

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie



Kateřina Jirková

Interakce arbuskulární mykorhizy a ektomykorhizy
Interaction of arbuscular mycorrhiza and ectomycorrhiza

Bakalářská práce

Vedoucí závěrečné práce: Mgr. Martina Janoušková, Ph.D.

Praha, 2015

Poděkování

Na tomto místě bych ráda poděkovala své školitelce Martině Janouškové a konzultantkám Janě Rydlové a Janě Albrechtové za jejich trpělivost, cenné rady a připomínky při psaní mé bakalářské práce.

Děkuji také své rodině za podporu během mého bakalářského 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, 15. 5. 2015

Kateřina Jirková

Abstrakt

Arbuskulární mykorhiza a ektomykorhiza jsou dva nejčastější typy mykorhizní symbiózy tvořené odlišnými skupinami hub. Tato bakalářská práce se zabývá jejich interakcemi, ke kterým může docházet jednak u duálních hostitelů, což jsou rostliny, které tvoří oba typy mykorhizy současně, a také v rámci lokalit, kde se společně vyskytují hostitelské rostliny obou typů mykorhizy. Arbuskulárně mykorhizní houby a ektomykorhizní houby mohou kompetovat o kolonizaci kořenů duálních hostitelů a také o zdroje živin v půdě. Fyziologické a ekologické rozdíly mezi oběma skupinami hub mohou ovlivnit výsledky jejich kompetice, spolu s celou řadou faktorů, jako je např. půdní vlhkost, obsah živin, znečištění půdního prostředí nebo identita hostitelské rostliny. Interakce arbuskulárně mykorhizních hub a ektomykorhizních hub mohou mít vliv na přežívání a růst duálních hostitelů a také na kompetici mezi různými druhy rostlin.

Klíčová slova: arbuskulární mykorhiza, ektomykorhiza, interakce, kompetice, mykorhizní houby, duální hostitelé

Abstract

Arbuscular mycorrhiza and ectomycorrhiza are two most common types of mycorrhizal symbiosis formed by different fungal groups. This bachelor thesis addresses their interactions, which can take place in dual hosts, plants that form both types of mycorrhiza simultaneously, at habitats where host plants of the two mycorrhizal types coexist. Arbuscular mycorrhizal fungi and ectomycorrhizal fungi can compete for the colonization of the roots of dual hosts and for nutrients resources in soil. Physiological and ecological differences between both fungal groups can affect the results of the competition, together with a range of factors, such as soil moisture, nutrient content, pollution and the identity of the host plant. Interaction of arbuscular mycorrhizal fungi and ectomycorrhizal fungi may affect the survival and growth of dual hosts and influence competition between different plant species.

Key words: arbuscular mycorrhiza, ectomycorrhiza, interaction, competition, mycorrhizal fungi, dual host

Použité zkratky:

AM – arbuskulárně mykorhizní

ECM – ektomykorhizní

Obsah

1. Úvod	1
2. Interakce arbuskulární mykorhizy a ektomykorhizy na úrovni jednoho hostitele	2
2.1 Časová a prostorová distribuce arbuskulární mykorhizy a ektomykorhizy v kořenech duálních hostitelů.....	3
2.1.1 Časová distribuce.....	3
2.1.2 Prostorová distribuce	6
2.2 Interakce mezi AM a ECM houbami	7
2.3 Faktory ovlivňující tvorbu arbuskulární mykorhizy a ektomykorhizy u duálních hostitelů.....	9
2.3.1 Dostupnost mykorhizních propagulí	10
2.3.2 Obsah organického materiálu	10
2.3.3 Vlhkost půdy.....	11
2.3.4 Kontaminace půdy těžkými kovy.....	12
2.3.5 Vliv hostitelské rostliny na tvorbu arbuskulární mykorhizy a ektomykorhizy.....	12
2.4. Vliv duální mykorhizy na hostitelské rostliny	14
3. Interakce arbuskulární mykorhizy a ektomykorhizy na úrovni stanoviště	14
4. Závěr	17
5. Seznam použité literatury	18

1. Úvod

Mykorhizní symbióza je v přírodě velmi rozšířený vztah mezi půdními houbami a kořeny rostlin. Pojem mykorhiza vznikl spojením řeckých slov *mykés*, což znamená houba a *rhiza* znamenající kořen. Toto soužití je ve většině případů vzájemně prospěšné, přičemž mykorhizní houba usnadňuje rostlině příjem minerálních látek (zejména dusíku a fosforu), rostlina pak poskytuje houbě uhlíkaté látky vzniklé fotosyntézou. Výjimku tvoří např. mykoheterotrofie, kdy rostlina není schopna fotosyntézy a získává od mykorhizní houby i uhlíkaté látky (Gryndler a kol. 2004). Tvorba mykorhizy může také zvyšovat odolnost hostitelských rostlin vůči těžkým kovům nebo rezistenci vůči patogenům (Smith a Read 2008). Mykorhiza vznikla velmi brzy v evoluční historii. Fosilní záznamy datované do doby přibližně před 460 miliony let obsahují spory a hyfy připomínající dnešní mykorhizní houby z řádu Glomales. Předpokládá se, že mykorhizní houby usnadnily rostlinám přechod z vodního prostředí na souš (Redecker a kol. 2000). Odhaduje se, že více než 90% druhů cévnatých rostlin tvoří mykorhizní symbiózu (Dickie a kol. 2013). Existuje několik typů mykorhizy, které se odlišují charakteristickými morfologickými znaky a také partnery, které symbiózu tvoří. Nejběžnější jsou arbuskulární mykorhiza a ektomykorhiza (Smith a Read 2008).

Arbuskulární mykorhizu tvoří přibližně 80% rostlinných druhů, většinou bylin, a houby z oddělení Glomeromycota (Buscot 2015). Arbuskulárně mykorhizní (AM) houby jsou obligátními biotrofy, v příjmu uhlíkatých látek jsou zcela závislé na hostitelských rostlinách. Vlákna (hyfy) AM hub kolonizující kořeny rostlin pronikají do buněk primární kůry a vytvářejí v nich rozvětvené struktury zvané arbuskuly. Nedochozí však k porušení plazmatické membrány, ta se vchlipuje a obklopuje arbuskulu. V prostoru mezi arbuskulou a plasmatickou membránou dochází k intenzivní výměně látek mezi houbou a hostitelskou rostlinou. Většina AM hub tvoří také vezikuly, což jsou útvary se zásobní funkcí, které vznikají uvnitř buněk i v mezibuněčném prostoru. Mimokořenové podhoubí (mycelium) mnohonásobně zvětšuje objem půdy, ze kterého rostlina může čerpat živiny (Gryndler a kol. 2004).

Druhým nejčastějším typem mykorhizní symbiózy je ektomykorhiza. Ektomykorhizu tvoří převážně dřeviny a houby z oddělení Basidiomycota a Ascomycota (Brundrett 2002). Mycelium ektomykorhizních (ECM) hub obklopuje kořeny rostlin a vytváří kolem nich hyfový plášť, zejména v oblasti kořenových špiček. Na rozdíl od AM hub nepronikají hyfy

ECM hub do kořenových buněk, ale prorůstají pouze mezibuněčnými prostory, kde jsou těsně propleteny a označují se jako Hartigova síť (Gryndler a kol. 2004). ECM houby tvoří rozsáhlejší mimokořenové mycelium než AM houby a rostlina do nich investuje až 20% čisté primární produkce (Hobbie a Hobbie 2006). Na rozdíl od AM hub se některé druhy ECM hub mohou vyživovat také saprotrofně (Gryndler a kol. 2004).

