

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Obor: Ekologická a evoluční biologie



Viktorie Kolátková

**Kořenoví mykobionti vřesovcovitých rostlin: diverzita, distribuce a interakce s okolními
roślinami**

Ericaceae root mycobionts: diversity, distribution and interactions with neighbouring plants

Bakalářská práce

Vedoucí bakalářské práce: RNDr. Martin Vohník, Ph.D.

Praha, 2015

Poděkování

Chtěla bych poděkovat svým rodičům, kteří mě odjakživa ve všem podporovali a nechali mě jít cestou, která byla mému srdci nejbližší. Dále bych chtěla poděkovat svému školiteli, Martinu Vohníkovi, který si přes svůj vytížený rozvrh vždy dokázal najít čas a poradit a zároveň ve mně vzbudil zájem o obor, který by mě, nebýt něj, nejspíš obloukem minul. V neposlední řadě bych pak chtěla poděkovat všem vyučujícím naší fakulty, se kterými jsem se během svého studia měla tu čest setkat, neboť pro mě byli osobami inspirujícími a dodali mi chuť do dalšího poznávání.

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, 13. 8. 2015

Podpis:

Abstrakt

Kořeny vřesovcovitých rostlin poskytují útočiště řadě houbových endofytů a mykorrhizních hub. V rámci čeledi můžeme pozorovat minimálně čtyři typy mykorrhizních symbióz, z nichž nejrozšířenějším je erikoidní mykorrhizní (ErM) symbióza. Právě tento symbiotický vztah umožňuje vřesovcovitým rostlinám přežít v mnoha odlišných a často velmi nehostinných habitatech celého světa (od tropického mlžného lesa, po vřesoviště arktické tundry). Skupina hub, které se na něm podílejí, se v minulosti jevila být jako velice úzká hrstka askomycetů, konkrétně pak druhy *Rhizoscyphus ericae* (Read) Zhang & Zhuang a *Oidiodendron maius* Barron. S rozvojem molekulárních metod však došlo k jejímu rozšíření o mnoho dalších druhů spadajících i do oddělení stopkovýtrusých hub, zejména pak do řádu Sebaciales. Diverzita ErM houbových společenstev se na různých geografických lokalitách liší a bývá ovlivněna dalšími faktory jako nadmořskou výškou nebo typem ekosystému. Podrobnější druhová distribuce však zůstává kvůli nedostatku dostupných dat stále neznámá. Ačkoliv se jedná především o symbionty vřesovcovitých rostlin, mohou některé ErM houby kolonizovat i jiné rostlinné druhy. Jejich efekt na tyto pseudohostitele není zatím zcela objasněn. Primárně však zvyšují vitalitu vřesovcovitých rostlin a poskytují jim výhodu v konkurenci s okolní vegetací.

Klíčová slova:

vřesovcovité, houboví endofyté, mykorrhizní houby, erikoidní mykorrhiza, diverzita hub, společné mykorrhizní sítě

Abstract

The roots of ericaceous plants provide an environment to many fungal endophytes and mycorrhizal fungi. We can observe at least four mycorrhizal types in the family, of which the ericoid mycorrhiza (ErM) is spread the most. The Ericaceae are able to survive in many different and often harsh habitats all over the world thanks to this symbiosis (from the tropical cloud forests, to the arctic tundra heathlands). The group of fungi, forming this relationship, used to be seen as a few very well circumscribed ascomycetes, namely *Rhizoscyphus ericae* (Read) Zhang & Zhuang and *Oidiodendron maius* Barron species. With the development of molecular methods, it was expanded of many other species, some of which belonging to Basidiomycota, particularly the order Sebaciales. The diversity of ErM fungal community varies at different geographic locations and it can be influenced by factors such as altitude or the surrounding ecosystem. However, due to lack of further information, we still know quite little about the species distribution. Although they are primarily symbionts of the Ericaceae, some ErM fungi can colonize wider spectrum of plant hosts. Their effect on these hosts is not yet fully understood. Most importantly, they increase the vitality of ericaceous plants and favor them in competition with adjacent vegetation.

