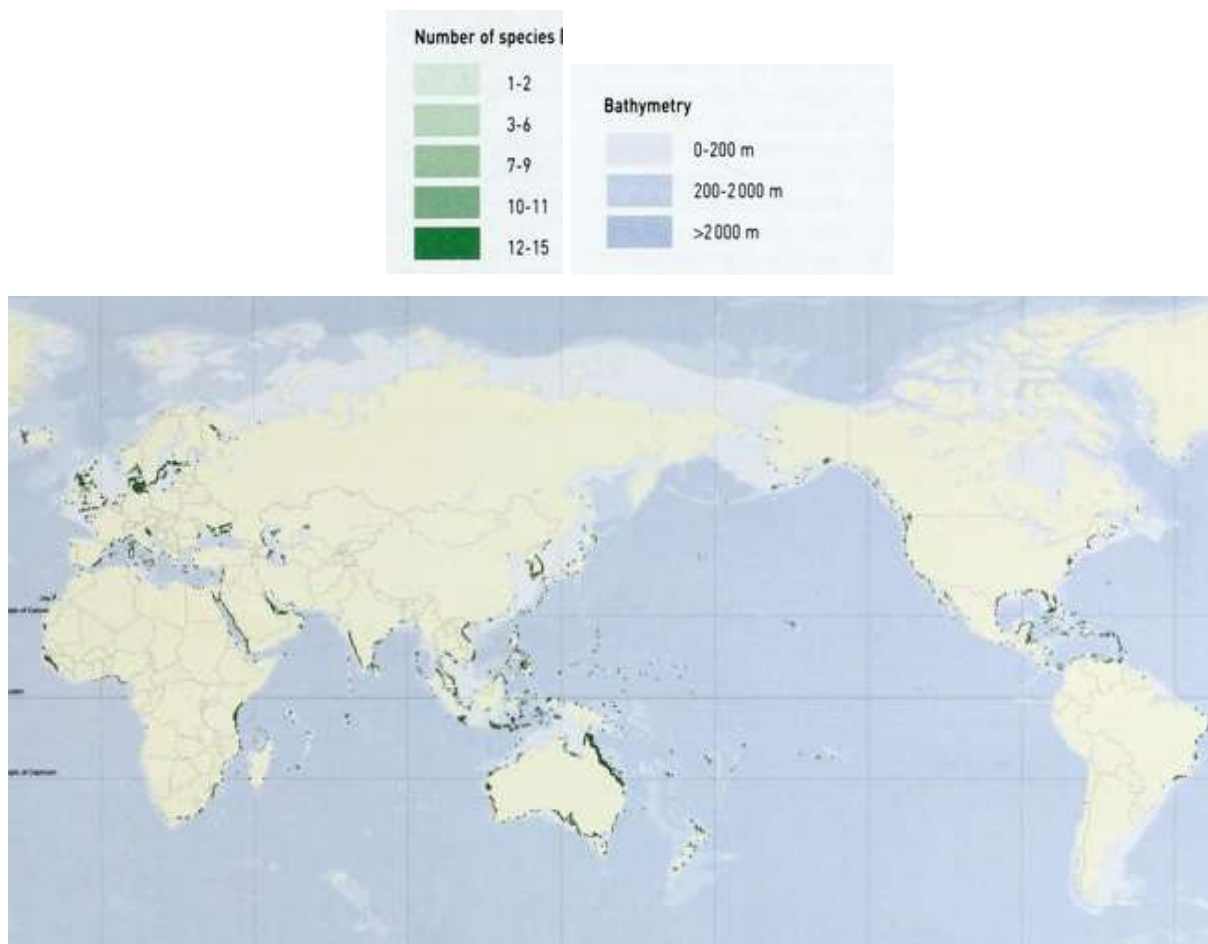
	bahnitý písek				
<i>H. spinulosa</i>	píščitý, bahnitý	Indo - Pacifik			
<i>H. tricostata</i>	jemné bahno			ne	
<i>H. engelmanni</i>	píščitý, bahnitý	Karibik			
<i>H. baillonis</i>					
RUPPIACEAE					
<i>Ruppia aff. Tuberosa</i>					
<i>Ruppia megacarpa</i>					
<i>Ruppia maritima</i>	bahnitý, píščitý				
ZANNICHELLIACEAE					
<i>Lepilaena</i>					
<i>Lepilaena marina</i>	bahnitý				