Arbuskulární mykorrhiza a ektomykorrhiza často koexistují v těsné blízkosti na různých stanovištích a mohou se navzájem ovlivňovat (Becklin a Galen 2012). Některé rostliny jsou dokonce schopné tvořit oba typy mykorrhizy současně (Egerton-Warburton a Allen 2001). Protože obě skupiny hub využívají podobné půdní zdroje, může mezi nimi docházet ke kompetici (Chen a kol. 2000).

Cílem bakalářské práce je shrnout dosavadní poznatky o interakcích arbuskulární mykorrhizy a ektomykorrhizy jak na úrovni jednoho hostitele, tak na úrovni stanoviště.

2. Interakce arbuskulární mykorrhizy a ektomykorrhizy na úrovni jednoho hostitele

Většina rostlinných druhů je schopna tvořit pouze jeden typ mykorrhizní symbiózy, nejčastěji buď arbuskulární mykorrhizu nebo ektomykorrhizu. Některé rostliny však běžně tvoří funkční mykorrhizu s oběma typy hub. Mezi tyto tzv. duální hostitele patří např. někteří zástupci rodů *Abies*, *Acacia*, *Adenostoma*, *Alnus*, *Casuarina*, *Eucalyptus*, *Fraxinus*, *Helianthemum*, *Populus*, *Pseudotsuga*, *Quercus*, *Salix*, *Tsuga*, *Uapaca* (Allen a kol. 1999, Ambriz a kol. 2010, Cázares a Smith 1996, Kernaghan 2013). Přestože rostlin schopných tvořit duální mykorrhizu není mnoho, některé z nich jako třeba eukalyptus nebo dub mohou dominovat v určitých ekosystémech (Gehring a kol. 2006).

U většiny těchto rostlin převažuje ektomykorrhiza nad arbuskulární mykorrhizou, ale dominantní mykorrhizní typ se může měnit v průběhu času nebo v závislosti na různých faktorech prostředí. Proporce arbuskulární mykorrhizy a ektomykorrhizy v rámci stejného kořenového systému může být také ovlivněna interakcí mezi těmito dvěma typy mykorrhizních hub (Moyersoen a Fitter 1999).

Přestože arbuskulární mykorrhiza i ektomykorrhiza usnadňují hostitelské rostlině příjem půdních zdrojů jako je dusík, fosfor nebo voda, tvorba duální mykorrhizy nemusí být nadbytečná a oba typy hub se mohou doplňovat ve výhodách, které poskytují svému hostiteli.

AM houby jsou totiž efektivnější v získávání fosforu, naproti tomu ECM houby se uplatňují zejména v příjmu dusíku, kromě jeho anorganických forem jsou často schopné získávat dusík také rozkladem organického materiálu (Querejeta a kol. 2009). AM a ECM houby se také mohou lišit v toleranci vůči různým stresovým faktorům a změnám podmínek prostředí jako je např. zaplavení (Lodge 1989). Schopnost tvořit oba typy mykorhizy tak může duálním hostitelům poskytovat selektivní výhodu, zvláště pak ve vysoce dynamických ekosystémech, a umožnit jim širší ekologické rozšíření (van der Heijden a Vosátka 1999).

Duální hostitelé jsou ideálními modely pro studie zabývajícími se podobnostmi a rozdíly mezi arbuskulární mykorhizou a ektomykorhizou a také pro studium interakcí mezi AM a ECM houbami (Lodge 2000).

2.1 Časová a prostorová distribuce arbuskulární mykorhizy a ektomykorhizy v kořenech duálních hostitelů

AM a ECM houby se mohou společně vyskytovat v rámci stejného kořenového systému a někdy dokonce ve stejném kořenovém segmentu u rostlin, které jsou schopny tvořit oba typy mykorhizy (Chilvers a kol. 1987). Často ale dochází k jejich prostorovému nebo časovému oddělení. Převládající mykorhizní typ se může měnit v průběhu fyziologického vývoje hostitelské rostliny (Chen a kol. 2000), během růstové sezony (van der Heijden a Vosátka 1999) nebo v průběhu sukcese ekosystému (Piotrowski a kol. 2008). Neville a kol. (2002) navrhli, že AM i ECM houby kolonizují kořeny současně, ale jejich množství se liší v různých hloubkách půdy. To může omezit případné negativní interakce mezi dvěma odlišnými skupinami mykorhizních hub.

2.1.1 Časová distribuce

U duálně mykorhizních rostlin je běžné, že arbuskulární mykorhiza dominuje u juvenilních jedinců a poté je v průběhu vývoje rostliny nahrazena ektomykorhizou (dos Santos a kol. 2001). Chilvers a kol. (1987) porovnávali mykorhizní kolonizaci u různě starých sazenic eukalyptu (*Eucalyptus dumosa*). Zatímco u sazenic starých dva měsíce výrazně převládala AM kolonizace, po pátém měsíci růstu byly rostliny převážně ECM. Také ve studii Chena a kol. (2000) kolonizovaly AM houby sazenice eukalyptů (*Eucalyptus globulus* a *E. urophylla*) mnohem rychleji, než ECM houby. Proporce kořenů kolonizovaných ECM houbami se

významně zvýšila až po 2 až 3 měsících růstu a zároveň došlo ke snížení kolonizace kořenů AM houbami. U ročních sazenic dubů (*Quercus agrifolia*) byl zaznamenán vysoký stupeň kolonizace AM i ECM houbami, kdežto více jak 11 let staří jedinci byly obvykle převážně ECM (Egerton-Warburton a Allen 2001). Převaha arbuskulární mykorhizy u mladých semenáčků a pozdější dominance ektomykorhizy byla pozorována i u dalších rostlinných rodů, jako je např. *Helianthemum* (Read a kol. 1976), *Populus*, *Salix* (Lodge a Wentworth 1990) a *Uapaca* (Moyersoen a Fitter 1999).

Tento posun v proporci kolonizace AM a ECM houbami u duálně hostitelských rostlin byl pozorován jak v terénu (např. Egerton-Warburton a Allen 2001), tak i ve skleníkových experimentech (např. Chen a kol. 2000).

Časná kolonizace AM houbami u převážně ECM rostlinných druhů může být důležitá pro uchycení semenáčků zejména v prostředí chudém na živiny (Lapeyrie a Chilvers 1985). Obvykle také nedochází k úplnému nahrazení arbuskulární mykorhizy ektomykorhizou, i u dospělých rostlin může arbuskulární mykorhiza alespoň v malém množství přetrvávat nebo dokonce dominovat za určitých podmínek, např. pokud je půda velmi zamokřená nebo naopak vysušená (Lodge 1989) nebo pokud je jedinec vzdálený od zdroje ECM inokula (Lodge a Wentworth 1990).

Dominance arbuskulární mykorhizy u mladých rostlin by mohla být vysvětlena vyšším inokulačním potenciálem AM hub, což souvisí s faktory, jako je větší hustota spor, rychlejší klíčení a růst hyf. ECM houby jsou zpočátku pomalejšími kolonizátory kořenů, ale jakmile ektomykorhiza vznikne, mohou se hyfy rychle rozrůstat a šířit v rámci kořene i mezi kořeny. ECM houba je schopná infikovat již existující arbuskulární mykorhizu, ale ECM hyfový plášť brání následné infekci AM houbou (Chilvers a kol. 1987).

Postupná změna v proporci arbuskulární mykorhizy a ektomykorhizy může být výsledkem rozdílných životních strategií dvou typů mykorhizních hub. AM houby jsou dobře adaptovány na rychlou kolonizaci, přetrvávání v rámci jednotlivých kořenů a následnou produkci dormantních spor, což odpovídá jejich symbióze s jednoletými nebo jinými krátce žijícími bylinami, u kterých se nejčastěji vyskytují. Pomalejší klíčení a infekce kořenů u ECM hub, společně s potřebou vytvořit rozsáhlou kolonizaci, aby získaly dostatek zdrojů na produkci jejich charakteristických plodnic, je činí vhodnými pro trvalé soužití s dlouho žijícími dřevinami (Chilvers a kol. 1987).