Key words:

Ericaceae, fungal endophytes, mycorrhizal fungi, ericoid mycorrhiza, fungal diversity, common mycorrhizal networks

Obsah

Úvod.....	1
1. Ericaceae a houbové asociace jejich kořenů	2
2. Erikoidně mykorhizní houby.....	5
2.1. <i>Rhizoscyphus ericae</i> a <i>R. ericae</i> agregát	6
2.2. <i>Oidiodendron</i> spp.....	7
2.3. Sebacinales	8
2.4. Ostatní	9
3. Druhovú distribuce ErM hub a co ji ovlivňuje.....	11
4. Ekologické interakce	14
4.1. Asociace s rhizoidy jätrovek	14
4.2. Potencionální mykorhizní síť.....	14
4.3. Alelopatie a vytlačování okolních rostlinných druhů	16
Závěr	17
Seznam použité literatury.....	18
Přílohy	23

Úvod

Přes 80 % druhů všech vyšších rostlin (včetně několika druhů jätrovek) tvoří v přírodě symbiózy s houbami, známé jako mykorhizní (z řeckého: mykés-houba a rhíza-kořen) (Brundrett, 2009). Kolonizací kořene houbovým symbiontem vzniká anatomicko-morfologický útvar - mykorhiza, který hraje zásadní roli při získávání živin z půdy, pro rostlinu často jinak nedostupných (Marschner & Dell, 1994). V dnešní době rozlišujeme minimálně 7 typů těchto symbióz, přičemž každý z nich je charakterizován specifickou skupinou hub, která ho tvoří, a více či méně širokým okruhem rostlinných hostitelů. Jedním z dosud nejméně prozkoumaných typů je erikoidní mykorhizní symbióza (ErM), charakteristická pro rostliny z čeledi vřesovcovitých (Ericaceae).

Vřesovcovité jsou velmi různorodá kosmopolitní čeleď vyšších dvouděložných rostlin zahrnující stromy, stálezelené i opadavé keře a polokeře, liány, epifyty i nezelené mykoheterotrofní byliny (Judd *et al.*, 2002). Díky rozvoji molekulárních a fylogenetických metod v posledních dvou desetiletích byla rozšířena o zástupce dosud spadající do dvou samostatných čeledí Empetraceae a Epacridaceae (Kron *et al.*, 2002) a v současné podobě je pokládána za monofyletickou.

Čeleď, jak ji vidíme dnes, zahrnuje 8 podčeledí - *Enkianthoideae*, *Monotropoideae*, *Arbutoideae*, *Cassiopoideae*, *Ericoideae*, *Harrimanelloideae*, *Styphelioideae* a *Vaccinoideae* (Kron *et al.*, 2002), a její zástupce můžeme najít na široké škále ekologických stanovišť - od tropických montánních lesů Jižní Ameriky, přes Mediterán a boreální lesy, kde často dominují bylinnému patru, po vřesoviště a rašeliniště Evropy, Austrálie a Jižní Afriky. Všeobecně preferují spíše slunná stanoviště a kyselé půdy, chudé na živiny (Judd *et al.*, 2002). Těmto nehostinným podmínkám jsou vřesovcovité dobře přizpůsobeny právě díky asociacím s mykorhizními houbami.

Cílem této práce bude poukázat na velkou variabilitu mykorhizních symbióz, které rostliny čeledi Ericaceae vytváří a následně se zaměřit právě na typ charakteristický pro většinu jejich zástupců, erikoidní mykorhizní symbiózu. V následujících několika kapitolách se pokusím shrnout dosavadní poznatky o skupině hub, které se na tomto vztahu podílí a přiblížit čtenáři konkrétní taxony, faktory ovlivňující jejich rozšíření a jejich schopnost působit na jiné rostliny. Jelikož za dobu studia ErM symbiózy již několikrát došlo ke změně paradigmatu, budu se snažit docházet spíše ke střízlivějším závěrům a motivovat čtenáře k objektivnímu pohledu na věc. Není mým záměrem přehnaně kritizovat nedostatky proběhlých studií, přijde mi však správné na ně pro ucelenost práce poukázat.

1. Ericaceae a houbové asociace jejich kořenů

U rostlin z čeledi Ericaceae můžeme najít rovnou 4 druhy mykorhizních symbióz, z nichž 3 (erikoidní, arbutoidní a monotropoidní) jsou charakteristické pouze pro tuto čeleď (Smith & Read, 2008).