Příloha 2: Biodiverzita známých druhů mořských trav



Zdroj: Green & Short 2003, vlastní zpracování

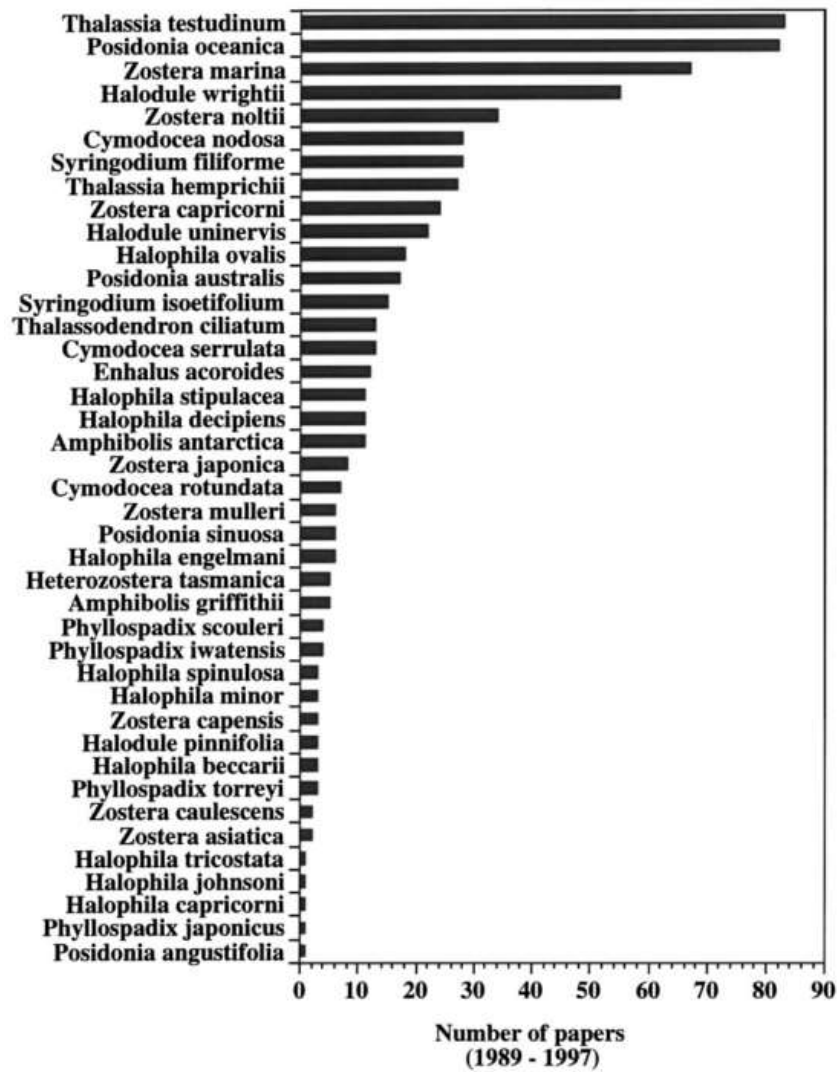




Příloha 3: Světová distribuce mořských trav.

Zdroj: Green & Short 2003, vlastní zpracování.

Příloha 4: Počet studií provedených na jednotlivé druhy mořských trav vydaných v rozmezí let 1989 – 1997.



Zdroj: (C. M. Duarte 1999)



Příloha 5: Počet studií provedených na jednotlivé druhy mořských trav do roku 2015.

Modře jsou uvedeny počty studií zabývajících se jakýmkoli aspekty mořských trav, červeně pak studie zabývajících se alespoň okrajově jejich kořenovými systémy.

Příloha 6: Tabulka shrnující počty studií zabývající se jednotlivými druhy mořských trav.