Nahrazení arbuskulární mykorhizy ektomykorhizou může také souviset se změnami ve fyziologii hostitele nebo s kompeticí mezi houbovými skupinami. Chen a kol. (2000) inokulovali sazenice eukalyptů (*Eucalyptus globulus* a *E. urophylla*) AM a ECM houbami

jednotlivě nebo v kombinaci a zjistili, že proporce kolonizované délky kořene AM houbami se snížila i v nepřítomnosti ECM hub v průběhu několika měsíců. Stejně druhy AM hub byly použity i v experimentu s jinou hostitelskou rostlinou, kde pokračovali ve tvorbě arbuskulární mykorhizy po dobu šesti měsíců, nebo déle. To naznačuje, že citlivost kořenů eukalyptů k infekci AM houbou se může v průběhu času měnit. Nicméně k mnohem významnější redukci ve stupni kolonizace AM houbami docházelo v přítomnosti ECM hub. Z toho vyplývá, že kompetice měla na AM houby největší dopad.

Ke změnám v proporcí arbuskulární mykorhizy a ektomykorhizy u duálně hostitelských rostlin také může docházet v průběhu vývoje ekosystému. Arbuskulární mykorhiza často dominuje v časných fázích sukcese, zatímco ve starších půdách tvoří mykorhizu hlavně ECM houby. Předpokládá se, že mechanismus tohoto posunu souvisí se stavem živin v půdě (Piotrowski a kol. 2008). Ektomykorhiza obecně převládá v lesním prostředí, kde dochází k hromadění organického materiálu na povrchu půdy. pH půdy je sníženo kvůli přítomnosti organických kyselin, které se uvolňují z listového opadu jako vedlejší produkt činnosti bakterií metabolizujících opad. Nízké pH zpomaluje mineralizaci živin (Read 1991). Živiny vázané v organických substrátech jsou nepřístupné pro rostliny, ale ECM houby jsou schopné rozkládat organický materiál a umožnit tak rostlinám příjem živin z těchto substrátů (Read a Perez-Moreno 2003). Arbuskulární mykorhiza obvykle převládá v prostředí s nižším obsahem organického materiálu a vyšším pH, které umožňuje rychlejší dekompozici. V takovém prostředí je dusík lépe přístupný pro rostliny a limitujícím prvkem se stává fosfor (Read 1991). AM houby mají omezené možnosti mobilizovat živiny z organických substrátů, naproti tomu se ale vyznačují lepšími schopnosti využívat dostupné zdroje fosfátů v půdě (Read a Perez-Moreno 2003).

Piotrowski a kol. (2008) pozorovali změny v mykorhizní kolonizaci topolu (*Populus trichocarpa*) v rámci série různě starých stanovišť (0-70 let) v naplaveninové oblasti řeky. Zjistili, že kolonizace topolů AM houbami dosahovala maximálních hodnot na nejmladších místech, a v průběhu sukcese postupně klesala. Množství ECM hub se zvyšovalo v rámci celé chronosekvence. Arbuskulární mykorhiza měla tendenci klesat poté, co se zvýšilo množství organického materiálu v půdě. To souhlasí s tvrzením Reada (1991), že v prostředí, kde se půdní živiny vyskytují spíše v organické formě, budou převládat ECM houby. Piotrowski a kol. (2008) ale zdůrazňují, že v průběhu sukcese se mění více faktorů, které by mohly mít vliv na proporcí arbuskulární mykorhizy a ektomykorhizy, a je tak obtížné odlišit jednotlivé příčiny. Změny ve složení rostlinného společenstva, kdy postupem času dochází ke zvýšení

množství ECM hostitelů (např. jehličnanů) by mohly podpořit tvorbu ektomykorhizy tím, že ECM hostitelé fungují jako zdroj mykorhizního inokula.

Naproti tomu Van der Heijden a Vosátka (1999) pozorovali vysoký stupeň kolonizace ECM houbami a nízký stupeň kolonizace AM houbami u vrby (*Salix repens*) ve všech sukcesních stádiích ekosystému pobřežních dun. K výraznějším změnám proporce jednotlivých mykorhizních typů docházelo spíše v průběhu růstové sezóny. Tyto změny korelovaly se změnami v nárocích rostliny na příjem živin. Dusík byl hlavním limitujícím prvkem ve všech sukcesních stádiích ekosystému písčinych dun. Kolonizace vrb AM houbami dosahovala maximálních hodnot na začátku vegetační sezóny, kdy měly rostliny zvýšené nároky na příjem fosforu kvůli kvetení.

2.1.2 Prostorová distribuce

V rámci kořenového systému duálně mykorhizních rostlin se AM a ECM houby vyskytují buď odděleně jako jednotlivé mykorhizy, nebo tvoří duální mykorhizu, kdy se AM i ECM struktury nacházejí společně ve stejném kořenovém úseku (Dhillion 1994). ECM houba pokrývá povrch kořene a proniká do několika vnějších vrstev primární kůry, zatímco AM houba okupuje buňky vnitřních vrstev primární kůry (Chilvers a kol. 1987).

K tvorbě duální mykorhizy ale dochází méně často, než kdyby její přítomnost záležela čistě na pravděpodobnosti, že AM i ECM houba budou kolonizovat stejnou část kořene (Moyersoen a Fitter 1999). To může být způsobeno negativními interakcemi mezi dvěma typy mykorhizních hub nebo jejich preferenčním rozmístěním na základě odlišných půdních vlastností v různých částech půdy (Lodge a Wentworth 1990). Např. Querejeta a kol. (2009) pozorovali, že ECM kořeny přetrvávaly v hlubších, méně vysušených částech půdy během období sucha. Typ houby, která kolonizuje kořen, může také záviset na nerovnoměrné distribuci houbových propagulí v kořenové zóně hostitelské rostliny (Dhillion 1994).

Neville a kol. (2002) zkoumali vertikální distribuci AM a ECM mykorhizy v kořenech topolů (*Populus tremuloides*) a zjistili, že ECM houby kolonizují kořeny častěji v povrchových organických vrstvách půdy, kdežto arbuskulární mykorhiza dominuje v hlubších minerálních vrstvách v rámci jednoho stanoviště. Autoři navrhli, že toto rozmístění souvisí s odlišnými podmínkami v těchto půdních vrstvách. Podobně i Karlinski a kol. (2010) zaznamenali u několika druhů topolů signifikantní rozdíly v kolonizaci kořenů AM a ECM houbami v různých hloubkách půdy.

Obsah živin, pH a další faktory se značně liší napříč hloubkovým gradientem. Specializace AM a ECM hub na odlišné prostředí půdy a využití rozdílných půdních zdrojů může omezit negativní interakce mezi oběma mykorhizními typy a umožnit jejich koexistenci ve stejném kořenovém systému (Neville a kol. 2002).

2.2 Interakce mezi AM a ECM houbami

AM a ECM houby mohou soutěžit o kolonizaci kořenů duálních hostitelů, může mezi nimi docházet k inhibici prostřednictvím sekundárních látek nebo jeden typ mykorhizní houby nepřímo negativně ovlivní jiný tím, že bude schopen získat od hostitelské rostliny více asimilátů (Chen a kol. 2000). Výsledek kompetice mezi houbami může být také ovlivněn různými faktory prostředí (Kernaghan 2013).