Erikoidní mykorhizní symbióza je typem, který sdílí všechny hlavní podčeledi (*Ericoideae*, *Vaccinoideae*, *Styphelioideae*, *Cassiopoideae* a *Harrimanelloideae*) a sama o sobě naznačuje jejich monofyletičnost (viz Obrázek 1). V evoluci vznikla nejspíše pouze jednou, před asi 140 milióny lety (Cullings, 1996), přičemž nejprozkoumanější část hub, které se jí účastní, má zřejmě původ v saprotrofních askomycetech (Cairney, 2000). Vyznačuje se kolonizací především rhizodermálních, někdy i kortikálních buněk terminálních vláskových kořínků, jejichž prostor hyfa zcela vyplňuje klubíčkovitým útvarům (tzv. hyphal coil; Smith & Read, 2008).

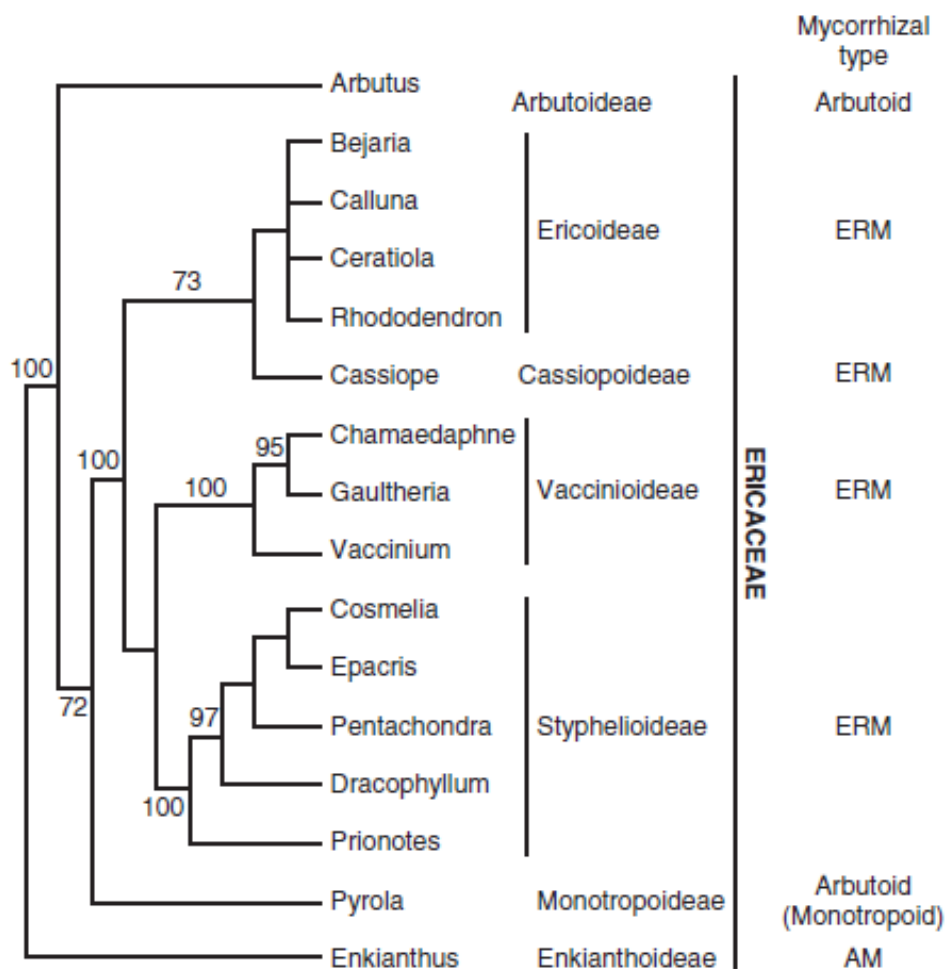
Dalším typem je **arbutoidní mykorhizní symbióza** (AtM), charakteristická pro rody *Arbutus* a *Arctostaphylos* z podčeledi *Arbutoideae* a několik rodů ze skupiny *Pyroleae*, podčeledi *Monotropoideae* (Peterson *et al.*, 2004). Jedná se o symbiózu ektendomykorhizního typu. V tomto případě vzniká na povrchu kořene hyfový plášť a vytváří se paraepidermální Hartigova síť, hyfy však pronikají i dovnitř rhizodermálních buněk (Massicotte *et al.*, 1993).