Druh	Počet studií o daném druhu	Počet studií o kořenové soustavě daného druhu
<i>Amphibolis antarctica</i>	24	0
<i>Amphibolis griffithii</i>	13	0
<i>Cymodocea angustata</i>	4	0
<i>Cymodocea nodosa</i>	157	24
<i>Cymodocea rotundata</i>	7	2
<i>Cymodocea serrulata</i>	20	3
<i>Enhalus acoroides</i>	28	2
<i>Halodule beaudettei</i>	0	0
<i>Halodule bermudensis</i>	0	0
<i>Halodule ciliata</i>	0	0
<i>Halodule emarginata</i>	0	0
<i>Halodule pinifolia</i>	5	0
<i>Halodule uninervis</i>	6	2
<i>Halodule wrightii</i>	82	14
<i>Halophila australis</i>	0	0
<i>Halophila baillonis</i>	2	0
<i>Halophila beccarii</i>	10	0
<i>Halophila capricorni</i>	1	0
<i>Halophila decipiens</i>	33	0
<i>Halophila engelmanni</i>	3	0
<i>Halophila hawaiiiana</i>	4	0
<i>Halophila johnsonii</i>	21	0
<i>Halophila madagascariensis</i>	0	0
<i>Halophila minor</i>	2	0
<i>Halophila ovata</i>	1	0
<i>Halophila spinulosa</i>	2	0
<i>Halophila ssp. bullosa</i>	0	0
<i>Halophila ssp. linearis</i>	0	0
<i>Halophila ssp. ovalis</i>	51	6

<i>Halophila ssp. ramamurthiana</i>	0	0
<i>Halophila stipulacea</i>	40	0
<i>Halophila tricostata</i>	2	1
<i>Heterozostera chilensis</i>	0	0
<i>Heterozostera nigricaulis</i>	0	0
<i>Heterozostera polychlamis</i>	0	0
<i>Heterozostera tasmanica</i>	19	3
<i>Lepilaena marina</i>	0	0
<i>Phyllospadix juzepcukii</i>	0	0
<i>Phyllospadix iwatensis</i>	8	1
<i>Phyllospadix japonicus</i>	6	0
<i>Phyllospadix scouleri</i>	8	1
<i>Phyllospadix serrulatus</i>	0	0
<i>Phyllospadix torreyi</i>	14	2
<i>Posidonia angustifolia</i>	1	0
<i>Posidonia australis</i>	69	3
<i>Posidonia coriacea</i>	6	1
<i>Posidonia denhartogii</i>	0	0
<i>Posidonia kirkmanii</i>	0	0
<i>Posidonia oceanica</i>	731	6
<i>Posidonia ostenfeldii</i>	2	0
<i>Posidonia robertsoniae</i>	0	0
<i>Posidonia sinuosa</i>	16	0
<i>Ruppia aff. Tuberosa</i>	1	0
<i>Ruppia maritima</i>	82	7
<i>Ruppia megacarpa</i>	6	0
<i>Syringodium filiforme</i>	41	1
<i>Syringodium isoetifolium</i>	14	1
<i>Thalassia hemprichii</i>	44	4
<i>Thalassia testudinum</i>	291	3
<i>Thalassodendron ciliatum</i>	25	3
<i>Thalassodendron leptocaula</i>	2	0
<i>Thalassodendron pachyrhizum</i>	2	0
<i>Zostera angustifolia</i>	0	0
<i>Zostera asiatica</i>	4	0

<i>Zostera caespitosa</i>	5	0
<i>Zostera capensis</i>	21	2
<i>Zostera capricorni</i>	50	5
<i>Zostera caulescens</i>	6	0
<i>Zostera chilensis</i>	1	0
<i>Zostera japonica</i>	51	2
<i>Zostera marina</i>	871	94
<i>Zostera mucronata</i>	0	0
<i>Zostera muelleri</i>	30	1
<i>Zostera nigricaulis</i>	1	0
<i>Zostera noltii</i>	145	29
<i>Zostera novaezelandica</i>	5	1
<i>Zostera polychlamys</i>	0	0
<i>Zostera</i> subgenus <i>Zosterella</i>	1	0
<i>Zostera tasmanica</i>	3	1