Lodge (1989) zjistil, že kolonizace kořenů vrb (*Salix nigra*) a topolů (*Populus deltoides*) AM houbami byla mnohem hojnější jednak v zavodněných a jednak ve velmi suchých půdách, naproti tomu ve vlhkých půdách docházelo častěji ke kolonizaci kořenů ECM houbami. Mohlo by se tedy zdát, že zatímco ECM houby reagují na stresové podmínky negativně, AM houby upřednostňují vlhkostní extrém. Experimentálně bylo ale zjištěno, že stejné druhy AM hub také preferovaly vlhké půdní podmínky a tvořily arbuskulární mykorhizu ve vlhkých půdách častěji, pokud tam byly ECM houby vzácné. Z toho vyplývá, že ECM houby mohou být schopné vytěsnit AM houby z jejich vlhkostního optima (Lodge 1989).

V několika studiích byla zaznamenána negativní korelace mezi množstvím arbuskulární mykorhizy a ektomykorhizy u duálně hostitelských rostlin (např. Neville a kol. 2002, Saravesi a kol. 2011). Přítomnost negativních interakcí mezi dvěma typy hub může být ověřena porovnáním četnosti výskytu duální mykorhizy vůči četnosti arbuskulární mykorhizy, ektomykorhizy a nekolonizovaných kořenů. Pokud mezi AM a ECM houbami dochází k negativním interakcím, bude jejich rozmístění odlišné, než kdyby kořeny kolonizovaly náhodně, a k jejich výskytu ve stejném kořenovém segmentu bude docházet méně často (Chilvers a kol. 1987). Významné odchylky od očekávaného stavu s deficitem duální mykorhizy a s nadbytkem jednotlivých mykorhiz byly zjištěny v kořenech eukalyptů (*Eucalyptus dumosa*) ve studii Chilverse a kol. (1987). Podobně Lodge a Wentworth (1990) zaznamenali v kořenech vrb (*Salix nigra*) a topolů (*Populus deltoides*) redukci v pozorované frekvenci duální mykorhizy pod očekávanou úroveň.

Přítomnost ECM houby tedy může inhibovat následnou kolonizaci stejného kořenového úseku AM houbou nebo naopak (Lodge a Wentworth 1990). Bylo navrženo několik možných mechanismů kompetice mezi AM a ECM houbami.

ECM dominance v kořenech duálních hostitelů může být vysvětlena odlišnými růstovými vlastnostmi obou skupin hub. AM a ECM houby se liší v rychlosti šíření do nově vznikajících postranních kořenových větví. Chilvers a kol. (1987) pozorovali, že při postranním větvení AM kořenů byla jen polovina nově vzniklých kořenových větví arbuskulárně mykorhizní, některé byly nemykorhizní a mnoho dalších (téměř třetina) byla kolonizována ECM houbami. Naproti tomu v případě ektomykorhizních kořenů byla každá nově vzniklá postranní větev ektomykorhizní. ECM houby jsou tedy efektivnější v šíření prostřednictvím kořenového větvení. Některé druhy ECM hub stimulují produkci nových kořenových špiček, které mohou být rychle kolonizovány ECM houbami, což také přispívá k jejich rozsáhlému šíření (Lodge a Wentworth 1990).

Jakmile dojde ke kolonizaci kořene ECM houbou, ECM hyfový plášť vytváří fyzickou bariéru pro následnou kolonizaci AM houbou. Bylo zjištěno, že AM houby nejsou schopny šířit se do ektomykorhizy interně, ale vždy musí kolonizovat kořeny z externích hyf (Chilvers a kol. 1987). ECM houby fungují jako účinná mechanická bariéra pro vstup kořenových patogenů. Ve studii Marxe (1970) infikovala patogenní houba *Phytophthora cinnamomi* nemykorhizní kořeny borovic. Ektomykorhiza byla infikována jen vzácně, a to v místech, kde hyfový plášť nebyl kompletní. Podobně Lodge a Wentworth (1990) pozorovali, že k tvorbě duální mykorhizy docházelo v případech, kdy se v ECM plášti vyskytovaly trhliny. Také Saravesi a kol. (2011) objevili hojné AM struktury pouze tam, kde byl plášť ECM houby porušen.

Další mechanickou bariéru může poskytovat Hartigova síť. Infekce ektomykorhiz patogenní houbou byla omezena jen na okolí místa průniku a nešířila se do buněk primární kůry, které byly obklopeny Hartigovou sítí. Hartigova síť ve všech ektomykorhizách penetrovala do endodermis (Marx 1970). Lodge a Wentworth (1990) zjistili, že u ECM druhů hub, které často tvořily duální mykorhizu s AM houbami, zasahovala Hartigova síť pouze do jedné nebo dvou vrstev buněk primární kůry, kdežto Hartigova síť ECM druhů, které se v duální mykorhize vyskytovaly vzácně, zasahovala hluboko do primární kůry.

ECM houba *Cenococcum geophilum* ve studii Lodge a Wentworth (1990) tvořila málo Hartigovy sítě, přesto se v duální mykorhize vyskytovala velmi vzácně. Bylo zjištěno, že tato houba produkuje antibiotika, a proto by mohla inhibovat kolonizaci AM houbami

(Lodge a Wentworth 1990). Také Saravesi a kol. (2011) označili tuto houbu za zvláště škodlivou pro AM houby.

Rostlina má zřejmě schopnost limitovat množství mykorrhizních hub, jak vyplývá ze studie Chilverse a kol. (1987), kdy u sazenic eukalyptů došlo během několika měsíců růstu k výrazným změnám v proporcí arbuskulární mykorrhizy a ektomykorrhizy, celkové množství kořenů kolonizovaných mykorrhizními houbami ale zůstalo stejné. Je obecně známo, že ECM houby získávají od hostitelských rostlin větší množství uhlíkatých látek než AM houby. To by mohlo snížit množství energie dostupné pro AM houby (Chen a kol. 2000). Alternativní hypotézou je, že houba, která je schopna získat více živin z půdy, může negativně ovlivnit houbu, která získá méně, kvůli propojení ve výměně živin a rostlinných asimilátů (Chen a kol. 2000).

Chen a kol. (2000) také navrhli, že by u ECM a AM hub mohlo docházet ke konkurenci mezi hyfami v půdě.

Některé druhy ECM hub mohou tvořit duální mykorrhizu s AM houbami častěji než jiné. Dhillion (1994) zjistil, že ačkoliv se na stanovišti vyskytovalo několik druhů ECM hub, k tvorbě duální mykorrhizy docházelo pouze v případě ECM houby *Hebeloma* sp. Pravděpodobně nejméně často dochází k tvorbě duální mykorrhizy u ECM druhů hub, které tvoří rozsáhlou Hartigovu síť nebo produkují antibiotika (Lodge a Wentworth 1990). Je však zajímavé, že ECM druh s nejsilnějším hyfovým pláštěm ve studii Lodge a Wentworth (1990) tvořil duální mykorrhizu běžně a nevykazoval významné negativní interakce s AM houbami.

Obecně lze shrnout, že většinou působí ECM houby nepříznivě na AM houby. Naproti tomu Kariman a kol. (2012) pozorovali, že při duální inokulaci potlačovala AM houba *Rhizophagus irregularis* rozvoj ECM houby *Scleroderma* sp. Mechanismus vysvětlující tuto inhibici není znám.