V podčeledi *Monotropoideae* můžeme najít ještě další velmi specifický typ soužití rostliny a houby, a to **monotropoidní mykorhizní symbiózu**. Jedná se opět o zvláštní druh ektendomykorhizní symbiózy (je přítomen hyfový plášť, Hartigova síť i krátké intracelulární výrůstky hyf - tzv. hyphal pegs). Nezelené rostliny (např. *Monotropa hypopitys* L., *Sarcodes sanguinea* Torr., ad.) se zde vysoce specializovaly na epiparazitický způsob života a napojují se prostřednictvím svých houbových symbiontů na kořeny okolních fotosyntetizujících rostlin (Björkman, 1960). Bylo prokázáno, že druhy hub podílející se na arbutoidních a monotropoidních symbiózách jsou zároveň schopné vytvářet ektomykorhizy s jinými rostlinami (Bidartondo & Bruns, 2001). Mohou tedy vznikat myceliální sítě, propojující ektomykorhizního hostitele s parazitující monotropoidní rostlinou. U AtM, kde rostliny fotosyntetizují a nepotřebují hledat alternativní zdroj energie, se ukázalo, že pravděpodobně tvoří důležitý zásobník mykorhizního inokula pro ektomykorhizní dřeviny. V půdě tak i v případě vykácení lesa zůstává zásoba živých hub, schopných kolonizovat semenáčky a obnovit původní rostlinný pokryv (Hagerman *et al.*, 2001).

Přes všechny tyto unikátní typy symbióz můžeme v čeledi Ericaceae najít i jednu podčeleď tvořící **arbuskulární mykorhizní symbiózu** (AM), typ vývojově nejstarší

a obecně nejrozšířenější. Jedná se o vývojově nejprimitivnější větev, která je sesterskou skupinou všech ostatních vřesovcovitých, a to podčeleď *Enkianthoideae*, zahrnující jediný rod *Enkianthus* (Kron *et al.*, 2002).

Relativně nedávno popsali Setaro, Kotke & Oberwinkler (2006) u tropického druhu *Cavendishia nobilis* Lindl., náležícího do podčeledi *Vaccinoideae*, nový typ ektendomykorhizní symbiózy, který pojmenovali jako kavendišioidní (cavendishoid). V kořenech kolonizovaných askomycety a hymenomycety našli anatomické struktury odpovídající hyfovému plášti a v kortikálních buňkách pak jemné i tlusté intracelulární hyfy, tvořené totožnou houbou (Setaro *et al.*, 2006). Ačkoliv je dnes kavendišioidní mykorhizní symbióza obecně uznávaným termínem, zůstává otázkou, zda se opravdu daří objevovat zcela neznámé typy mykorhiz, nebo jsme jen svědky toho, jak moc variabilní mohou již známé symbiózy být. Ukazuje se totiž, že jakési formy hyfových plášťů nemusí být v rámci Ericaceae až tak výjimečnou událostí (viz Massicotte *et al.*, 2005; Vohník *et al.*, 2012).



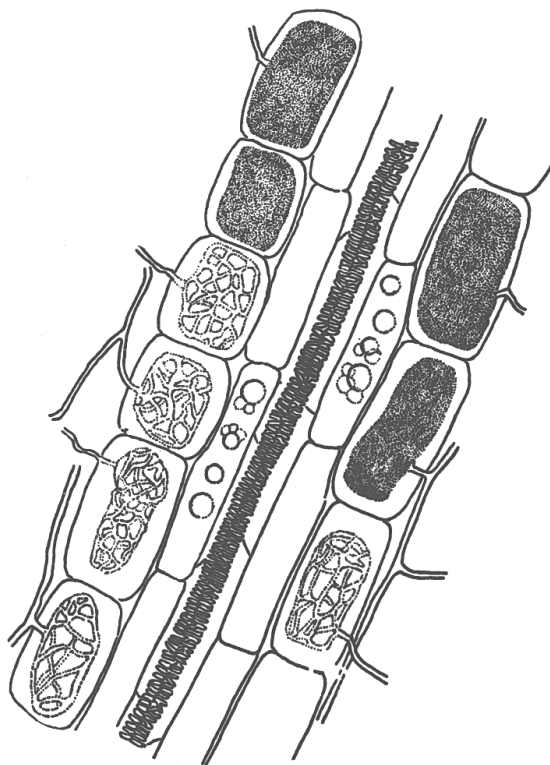
Obrázek 1. Fylogenetické vztahy a mykorhizní typy v rámci čeledi Ericaceae. Převzato ze Smith & Read (2008).