8. Seznam použité literatury

- Abbott, I.A. & Hollenberg, G.J., 1992. Marine algae of California. *Stanford University Press*.
- Badalamenti, F., Alagna, A. & Fici, S., 2015. Evidences of adaptive traits to rocky substrates undermine paradigm of habitat preference of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Scientific Reports*, 5, p.8804.
- Bach, U., 1998. Solid-state dye-sensitized mesoporous TiO₂ solar cells with high photon-to-electron conversion efficiencies. *Nature*, pp.583–585.
- Barnabas, A.D., 1994a. Anatomical, histochemical and ultrastructural features of the seagrass *Phyllospadix scouleri* hook. *Aquatic Botany*, 49(2-3), pp.167–182.
- Barnabas, A.D., 1994b. Apoplastic and symplastic pathways in leaves and roots of the seagrass *Halodule uninervis* (Forssk.) Aschers. *Aquatic Botany*, 47(2), pp.155–174.
- Barnabas, A.D., 1996. Casparian band-like structures in the root hypodermis of some aquatic angiosperms. *Aquatic Botany*, 55(3), pp.217–225.
- Barnabas, A.D. & Arnott, D.J., 1987. *Zostera capensis* setchell: root structure in relation to function. , 27, pp.309–322.
- Barnabas, A.D. & Arnott, H.J., 1987. *Zostera capensis* setchell: Root structure in relation to function. *Aquatic Botany*, 27(4), pp.309–322.
- Beer, S. et al., 2002. Inorganic carbon utilization in marine angiosperms (seagrasses). *Functional Plant Biology*, (29), pp.349–354.
- Belzunce, M., Navarro, R.M. & Rapoport, H.F., 2008. *Posidonia oceanica* seedling root structure and development. *Aquatic Botany*, 88(3), pp.203–210.
- Bigley, R.E. & Harrison, P.G., 1986. Shoot demography and morphology of *Zostera japonica* and *Ruppia maritima* from British Columbia, Canada. *Aquatic Botany*, 24(1), pp.69–82.
- Brouns, J.J.W.M., 1987. Growth patterns in some indo-west-pacific seagrasses. *Aquatic Botany*, 28(1), pp.39–61.
- Brundrett M., 2006. Understanding the roles of multifunctional mycorrhizal and endophytic fungi. In: Schulz B, Boyle C, Sieber TN, editors. Microbial root endophytes. Soil Microbiology. Berlin: Springer. *Berlin: Springer*, pp.179–190.

- Buia, M.C. & Mazzella, L., 1991. Reproductive phenology of the Mediterranean seagrasses *Posidonia oceanica* (L.) Delile, *Cymodocea nodosa* (Ucria) Aschers., and *Zostera noltii* Hornem. *Aquatic Botany*, 40(4), pp.343–362.
- Bujang, J.S. et al., 1999. Halodule species from Malaysia — distribution and morphological variation. *Aquatic Botany*, 65(1-4), pp.33–45.
- Burkholder, J.M., Mason, K.M. & H.B., G.J., 1992. Water-column nitrate enrichment promotes decline of eelgrass *Zostera marina*: evidence from seasonal mesocosm experiment. *Marine Ecology Progress Series*, (81), pp.78–163.
- Cambridge, M.L. & Kuo, J., 1982a. Morphology, anatomy and histochemistry of the Australian seagrasses of the genus *Posidonia* König (Posidoniaceae) III. *Posidonia sinuosa* Cambridge & Kuo. *Aquatic Botany*, 14, pp.1–14.
- Cambridge, M.L. & Kuo, J., 1982b. Morphology, anatomy and histochemistry of the Australian seagrasses of the genus *Posidonia* König (Posidoniaceae) III. *Posidonia sinuosa* Cambridge & Kuo. *Aquatic Botany*, 14, pp.1–14.
- Cooper, L.W. & McRoy, C.P., 1988. Anatomical adaptations to rocky substrates and surf exposure by the seagrass genus *Phyllospadix*. *Aquatic Botany*, 32(4), pp.365–381.
- Cormack, R.G.H., 1962. Development of root hairs in angiosperms. II. *Bot. Rev.*, (28), pp.446–464.
- Cuomo, V. et al., 1985. Fungal flora of *Posidonia oceanica* and its ecological significance. *Transactions of the British Mycological Society*, 84(1), pp.35–40.
- Duarte, C.M. et al., 1994. Reconstruction of seagrass dynamics: age determinations and associated tools for the seagrass ecologist. *Marine Ecology Progress Series*, (107), pp.195–209.
- Duarte, C.M. et al., 1998. Root production and belowground seagrass biomass. *Marine Ecology Progress Series*, 171, pp.97–108.
- Duarte, C.M., 1999. Seagrass ecology at the turn of the millenium: challenges for the new century. *Aquatic Botany*, 65, pp.7–20.
- Duarte, C.M., 1999. Seagrass ecology at the turn of the millennium: challenges for the new century. *Aquatic Botany*, 65(1-4), pp.7–20.
- Duarte, C.M. & Chiscano, C.L., 1999. Seagrass biomass and production: a reassessment. *Aquatic Botany*, (65), pp.74–159.
- Van Duin, W.E., Rozema, J. & Ernst, W.H.O., 1990. Seasonal and spatial variation in the occurrence of vesicular-arbuscular (VA) mycorrhiza in salt marsh plants. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 29(1-4), pp.107–110.