2.3 Faktory ovlivňující tvorbu arbuskulární mykorrhizy a ektomykorrhizy u duálních hostitelů

Množství arbuskulární mykorrhizy a ektomykorrhizy v kořenech duálních hostitelů obvykle není časově stabilní, ale jejich vzájemná proporce se může dynamicky měnit v závislosti na mnoha faktorech. Důležitým faktorem, který může určit, jaký typ mykorrhizy bude rostlina tvořit, je dostupnost infekčních propagulí (Brundrett a Abbot 1995). Půdní podmínky jako je vlhkost nebo obsah živin zásadně ovlivňují mykorrhizní houby a mohou ovlivnit také interakce mezi jednotlivými skupinami hub (Querejeta a kol. 2009). V neposlední řadě pak proporce

arbuskulární mykorhizy a ektomykorhizy může být ovlivněna hostitelskou rostlinou, která může mít geneticky danou preferenci pro určitý typ mykorhizy, ale také může jeden typ preferovat na základě aktuálních podmínek, které způsobí, že tento typ mykorhizy bude pro ni výhodnější (Gehring a kol. 2006).

2.3.1 Dostupnost mykorhizních propagulí

Tvorba mykorhizní symbiózy závisí na dostupnosti a množství infekčních propagulí, jako jsou spory, hyfy nebo infikované kořenové fragmenty (Brundrett a Abbot 1995). Nepravidelná distribuce mykorhizního inokula může ovlivnit proporcí arbuskulární mykorhizy a ektomykorhizy u duálních hostitelů. Vznik arbuskulární mykorhizy u převážně ECM hostitelských rostlin může být podpořen přítomností AM hostitelů. Např. Dickie a kol. (2001) zjistili, že semenáčky dubů (*Quercus rubra*) rostoucí v blízkosti javoru (*Acer rubrum*), který hostí AM houby, vykazovaly mnohem vyšší stupeň kolonizace AM houbami než semenáčky obklopené jinými duby. Podobně ve studii Moyersoena a Fittera (1999) se mykorhizní status balmínu (*Leptospermum scoparium*) výrazně lišil v závislosti na stanovišti. Balmín obvykle tvoří arbuskulární mykorhizu a vyskytuje se v oblastech, kde dominují AM hostitelské druhy stromů (*Podocarpus* sp.). Na lokalitě kde převažovaly ECM druhy stromů jako např. *Nothofagus* sp. byla u balmínu v malém množství zaznamenána také ektomykorhiza. Také ve studii Toju a kol. (2014) kolonizovaly ECM houby kořeny typicky AM hostitelských rostlin (z čeledí Lauraceae, Euphorbiaceae a Theaceae) častěji v přítomnosti ECM hostitelů (z čeledi Fagaceae).

2.3.2 Obsah organického materiálu

Několik studií prokázalo, že hromadění organického materiálu v půdě podpořilo tvorbu ektomykorhizy a inhibovalo tvorbu arbuskulární mykorhizy v kořenech duálních hostitelů (Neville a kol. 2002, Piotrowski a kol. 2008). ECM houby disponují enzymy, které jim umožňují získávat živiny prostřednictvím rozkladu organických substrátů. Naproti tomu u AM hub se předpokládá absence saprotrofních schopností (Querejeta a kol. 2009). Některé studie ale prokázaly, že přidání organického materiálu může také stimulovat růst AM hub a tvorbu arbuskulární mykorhizy (Nan a kol. 2006). Množství organického materiálu může na AM houby působit negativně tím, že podpoří růst jejich kompetitorů, tedy i ECM hub

(Piotrowski a kol. 2008). Organický materiál ale může ovlivnit AM houby nezávisle na jeho efektu na ECM houby. Například listový opad z vrb nebo topolů obsahuje rozpustné fenolické látky, z nichž některé mohou inhibovat klíčení spor a růst hyf AM hub (Becklin a Galen 2012). ECM houby mají komplexnější systém extracelulárních enzymů umožňujících rozkládat tyto sloučeniny a tak mohou být méně ovlivněny (Becklin a Galen 2012, Piotrowski a kol. 2008).

2.3.3 Vlhkost půdy

Dalším velmi důležitým faktorem ovlivňujícím AM a ECM houby je půdní vlhkost. Vysušené nebo naopak zamokřené půdy mohou představovat stresující podmínky pro hostitelské rostliny i jejich mykorhizní symbionty (Gehring a kol. 2006). Bylo zjištěno, že oba typy mykorhizních hub preferují velmi vlhké, ale dobře odvodňované půdy, přičemž AM houby jsou schopny tolerovat širší rozpětí hodnot vodního potenciálu (Lodge 1989). Primárně ECM rostlinné druhy rostoucí v podmínkách nepříznivých pro tvorbu ektomykorhizy tak mohou být dočasně nebo trvale odkázány pouze na arbuskulární mykorhizu. Inhibice růstu mykorhizních hub v zaplavených půdách byla vztažena k nízké dostupnosti kyslíku (Lodge 1989), v suchém prostředí zřejmě dochází k omezení schopnosti mykorhizních hub získávat živiny z půdy (Querejeta a kol. 2009). AM houby tolerují suché podmínky mnohem lépe než ECM houby, což naznačuje jejich dominance v aridních a semiaridních ekosystémech po celém světě (Allen a kol. 1995).

Querejeta a kol. (2009) zkoumali mykorhizní status dubu (*Quercus agrifolia*) na kalifornském pobřeží v závislosti na meziroční srážkové variabilitě. Několik let trvajícím suchem negativně ovlivnilo ECM houby. Kolonizace kořenů ECM houbami se také lišila v závislosti na topografické pozici dubů, přičemž vyšších hodnot dosahovala ve vlhčím údolí, oproti tomu na suchých kopcích byla velmi nízká. Na rozdíl od ektomykorhizy, proporce arbuskulární mykorhizy během období sucha neklesala a byla významně vyšší na kopcích než v údolí. V následujícím roce, kdy srážky dosahovaly nadprůměrných hodnot, významně stoupla množství kořenů kolonizovaných ECM houbami, naopak množství AM kořenů se zvýšilo jen nepatrně. K nejdramatičtějším změnám docházelo na kopcích, kde se mykorhizní status dubů během několika měsíců změnil z téměř výhradně AM na převážně ECM.

Podobně i Gehring a kol. (2006) pozorovali rapidní posun v proporcích arbuskulární mykorhizy a ektomykorhizy v reakci na zvýšení půdní vlhkosti. V zavlažovacím experimentu

došlo ke zvýšení množství ektomykorhizy a zároveň snížení množství arbuskulární mykorhizy u topolů (*Populus angustifolia*) u zalévaných rostlin oproti nezalévaným kontrolám.

Pozorované změny v proporcí arbuskulární mykorhizy a ektomykorhizy u duálních hostitelů v reakci na změněné vlhkostní podmínky mohou být výsledkem vlastností jednotlivých skupin mykorhizních hub, kdy AM houby jsou schopné tolerovat širší rozpětí podmínek, naproti tomu ECM houby mají v optimálních podmínkách nad AM houbami kompetiční výhodu. Alternativně může docházet k preferenční podpoře určitého typu mykorhizy hostitelskou rostlinou (Gehring a kol. 2006). Arbuskulární mykorhiza je pro rostlinu méně nákladná než ektomykorhiza, a tak by mohla být upřednostňována v suchých ekosystémech, aby se maximalizoval přínos mykorhizy vůči výdeji asimilátů (Querejeta 2009). Podobně bylo také zjištěno, že ektomykorhiza byla mnohem hojnější u topolů a vrb v podmínkách, které byly pro růst rostlin optimální (Lodge 1989).