V neposlední řadě poskytují kořeny vřesovcovitých rostlin útočiště i jiným houbám, než jen svým mykorhizním symbiontům. Po celém světě (viz Příloha 1) je v nich opakovaně nacházena *Phialocephala fortinii* s.l., nejznámější představitel endofytů s tmavě přepážkovaným myceliem (dark septate endophytes; DSE). Ačkoliv jejich ekofyziologická role není ještě dostatečně objasněna, proběhlo několik experimentálních pokusů, které naznačují, že by i tyto endofyty mohli v rhizodermálních buňkách vřesovcovitých tvořit útvary silně připomínající ErM (Usuki & Narisawa, 2005; Lukešová *et al.*, 2015). Je však dobré nezapomínat, že chování organismů v *in vitro* pokusech se může od jejich působení v přírodním ekosystému značně lišit.

Kromě DSE a půdních saprotrofů bývá z kořenů vřesovcovitých izolováno také značné množství hub běžně tvořících ektomykorhizy (ECM) s okolními dřevinami. V posledních letech byl ve studiích diverzity ErM houbových společenstev několikrát zaznamenán výskyt typicky ECM druhu *Cenococcum geophilum* Fr. (Bougoure *et al.*, 2007; Wurzbürger *et al.*, 2012). Vohník *et al.* (2007) provedli na kořenech pěníšníku pontického (*Rhododendron ponticum* L.) a brusnice chocholičnaté (*Vaccinium corymbosum* L.) sérii resyntézních experimentů *in vitro* a zaznamenali v souvislosti s *C. geophilum* tvorbu jakéhosi volného hyfového pláště a intracelulárních anatomických útvarů, připomínající nedokonalá hyfová klubička. Stejně jako u pokusů s DSE se ale jedná o chování pozorované zatím pouze v umělém prostředí, a je tedy možná na místě s vyvozováním definitivních závěrů ještě počkat.

2. Erikoidně mykorhizní houby

Jak bylo naznačeno v předchozí kapitole, v kořenech vřesovcovitých rostlin je běžně nacházeno velké spektrum hub, které dokonce nemusí být nutně mykorhizní. Abychom houbu mohli označit za erikoidně mykorhizní, musí vytvářet v buňkách hostitelské rostliny specifické anatomické útvary schopné fyziologické výměny látek. K jejich vzniku dochází poté, co hyfy z vnějšího prostředí penetruje (většinou v jednom penetračním bodě) rhizodermální (popř. kortikální) buňku. Při penetraci dochází v daném bodě k enzymatickému rozložení hostitelské buněčné stěny. Cytoplazmatická membrána zůstává nenarušená, vchlipuje se a obaluje intenzivně rostoucí hyfu až do bodu, kdy je buňka téměř zcela vyplněná hyfovým klubičkem (viz Obrázek 2). Díky tomuto procesu se maximalizuje povrch pro budoucí výměnu látek mezi houbou a rostlinou, která probíhá v prostoru mezi buněčnou stěnou houby a rostlinnou plazmalemou, vyplněném tzv. interfaciální matrix. Protože ke kolonizaci dochází ve velkém množství případů z okolního prostředí skrze vnější ztlustlé stěny rhizodermálních buněk, může být každá jednotlivá buňka individuální infekční



Obrázek 2. Nákres kořene *Epacris impressa* kolonizovaného erikoidně mykorhizními houbami. Převzato z McLennan (1935).

jednotkou, jež je kolonizovaná naprosto odlišným druhem houby (Read, 1983).

Diverzita těchto hub není do dnešní doby dostatečně objasněna, neboť mnoho z nich zůstává v kulturách sterilní a velkou část se nedaří kultivovat vůbec (Bergero *et al.*, 2000; Allen *et al.*, 2003). Problém se sterilními kulturami se daří řešit díky rozvoji molekulárních metod. Běžným postupem je extrakce DNA z izolované houby, její následná amplifikace pomocí specifických primerů, analýza charakteristických sekvencí a konečně jejich srovnání s dostupnými sekvencemi z veřejných databází. V případě výskytu unikátní sekvence je příslušná houba pomocí fylogenetické analýzy zařazena do odpovídající taxonomické skupiny. Ve chvíli, kdy se houbu nedaří kultivovat

vůbec, nastává nepříjemná situace, neboť se jen velmi těžko ověřuje její mykorhizní povaha. Lze sice využít metod jako je laserová mikrodisekce nebo hybridizace *in situ*, nikdo se však do těchto postupů moc nehrne. Metoda, se kterou se v této situaci setkáme asi nejčastěji, je analýza vzorků pomocí transmisního elektronového mikroskopu, kdy se občas daří objevovat buněčné struktury charakteristické pro určité taxony (např. dolipóry a parentozómy stopkovýtrusých hub; Bonfante-Fasolo, 1980).