- Dunton, K.H. & Tomasko, D.A., 1994. In-situ photosynthesis in the seagrass *Halodule wrightii* in a hypersaline subtropical lagoon. *Marine Ecology Progress Series*, (107), pp.281–293.
- Enstone, D.E. & Peterson, C. a., 1998. Effects of exposure to humid air on epidermal viability and suberin deposition in maize (*Zea mays* L.) roots. *Plant, Cell and Environment*, 21(8), pp.837–844.
- Erfteimeijer, P.L. a & Middelburg, J.J., 1993. Sediment-nutrient interactions in tropical seagrass beds - A comparison between a terrigenous and a carbonate sedimentary environment in south Sulawesi (Indonesia). *Marine Ecology Progress Series*, 102(1-2), pp.187–198.
- Ferdie, M. & Fourqurean, J.W., 2004. Responses of seagrass communities to fertilization along a gradient of relative availability of nitrogen and phosphorus in a carbonate environment. *Limnology and Oceanography*, (49), pp.2082–2094.
- Fourqurean, J.W. & Zieman, J.C., 1991. Photosynthesis, respiration and whole plant carbon budget of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Marine Ecology Progress Series*, (69), pp.161–170.
- Green, E.P. & Short, F.T., 2003. *World Atlas of Seagrasses* Prepared b., Berkeley, USA: University of California Press.
- Gunning, B.E.S. & Pate, J.S., 1969. Transfer cells" plant cells with wall ingrowths, specialized in relation to short distance transport of solutes—their occurrence, structure, and development. *Protoplasma*, (68.1-2), pp.107–133.
- Harrison, P.G. & Bigley, R.E., 1982. The recent introduction of the seagrass *Zostera japonica* Aschers. and Graebn. to the Pacific coast of North America. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, (39), pp.1642–1648.
- Den Hartog, C., 1977. Structure, function and classification in seagrass communities. In *Seagrass ecosystems: a scientific perspective*. pp. 89–121.
- Den Hartog, C., 1970. The sea-grasses of the world. *Afd. Natuurkunde*, p.275.
- Hemminga, M., 1998. The root/rhizome system of seagrasses: an asset and a burden. *Journal of Sea Research*, (39), pp.96–183.
- Hemminga, M. & Duarte, C.M., 2000. *Seagrass Ecology*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Hough, R.A. & Wetzel, R.G., 1977. Photosynthetic pathways of some aquatic plants. *Aquatic Botany*, 3, pp.297–313.

- Chambers, P.A. et al., 2008. Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater. *Hydrobiologia*, 595(1), pp.9–26.
- John, T.V. St., 1979. Root size, root hairs and mycorrhizal infection: a re-examination of Baylis's hypothesis with tropical trees.
- Jones, G.E.B., 2011. Fifty years of marine mycology. *Fungal Diversity*, 50, pp.73–112.
- Van Katwijk, M.M. et al., 1997. Ammonium toxicity in eelgrass *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series*, (157), pp.73–159.
- Khan, A.G. & Belik, M., 1995. Occurrence and Ecological Significance of Mycorrhizal Symbiosis in Aquatic Plants.
- Kiswara, W. et al., 2009. Root architecture of six tropical seagrass species, growing in three contrasting habitats in Indonesian waters. *Aquatic Botany*, 90(3), pp.235–245.
- Kopalová, K., 2012. Benthic diatoms (Bacillariophyta) from seepages and streams on James Ross Island (NW Weddell Sea, Antarctica). *Plant Ecology and Evolution*, 145(2), pp.190–208.
- Kraemer, G.P. & ALberte, R.S., 1993. Age-related patterns of metabolism and biomass in subterranean tissues of *Zostera-marina* (eelgrass). *Marine Ecology Progress Series*, (95), pp.193–203.
- Kuo, J., 1993. Root anatomy and rhizosphere ultrastructure in tropical seagrasses. *Marine and Freshwater Research*, (44(1)), pp.75–84.
- Kuo, J., 1984. Structural aspects of apoplast fungal hyphae in a marine angiosperm, *Zostera muelleri* Irmisch ex Aschers.(Zosteraceae). *Protoplasma*, (121.1-2), pp.1–7.
- Kuo, J., 1983. The Nacreous Walls of Sieve Elements in Seagrasses. *American Journal of Botany*, 70(2), p.159.
- Kuo, J. & Cambridge, M.L., 1978. Morphology, anatomy and histochemistry of the Australian seagrasses of the genus *Posidonia* könig (posidoniaceae). II. Rhizome and root of *Posidonia australis* Hook. f. *Aquatic Botany*, 5, pp.191–206.
- Kuo, J. & Cambridge, M.L., 1978. Morphology, anatomy and histochemistry of the Australian seagrasses of the genus *Posidonia* konig I rhizome and root of *posidonia australis* hook f. , 5, pp.191–206.
- Kuo, J. & den Hartog, C., 2001. *Global Seagrass Research Methods*, Elsevier.
- Kuo, J. & McComb, A.J., 1998. *Seagrass taxonomy, structure and development*. In *Biology of Seagrasses* S. A. Larkum, A.W.D., McComb, A.J., Sheperd, ed., Amsterdam: Elsevier.