2.3.4 Kontaminace půdy těžkými kovy

Tvorba arbuskulární mykorhizy a ektomykorhizy může být také ovlivněna znečištěním životního prostředí. Karliński a kol. (2010) zkoumali mykorhizní status různých druhů topolů na stanovišti v blízkosti měděných hutí, kde byla půda kontaminovaná mědí a olovem. Celkové množství mykorhizy bylo u těchto topolů nižší ve srovnání s topoly z jiných lokalit. Těžké kovy mohou inhibovat růst hub a modifikovat chemii půdy a snížit tak dostupnost esenciálních živin. Na znečištěných lokalitách převažovala arbuskulární mykorhiza nad ektomykorhizou. AM houby by tedy mohly být tolerantnější vůči k obsahu těžkých kovů (Karliński a kol. 2010).

2.3.5 Vliv hostitelské rostliny na tvorbu arbuskulární mykorhizy a ektomykorhizy

Na proporcí arbuskulární mykorhizy a ektomykorhizy může mít vliv identita hostitelské rostliny. Dhillon (1994) zaznamenal rozdílné množství arbuskulární mykorhizy a ektomykorhizy u devíti různých druhů vrb. Podobně i v případě topolů bylo zjištěno, že různé druhy nebo hybridy mohou vykazovat rozdílný stupeň kolonizace AM a ECM houbami (Karliński a kol. 2010). Podle Gehringové a kol. (2006) měl ale genotyp hostitelské rostliny na proporcí arbuskulární mykorhizy a ektomykorhizy minoritní vliv ve srovnání s faktory

prostředí, zejména pak s půdní vlhkostí. V jejich studii byl prokázán signifikantní vliv genotypu topolu pouze na celkové množství mykorhizy, ale proporce arbuskulární mykorhizy a ektomykorhizy nebyla genotypem ovlivněna. Naproti tomu Khasa a kol. (2002) zkoumali několik druhů a mezidruhových kříženců topolů rostoucích v homogenních půdních podmínkách a zjistili, že vykazovaly velmi variabilní proporce kolonizace AM a ECM houbami. Genotyp hostitelské rostliny tedy může ovlivnit citlivost vůči tvorbě jednotlivých mykorhizních typů (Khasa a kol. 2002). Karliński a kol. (2010) zaznamenali rozdílný stupeň kolonizace AM a ECM houbami u čtyř různých hybridů topolu na několika stanovištích, které se lišily parametry jako např. pH, obsah živin a vlhkost. Vliv genotypu topolu na kolonizaci jednotlivými typy hub byl signifikantně prokázán na všech studovaných lokalitách, byl však modifikován podmínkami prostředí.

Také aktuální kondice hostitelské rostliny se může projevit na celkovém množství mykorhizy nebo na složení společenstva houbových symbiontů. Saikkonen a kol. (1999) zjistili, že ECM druhy hub se silným hyfovým pláštěm byly nahrazeny druhy s jemným pláštěm v reakci na herbivorii borovic. Podobně Mueller a kol. (2005) zaznamenali pozitivní korelaci mezi množstvím arbuskulární mykorhizy a tvorbou hálek u dubů, zatímco tvorba ektomykorhizy se zvyšujícím se množstvím hálek poklesla.

Pokud na rostlinu působí stresové faktory (např. sucho, nedostatek živin, herbivorie) bude pravděpodobně upřednostněn typ mykorhizy, který je pro rostlinu méně nákladný. Bylo zjištěno, že ECM houby obvykle tvoří rozsáhlejší mimokořenové mycelium než AM houby a vyžadují od hostitelské rostliny více asimilátů, jsou ale efektivnější v získávání živin a proto mohou být preferovány, pokud jsou podmínky pro růst rostlin optimální (Mueller a kol. 2005). Herbivorie může výrazně redukovat fotosyntetickou plochu a to může vést k omezení množství asimilátů, které je rostlina schopna investovat do mykorhizní symbiózy (Markkola a kol. 2004).

Saravesi a kol. (2011) ale nezaznamenali výrazný vliv herbivorie na složení mykorhizního společenstva u duálně kolonizovaných vrb. V jejich experimentu byla skupina stromků stříhána, což simulovalo okus savci. Ačkoliv stříhání vyvolalo značné kompenzační reakce v hostitelské rostlině, na proporce kolonizace kořenů AM a ECM houbami neměla tato procedura téměř žádný efekt.

2.4. Vliv duální mykorrhizy na hostitelské rostliny

Schopnost tvořit mykorrhizní symbiózu s různými typy mykorrhizních hub může rostlině umožnit lepší využití půdních zdrojů a zvýšit absorpci živin. Na druhou stranu přítomnost obou typů mykorrhiz může pro hostitele představovat značné náklady (Kernaghan 2013).

Egerton-Warburton a Allen (2001) inokulovali sazenice dubu (*Quercus agrifolia*) AM a ECM houbami jednotlivě nebo v kombinaci a měřili parametry jako je přežívání sazenic, produkce rostlinné biomasy, obsah dusíku a fosforu. Kořeny duálně inokulovaných sazenic byly vysoce kolonizovány oběma typy mykorrhizních hub. Nejvyšší hodnoty přežívání sazenic a produkce biomasy zaznamenali u rostlin inokulovaných pouze ECM nebo AM, naopak rostliny inokulované oběma typy mykorrhizních hub vykazovaly dokonce nižší hodnoty než nemykorrhizní kontroly. Obsah dusíku byl nejvyšší u rostlin inokulovaných ECM houbami, naproti tomu obsah fosforu byl nejvyšší u rostlin inokulovaných AM houbami. Obsah fosforu i dusíku byl vyšší u duálně inokulovaných než u nemykorrhizních rostlin.

Oproti tomu Ambriz a kol. (2010) zaznamenali pozitivní vliv duálního inokula na růst sazenic jasanu (*Fraxinus uhdei*). Jasan je primárně AM, ale má schopnost tvořit i ektomykorrhizu. Duálně inokulované rostliny vykazovaly větší nárůst rostlinné biomasy než sazenice inokulované jen jedním typem hub. Podobně i Chen a kol. (2000) pozorovali, že sazenice eukalyptů (*Eucalyptus globulus*) prosperovali nejlépe, pokud byly inokulovány AM i ECM houbami současně.

Výhody duální mykorrhizy se mohou lišit u různých druhů rostlin a záleží také na různých podmínkách prostředí a množství asimilátů, které má rostlina k dispozici pro tvorbu mykorrhizní symbiózy (Gehring a kol. 2006, Markkola a kol. 2004). Schopnost tvořit oba typy mykorrhizy může být také významná u převážně ECM hostitelů v podmínkách, které jsou nevýhodné pro tvorbu ektomykorrhizy (Lodge 1989).

3. Interakce arbuskulární mykorrhizy a ektomykorrhizy na úrovni stanoviště

Ektomykorrhizu tvoří převážně dřeviny, zatímco arbuskulární mykorrhiza se vyskytuje zejména u bylin. Z globálního hlediska je ektomykorrhiza dominantním mykorrhizním typem v boreálních a temperátních lesích, v jehličnatých lesích v tropech a subtropích a v horských

oblastech. Dále pak převládá např. v eukalyptových lesích Austrálie a v některých tropických lesích Malajsie a severovýchodní Austrálie. Arbuskulární mykorhiza dominuje v aridních a semiaridních oblastech, v travnatých oblastech mírného pásma a v mnoha tropických lesích Jižní a Střední Ameriky, Afriky, Austrálie a Indie (Allen 1995). V tropických lesích jihovýchodní Asie se hojně vyskytují AM i ECM druhy stromů (Toju a kol. 2014). Také např. v mediteránních oblastech se AM a ECM hostitelé vyskytují ve srovnatelném množství (Read 1991).