Při ověřování mykorhizního potenciálu hub se stejně jako v rostlinné patologii využívá Kochových postulátů (Koch, 1912). Podle nich je nutné symbionta z původní rostliny izolovat a vypěstovat v čisté kultuře, následně reinokulovat novou sterilní rostlinu (v té musí houba opět tvořit charakteristické anatomické útvary) a z této mykorhizní rostliny pak opět izolovat houbového symbionta totožného s původním inokulovaným. Je tedy jasné, že v případě, kdy z kořene nedokážeme převést houbu do kultury, můžeme často o její mykorhizní povaze pouze spekulovat. Allen *et al.* (2003) například při sekvenování houbové DNA z kořenů libavky *Gaultheria shallon* Pursh v 11 z 15 vzorků našli DNA podobné houbám z řádu Sebaciales, při kultivaci však žádná taková houba nalezena nebyla. I přestože zde sebaciny zjevně asociovaly s kořeny vřesovcovitých, bylo možné je prohlásit pouze za potenciální ErM symbionty.

2.1. *Rhizoscyphus ericae* a *R. ericae* agregát

Voskovička vřesovcovitá, *Rhizoscyphus ericae* (Read) Zhang & Zhuang, je inoperkulární diskomycet asociující s kořeny vřesovcovitých rostlin (Zhang & Zhuang, 2004), náležící do řádu Helotiales (Ascomycota). Jedná se o běžného kultivovatelného ErM symbionta, který byl poprvé popsán Readem (1974) jako druh *Pezizella ericae* Read a později zařazen do rodu *Hymenoscyphus*, jako *H. ericae* (Read) Korf & Kernan (Kernan & Finocchio, 1983). Na základě pozdějších molekulárních analýz ITS sekvencí bylo zjištěno, že má tato teleomorfa fylogeneticky blíže k čeledím Hyaloscyphaceae a Dermataceae, než k typovému druhu *Hymenoscyphus fructigenus* Bull. (Helotiaceae) a proto bylo navrženo její vyjmutí z rodu *Hymenoscyphus* (Vrálstad *et al.*, 2002). *R. ericae* bývá běžně izolován z kořenů vřesovcovitých rostlin severní polokoule a v kulturách *in vitro* příležitostně tvoří oranžová diskovitá apothecia (Read, 1974), v přírodě však nebyly plodnice dosud pozorovány.

Jako agregát *Rhizoscyphus ericae* (*Rhizoscyphus ericae* aggregate, REA) pak označujeme skupinu více nebo méně tmavě pigmentovaných hub, blízké příbuzných této teleomorfě. Hranice mezi intra a interspecifickou variací jejich ITS sekvencí, stejně jako mezi jejich mykorhizním potenciálem, zůstává nejasná (Vrálstad *et al.*, 2002).

Agregát je běžně rozlišován na 4 hlavní podskupiny (Clade 1-4). První skupina (Clade 1) je tvořena anamorfoou *Meliniomyces variabilis*, kterou popsali Hambleton & Sigler (2005). Grelet *et al.* (2009) provedli sérii reionokulačních pokusů, při které prokázali schopnost této anamorfy tvořit ErM s kořeny brusnice brusinky (*Vaccinium vitis-idaea*). Rovněž se jim podařilo prokázat ErM status druhu *Meliniomyces bicolor* Hambleton & Sigler, náležícího do čtvrté skupiny (Clade 4), u něhož byla dříve pozorována schopnost tvořit *in vitro* ektomykorhizy s borovicí (*Pinus sylvestris* L.) (Villarreal-Ruiz *et al.*, 2004). Druhá skupina (Clade 2) je tvořena druhem *Meliniomyces vraolstadae* Hambleton & Sigler, izolovaným z ektomykorhizních špiček morfortypu *Piceirhiza bicolorata*. Třetí skupina (Clade 3) je podskupinou tvořenou *R. ericae* a jeho anamorfoou *Scytalidium vaccinii* Dalpé, Litten & Sigler, běžně tvořící ErM. Čtvrtá skupina (Clade 4) se dále dělí na několik podskupin a obsahuje především EcM izoláty druhů *M. bicolor* a *Cadophora finlandica* (Wang & Wilcox) Harrington & McNew (Hambleton & Sigler, 2005).