- Larkum, A.W.D. et al., 1989. Gaseous movement in seagrasses. In S. A. Larkum, A.W.D., McComb, A.J., Shepherd, ed. *Biology of Seagrasses*. Amsterdam: Elsevier, pp. 686–722.
- Larkum, A.W.D., Orth, R.J. & C.M., D., 2006. *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation* D. C. M. Larkum, A.W.D., Orth, R.J., ed., Dordrecht: Springer Verlag.
- Les, D.H., Cleland, M.A. & Waycott, M., 1997. Phylogenetic Studies in Alismatidae , II : Evolution of Marine Angiosperms (Seagrasses) and Hydrophily. , 22(3), pp.443–463.
- Mannino, A.M. et al., 2015. The genus *Ruppia* L. (Ruppiaceae) in the Mediterranean region: An overview. *Aquatic Botany*, 124, pp.1–9.
- Masini, R.J. & M., C.R., 1997. The photosynthetic responses to irradiance and temperature of four meadow-forming seagrasses. *Aquatic Botany*, (58.1), pp.21–36.
- McMillan, C., 1981. Morphological variation and isozymes under laboratory conditions in *Cymodocea serrulata*. *Aquatic Botany*, 10, pp.365–370.
- McRoy, C.P. & Helfferich, C., 1977. *Seagrass Ecosystems*, New York: Marcel Dekker.
- McRoy, C.P. & Lloyd, D.S., 1981. Comparative function and stability of macrophyte-based ecosystems. *Analysis of marine ecosystems*.
- Newell & Fell, 1982. Surface sterilization and the active mycoflora of leaves of a seagrass.
- Nielsen, S.L., Thingstrup, I. & Wigand, C., 1999. Apparent lack of vesicular ± arbuscular mycorrhiza (VAM) in the seagrasses *Zostera marina* L . and *Thalassia testudinum* Banks ex König. *Aquatic Botany*, 63, pp.261–266.
- Ovodova, R.G., Vaskovsky, V.E. & Ovodov, Y.S., 1968. The pectic substances of Zosteraceae. *Carbohydr. Res.*, (6), pp.328–332.
- Palacios, S.L. & Zimmerman, R.C., 2007. Response of eelgrass *Zostera marina* to CO₂ sub (2) enrichment: possible impacts of climate change and potential for remediation of coastal habitats. *Marine Ecology Progress Series*, (344), pp.1–13.
- Paling, E.I. & McComb, A.J., 2000. Autumn biomass, below-ground productivity, rhizome growth at bed edge and nitrogen content in seagrasses from Western Australia. *Aquatic Botany*, 67(3), pp.207–219.
- Panno, L. et al., 2011. Biodiversity of Marine Fungi Associated With the Seagrass *Posidonia Oceanica* : an Ecological and Biotechnological Perspective *Marina Posidonia Oceanica : Una Prospettiva Ecologica*. , 18(March 2008), pp.85–88.
- Panno, L. et al., 2013. Diversity, ecological role and potential biotechnological applications of marine fungi associated to the seagrass *Posidonia oceanica*. *New Biotechnology*, 30(6), pp.686–694.