Přestože mají AM a ECM hostitelské rostliny těžiště výskytu v odlišných ekosystémech, často se vyskytují společně na stejných lokalitách. I v lesích, které se skládají převážně z ECM hostitelských druhů, najdeme také AM hostitele v podrostu. Interakcím arbuskulární mykorhizy a ektomykorhizy u různých hostitelů v rámci stanoviště bylo zatím věnováno jen málo pozornosti.

Becklin a Galen (2009) se zabývali distribucí mykorhizních hub na rozhraní otevřené louky a vrbového podrostu v alpinském ekosystému Skalístých hor. Zjistili, že v podrostu vrby (*Salix* sp.) byla kolonizace alpických bylin (*Taraxacum ceratophorum*, *T. officinale* a *Polemonium viscosum*) AM houbami nižší než na otevřené louce. Množství arbuskulární mykorhizy bylin negativně korelovalo s množstvím ECM hub na stanovišti. Autoři navrhli hypotézu, že ECM houby asociované s vrbami negativně ovlivňují kolonizaci bylin AM houbami. V navazující studii Becklin a kol. (2012) ověřovali tuto hypotézu pomocí experimentu, při kterém přesazovali ECM vrby do otevřené louky. Pro vyloučení možnosti, že by samotné vrby mohly způsobovat inhibici kolonizace bylin AM houbami, zasadili do otevřené louky také nemykorhizní vrby. ECM vrby výrazně redukovaly množství kolonizace bylin AM houbami ve srovnání s nemykorhizními kontrolami, efekt byl tedy zprostředkovaný ECM houbami. Mechanismus této inhibice zatím není jasný. Jedním z možných vysvětlení je, že mezi AM a ECM houbami dochází ke kompetici o zdroje, protože alpická půda je velmi chudá na živiny. ECM houby ale mohou potlačovat tvorbu arbuskulární mykorhizy i jiným způsobem např. vylučováním toxických látek (Becklin a Galen 2012).

McHugh a Gehring (2006) zaznamenali negativní korelaci mezi tvorbou ektomykorhizy u borovic (*Pinus edulis*) a množstvím AM keřů (*Fallugia paradoxa*, *Rhus trilobata*, *Forestiera neomexicana*) v podrostu. Borovice s vysokým počtem keřů v podrostu tvořily až o polovinu méně ektomykorhizy než borovice s nízkou denzitou podrostových keřů. Autoři provedli experiment, při kterém u některých stromů odstraňovali keře z jejich kořenové zóny. V následujícím roce pozorovali výrazný nárůst v množství kolonizace kořenů ECM houbami u skupiny stromů, kde byly keře odstraněny ve srovnání se skupinou, kde keře

odstraněny nebyly. To naznačuje, že tvorba ektomykorhizy může být potlačena přítomností AM keřů a jejich symbiotických hub, které mohou s ECM houbami kompetovat o živiny. Studie byla provedena na stanovišti extrémně limitovaným suchem v severní Arizoně, kde obsah živin v půdě byl nízký. AM houby jsou tolerantnější vůči nedostatku vody než ECM houby, a tak mohou mít nad ECM houbami kompetiční výhodu ve vysušených půdách (Querejeta a kol. 2009). Kolonizace kořenů borovic ECM houbami mohla být také potlačena alelopatickými látkami vylučovanými keři. Dominantní keř *Fallugia paradoxa* produkuje řadu sekundárních látek, ale jejich vliv na mykorhizní houby ostatních hostitelských rostlin není znám (McHugh a Gehring 2006). Na rozdíl od práce Becklin a kol. (2012) v této studii nebyla experimentálně oddělena přítomnost hostitelské rostliny od přítomnosti symbiotických hub.

Přestože se o interakcích mezi AM a ECM houbami a hlavně o mechanismech, které by je vysvětlovali, zatím mnoho neví, zdá se, že různé skupiny hub mohou kompetovat o půdní zdroje, přičemž výsledky kompetice jsou silně ovlivněny různými faktory. Toto téma vyžaduje další bádání.

4. Závěr

Jednoznačně více poznatků o interakcích mezi arbuskulární mykorhizou a ektomykorhizou pochází z prací, které se zabývaly duálními hostiteli. V naprosté většině případů jsou interakce jednostranné a ECM houba potlačuje arbuskulární mykorhizu. V mnoha studiích bylo pozorováno, že AM houby rapidně kolonizovaly juvenilní jedince, poté však byly v průběhu času z velké části nahrazeny ECM houbami. Pozorované změny by mohly být vyvolané změnami ve fyziologii hostitelské rostliny. Pokusy, ve kterých byly sazenice rostlin inokulovány oběma typy mykorhizních hub jednotlivě i v kombinaci však prokázaly, že k mnohem větší redukci tvorby arbuskulární mykorhizy dochází v přítomnosti ECM hub. Bylo navrženo několik možných mechanismů, které by je mohly vysvětlit. ECM houby mohou představovat mechanickou bariéru pro kolonizaci kořene AM houbami nebo potlačovat jejich růst produkcí sekundárních látek. Stejně tak může docházet i k upřednostnění určitého mykorhizního typu rostlinou a to závisí především na výživových nárocích hostitelské rostliny a množství asimilátů, které má k dispozici. Interakce AM a ECM hub se také mohou lišit v závislosti na druhu ECM houby a jsou ovlivněny celou řadou faktorů, zejména dostupností mykorhizních propagulí, množstvím a kvalitou organického materiálu v půdě, půdní vlhkostí, genotypem a aktuální kondicí hostitelské rostliny.

O interakcích arbuskulární mykorhizy a ektomykorhizy u různých hostitelských rostlin je zatím známo jen velmi málo, ale zdá se, že AM a ECM houby mohou kompetovat o půdní zdroje. Kompetice mezi AM a ECM houbami může mít vliv i na výsledek kompetice mezi jejich hostitelskými rostlinami, obzvláště pak v oblastech chudých na živiny nebo stresovaných nedostatkem vody. Mechanismy interakcí jsou málo probádané a vyžadují další zkoumání. Je třeba také laboratorních studií, které by zjišťovaly chování různých druhů AM a ECM hub a jejich vzájemné působení v pokusných podmínkách.

5. Seznam použité literatury

Allen E. B., Allen M. F., Helm D. J., Trappe J. M., Molina R., Rincon E. (1995). Patterns and regulation of mycorrhizal plant and fungal diversity. *Plant and Soil* **170**: 47-62.

Allen M. F., Egerton-Warburton L. M., Allen E. B., Kårén O. (1999). Mycorrhizae in *Adenostoma fasciculatum* Hook. & Arn.: a combination of unusual ecto- and endo-forms. *Mycorrhiza* **8**: 225-228.

Ambriz E., Báez-Pérez A., Sánchez-Yáñez J. M., Moutoglis P., Villegas J. (2010). *Fraxinus-Glomus-Pisolithus* symbiosis: Plant growth and soil aggregation effects. *Pedobiologia* **53**: 369-373.

Becklin K. M., Galen C. (2009). Intra- and interspecific variation in mycorrhizal associations across a heterogeneous habitat gradient in alpine plant communities. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* **41**: 183-190.

Becklin K. M., Pallo M. L., Galen C. (2012). Willows indirectly reduce arbuscular mycorrhizal fungal colonization in understory communities. *Journal of Ecology* **100**: 343-351.

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

Brundrett M. C., Abbott L. K. (1995). Mycorrhizal fungus propagules in the jarrah forest, II. Spatial variability in inoculum levels. *New Phytologist* **131**: 461-469.

Buscot F. (2015). Implication of evolution and diversity in arbuscular and ectomycorrhizal symbioses. *Journal of plant physiology* **172**: 55-61.

Cázares E., Smith J. E. (1996). Occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizae in *Pseudotsuga menziesii* and *Tsuga heterophylla* seedlings grown in Oregon Coast Range soils. *Mycorrhiza* **6**: 65-67.