Pokud budoucí systematické studie a molekulární analýzy dalších izolátů v rámci REA podpoří hypotézu, že je tato skupina monofyletická, dají se očekávat ještě mnohé taxonomické změny jako např. přesun *S. vaccinii* a *C. finlandica* do rodu *Meliniomyces* (Hambleton & Sigler, 2005). Celkově nám odlišné strategie v rámci REA naznačují, že taxonomické a ekologické hranice mezi EcM a ErM houbami nemusí být tak ostré, jak se původně zdály.

2.2. Oidiodendron spp.

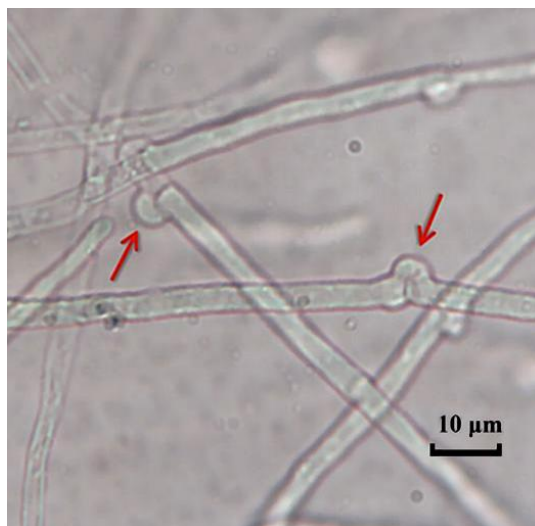
Houby rodu *Oidiodendron* (Ascomycota, Onygenales) jsou společně s *R. ericae* nejdéle známými a nejlépe doloženými ErM symbionty. Už roku 1983 izolovali Couture *et al.* (1983) z kořenů brusnice chocholičnaté (*V. corymbosum*) druh *Oidiodendron griseum* Robak, který při následných reinokulačních pokusech formoval v kořenech jiné brusnice (*Vaccinium angustifolium* Aiton) typické ErM útvary. Dalpé (1986) následně potvrdila ErM potenciál tohoto rodu, když se jí podařilo reinokulovat *V. angustifolium* rovnou třemi druhy: *O. griseum*, *O. rhodogenum* Robak a *O. cerealis* (Thüm.) Barron. K potvrzeným symbiontům následně přibyl i *O. maius* Barron (Douglas *et al.*, 1989) a tak se rod *Oidiodendron*, a speciálně *O. griseum*, zdál být obecně uznávanou skupinou ErM symbiontů. Revoluci v tomto ohledu však přinesli Hambleton *et al.* (1998), když v rámci rodu provedli analýzu ITS úseků jaderné ribozomální DNA. Zjistili, že do té doby využívaná metoda - rozlišování jednotlivých druhů podle morfologických kritérií (délka konidioforu, tvar a velikost konidií, morfologie kultury), není kvůli velké morfologické variabilitě těchto hub spolehlivá.

Při analýze DNA jedinců druhu *O. griseum*, kteří byli v předchozích studiích (včetně Couture *et al.*, 1983) označeni za ErM, objevili, že se ve skutečnosti jedná o kmeny druhu *O. maius* a to ve všech testovaných případech. Díky těmto výsledkům se tedy okruh ErM symbiontů tohoto rodu, pozorovaných v přírodních podmínkách, zúžil pouze na jediný druh, a to *O. maius*.

2.3. Sebaciales

Sebaciales (Basidiomycota, Agaricomycetes) je poměrně nově ustanovený řád (Weiß *et al.*, 2004) heterobasidiomycetních hub, dělí se na 2 podskupiny (Clade A a B), zahrnující výjimečně široké spektrum mykorrhizních typů. Fylogenetická analýza hlavních linií basidiomycetů, kterou provedl Weiß *et al.* (2004), naznačuje, že jsou Sebaciales jednou z nejbazálnějších skupin celého oddělení a bazálnější skupiny už zahrnují pouze mykoparazitní a fytoparazitní houby.