- Parthasarathy, N., Ravikumar, K. & Ramamurthy, K., 1988. Floral biology and ecology of *Halophila beccarii* Aschers. (Hydrocharitaceae). *Aquatic Botany*, 31(1-2), pp.141–151.
- Pedersen, O. et al., 1998. Oxygen dynamics in the rhizosphere of *Cymodocea rotundata*. *Marine Ecology Progress Series*, (169), pp.8–283.
- Peralta, G. et al., 2006. Direct effects of current velocity on the growth, morphometry and architecture of seagrasses: a case study on *Zostera noltii*. *Marine Ecology Progress Series*, (327), pp.135–142.
- Pergent, G., Rico-Raimondino, V. & Pergent-Martini, C., 1997. Fate of primary production in *Posidonia oceanica* meadows of the Mediterranean. *Aquatic Botany*, 59(3-4), pp.307–321.
- Phillips, R.C. et al., 1983. *Heterozostera tasmanica* (Martens ex aschers.) den Hartog in Chile. *Aquatic Botany*, 15(2), pp.195–200.
- Piazzzi, L., Acunto, S. & Cinelli, F., 1999. In situ survival and development of *Posidonia oceanica* (L.) Delile seedlings. *Aquatic Botany*, 63(2), pp.103–112.
- Prentice, K.C. & Fung, I.Y., 1990. The sensitivity of terrestrial carbon storage to climate change.
- Roberts, D., McComb, A. & Kuo, J., 1985. Root development in the seagrass *Halophila ovalis* (R. Br.) Hook f.(Hydrocharitaceae), with particular reference to root lacunae. *New phytologist*, 100, pp.25–36.
- Romero, J. et al., 1994. The belowground organs of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica* as a biogeochemical sink. *Aquatic Botany*, 47(1), pp.13–19.
- Sakayaroj, J. et al., 2010. Phylogenetic diversity of endophyte assemblages associated with the tropical seagrass *Enhalus acoroides* in Thailand. *Fungal Diversity*, 42, pp.27–45.
- Shepherd, S.A. & Womersley, H.B.S., 1981. The algal and seagrass ecology of Waterloo Bay, South Australia. *Aquatic Botany*, (11), pp.305–371.
- Short, F.T., 1985. A method for the culture of tropical seagrasses. *Aquatic Botany*, 22(2), pp.187–193.
- Smith, S. V, 1981. Marine macrophytes as a global carbon sink. *Science (New York, N.Y.)*, 211(4484), pp.838–840.
- Terrados, J. et al., 1999. Are seagrass growth and survival constrained by the reducing conditions of the sediment? *Aquatic Botany*, 65(1-4), pp.175–197.
- Terrados, J., 1993. Sexual reproduction and seed banks of *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson meadows on the southeast Mediterranean coast of Spain. *Aquatic Botany*, (46), pp.293–299.

- Tomlinson, B.E., Walton, J.N. & Rebeiz, J.J., 1969. The effects of ageing and of cachexia upon skeletal muscle A histopathological study. *Journal of the neurological sciences*, (9.2), pp.321–346.
- Tomlinson, P.B., 1974. Vegetative morphology and meristem dependence — The foundation of productivity in seagrasses. *Aquaculture*, 4, pp.107–130.
- Vermaat, J.E., 2009. Linking clonal growth patterns and ecophysiology allows the prediction of meadow-scale dynamics of seagrass beds. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 11(2), pp.137–155.
- Vermaat, J.E. & Verhagen, F.C. a., 1996. Seasonal variation in the intertidal seagrass *Zostera noltii* Hornem.: coupling demographic and physiological patterns. *Aquatic Botany*, 52(4), pp.259–281.
- Vermaat, J.E. & Verhagen, F.C.A., 1995. Freezer-independent preservation of carbohydrate samples from waterplants: a methodological test. *Aquatic Botany*, (51), pp.155–161.
- Vohník, M., Borovec, O., Župan, I., et al., 2015. Anatomically and morphologically unique dark septate endophytic association in the roots of the Mediterranean endemic seagrass *Posidonia oceanica*.
- Vohník, M., Borovec, O. & Kolařík, M., 2015. Communities of cultivable root mycobionts of the seagrass *Posidonia oceanica* in northwest Mediterranean Sea are dominated by a hitherto undescribed pleosporalean dark septate endophyte.
- Webster, J. & Stone, B.A., 1994. Isolation, histochemistry and monosaccharide composition of the walls of root hairs from *Heterozostera tasmanica* (Martens ex Aschers.) den Hartog. *Aquatic Botany*, 47(1), pp.29–37.
- Wilson, W.L., 1998. Isolation of endophytes from seagrasses from Bermuda.
- Wolff, T., 1976. Utilization of seagrass in the deep sea. *Aquatic Botany*, 2, pp.161–174.