Dhillion S. S. (1994). Ectomycorrhizae, arbuscular mycorrhizae, and *Rhizoctonia* sp. of alpine and boreal *Salix* spp. in Norway. *Arctic and Alpine Research* **26**: 304-307.

Dickie I. A., Koide R. T., Fayish A. C. (2001). Vesicular-arbuscular mycorrhizal infection of *Quercus rubra* seedlings. *New Phytologist* **151**: 257-264.

Dickie I. A., Martínez-García L. B., Koele N., Grelet G. A., Tyljanakis J. M., Peltzer D. A., Richardson S. J. (2013). Mycorrhizas and mycorrhizal fungal communities throughout ecosystem development. *Plant and Soil* **367**: 11-39.

dos Santos V. L., Muchovej R. M., Borges A. C., Neves J. C. L., Kasuya M. C. M. (2001). Vesicular-arbuscular-/ecto-mycorrhiza succession in seedlings of *Eucalyptus* spp. *Brazilian Journal of Microbiology* **32**: 81-86.

Egerton-Warburton L., Allen M. F. (2001). Endo-and ectomycorrhizas in *Quercus agrifolia* Nee.(Fagaceae): patterns of root colonization and effects on seedling growth. *Mycorrhiza* **11**: 283-290.

Gehring C. A., Mueller R. C., Whitham T. G. (2006). Environmental and genetic effects on the formation of ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal associations in cottonwoods. *Oecologia* **149**: 158-164.

Gryndler M., Baláž M., Hršelová H., Jansa J., Vosátka M. (2004). Mykorrhizní symbióza, O soužití hub s kořeny rostlin. *Academia*

Hobbie J. E., Hobbie E. A. (2006). 15N in symbiotic fungi and plants estimates nitrogen and carbon flux rates in Arctic tundra. *Ecology* **87**: 816-822.

Chen Y. L., Brundrett M. C., Dell B. (2000). Effects of ectomycorrhizas and vesicular-arbuscular mycorrhizas, alone or in competition, on root colonization and growth of *Eucalyptus globulus* and *E. urophylla*. *New Phytologist* **146**: 545-555.

Chilvers G. A., Lapeyrie F. F. Horan D. P. (1987). Ectomycorrhizal vs endomycorrhizal fungi within the same root system. *New Phytologist* **107**: 441-448.

Kariman K., Barker S. J., Finnegan P. M., Tibbett M. (2012). Dual mycorrhizal associations of jarrah (*Eucalyptus marginata*) in a nurse-pot system. *Australian Journal of Botany* **60**: 661-668.

Karliński L., Rudawska M., Kieliszewska-Rokicka B., Leski T. (2010). Relationship between genotype and soil environment during colonization of poplar roots by mycorrhizal and endophytic fungi. *Mycorrhiza* **20**: 315-324.

Kernaghan G. (2013). Functional diversity and resource partitioning in fungi associated with the fine feeder roots of forest trees. *Symbiosis* **61**: 113-123.

Khasa P. D., Chakravarty P., Robertson A., Thomas B. R., Dancik B. P. (2002). The mycorrhizal status of selected poplar clones introduced in Alberta. *Biomass and Bioenergy* **22**: 99-104.

Lapeyrie F. F., Chilvers G. A. (1985). An endomycorrhiza-ectomycorrhiza succession associated with enhanced growth of *Eucalyptus dumosa* seedlings planted in a calcareous soil. *New Phytologist* **100**: 93-104.

Lodge D. J. (1989). The influence of soil moisture and flooding on formation of VA-endo- and ectomycorrhizae in *Populus* and *Salix*. *Plant and Soil* **117**: 243-253.

Lodge D. J. (2000). Ecto-or arbuscular mycorrhizas—which are best?. *New Phytologist* **146**: 353-354.

Lodge D. J., Wentworth T. R. (1990). Negative associations among VA-mycorrhizal fungi and some ectomycorrhizal fungi inhabiting the same root system. *Oikos* **57**: 347-356.

Markkola A., Kuikka K., Rautio P., Härmä E., Roitto M., Tuomi J. (2004). Defoliation increases carbon limitation in ectomycorrhizal symbiosis of *Betula pubescens*. *Oecologia* **140**: 234-240.

Marx D. H. (1970). The influence of ectotrophic mycorrhizal fungi on the resistance of Pine roots to pathogenic infections. V. Resistance of mycorrhizae to infection by vegetative mycelium of *Phytophthora cinnamomi*. *Phytopathology* **60**: 1472-3.

McHugh T. A., Gehring C. A. (2006). Below-ground interactions with arbuscular mycorrhizal shrubs decrease the performance of pinyon pine and the abundance of its ectomycorrhizas. *New Phytologist* **171**: 171-178.

Moyersoen B., Fitter A. H. (1999). Presence of arbuscular mycorrhizas in typically ectomycorrhizal host species from Cameroon and New Zealand. *Mycorrhiza* **8**: 247-253.

Mueller R. C., Sthultz C. M., Martinez T., Gehring C. A., Whitham T. G. (2005). The relationship between stem-galling wasps and mycorrhizal colonization of *Quercus turbinella*. *Canadian Journal of Botany* **83**: 1349-1353.

Nan M., Yokoyama K., Marumoto T. (2006). Promotion of host plant growth and infection of roots with arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora margarita* by the application of peat. *Soil Science and Plant Nutrition* **52**: 162-167.

Neville J., Tessier J. L., Morrison I., Scarratt J., Canning B., Klironomos J. N. (2002). Soil depth distribution of ecto- and arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Populus tremuloides* within a 3-year-old boreal forest clear-cut. *Applied Soil Ecology* **19**: 209-216.

Piotrowski J. S., Lekberg Y., Harner M. J., Ramsey P. W., Rillig M. C. (2008). Dynamics of mycorrhizae during development of riparian forests along an unregulated river. *Ecography* **31**: 245-253.

Querejeta J., Egerton-Warburton L. M., Allen M. F. (2009). Topographic position modulates the mycorrhizal response of oak trees to interannual rainfall variability. *Ecology* **90**: 649-662.

Read D. J. (1991). Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia* **47**: 376-391.

Read D. J., Kianmehr H., & Malibari A. (1977). The biology of mycorrhiza in *Helianthemum* Mill. *New Phytologist* **78**: 305-312.

Read D. J., Perez-Moreno J. (2003). Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems—a journey towards relevance?. *New Phytologist* **157**: 475-492.

Redecker D., Kodner R., Graham L. E. (2000). Glomalean fungi from the Ordovician. *Science* **289**: 1920-1921.

Saikkonen K., Ahonen-Jonnarth U., Markkola A. M., Helander M., Tuomi J., Roitto M., Ranta H. (1999). Defoliation and mycorrhizal symbiosis: a functional balance between carbon sources and below-ground sinks. *Ecology Letters* **2**: 19-26.

Saravesi K., Markkola A., Rautio P., Tuomi J. (2011). Simulated mammal browsing and host gender effects on dual mycorrhizal *Salix repens*. *Botany* **89**: 35-42.

Smith S. E., Read D. J. (2008). *Mycorrhizal symbiosis*. Academic press.

Toju H., Sato H., Tanabe A. S. (2014). Diversity and spatial structure of belowground plant–fungal symbiosis in a mixed subtropical forest of ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal plants. *PLoS ONE* **9**: e86566.

van der Heijden E. W., Vosatka M. (2000). Mycorrhizal associations of *Salix repens* L. communities in succession of dune ecosystems. II. Mycorrhizal dynamics and interactions of ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal fungi. *Canadian Journal of Botany* **77**: 1833-1841.