Jejich mycelium tvoří charakteristická septa s dolipóry a parentozómy, avšak na sekundárním myceliu se nevytváří přezky, typické pro většinu stopkovýtrosých hub (viz Obrázek 3). Tento fakt v praxi znamená, že jsou jejich hyfy pod světelným mikroskopem nerozeznatelné od vřecovýtrosých. Právě to, spolu se skutečností, že velká část zástupců je nesmírně obtížně kultivovatelná, zapříčinilo, že byla po více než 20 let ignorována jejich schopnost tvořit ErM symbiózy.



Obrázek 3. Přezky (clamp connections) charakteristické pro většinu hub z oddělení Basidiomycota, nepřítomné u řádu Sebaciales. Převzato z Li *et al.* (2015).

Poprvé popsala přítomnost basidiomycetů v kořenech vřesovcovitých Bonfante-Fasolo (1980). Při bližším zkoumání kořínků vřesu obecného (*Calluna vulgaris* L.) pod transmisním

elektronovým mikroskopem (TEM) objevila v kortikálních buňkách typické ErM hyfové smotky, tvořené přehrádkovaným myceliem s dolipóry a parentozómy. Ačkoliv byla tato práce v průběhu následujících let několikrát citována, nepřikládal se jejím závěrům dostatečný význam. Zvýšené pozornosti se houbám řádu Sebaciales dostalo až s rozvojem molekulárních metod. Začaly se objevovat studie poukazující na fakt, že při izolaci DNA přímo z kořenů rostlin obsahuje většina vzorků právě DNA sebacin (Berch *et al.*, 2002; Allen *et al.*, 2003), a že identifikace pouze kultivovatelných izolátů se zdá být při výzkumu diverzity ErM hub nedostačující. Selosse *et al.* (2007) na tuto skutečnost reagovali a provedli rozsáhlou analýzu, zahrnující 40 druhů vřesovcovitých rostlin, tvořících jak ErM tak ektendomykorhizy. Za použití primerů specifických pro Sebaciales našli příslušné sekvence v 76 z 239 zkoumaných ErM a pomocí TEM potvrdili schopnost těchto hub tvořit typické anatomické útvary v živých kořenových buňkách.

Všechny kmeny sebacin dosud izolované z ErM kořenů spadají do podskupiny B (Clade B). V podskupině A (Clade A) pak můžeme najít zástupce tvořící mykorhizy s některými orchidejemi, ektomykorhizy, či právě ektendomykorhizy s bazálnějšími skupinami vřesovcovitých.

2.4. Ostatní

Je nesporné, že globální diverzita ErM hub dalece překračuje naše současné znalosti a rozhodně není omezená jen na tři výše popsané skupiny. S přibývajícími studiemi, které se touto problematikou zabývají, přibývá i kandidátů na ErM symbionty.

Z dalších askomycetů je jedním z nejperspektivněji vyhlížejících uchazečů rod *Capronia* (Chaetothyriales). V již zmíněné práci Allen *et al.* (2003) byla DNA podobná caproniím nalezena v 8 z 15 testovaných kořenů a v resyntézních experimentech s kultivovanými izoláty 5 z nich tvořilo v kortikálních buňkách kořenů libavky *G. shallon* charakteristická hyfová klubka. Sterilní houbu fylogeneticky spadající mezi *Capronia* sp. a příbuznou anamorfu *Ramichloridium anceps* (Saccardo & Ellis) de Hoog izolovali už dříve Bergero *et al.* (2000) z vřesovce stromovitého (*Erica arborea* L.). Tento „Sd2“ izolát, jak byl svými objeviteli pojmenován, při reinokulaci taktéž tvořil typické ErM. Příkladem novější práce, která dokládá přítomnost kapronií v kořenech vřesovcovitých, je pak Kjøller *et al.* (2010).

Téměř před 20 lety byl v kořenech libavek téhož druhu na stejné lokalitě (Vancouver Island, Kanada) izolován ještě jeden askomycet - *Acremonium strictum* Gams (Xiao & Berch, 1996). V resyntézních experimentech tvořil tento druh údajně atypické ErM a byla

vyslovena domněnka, že díky svým mykoparazitním vlastnostem konkuruje přítomným ektomykorhizním houbám a umožňuje tak *G. shallon* dominovat stanoviště vykácených lesů. Jeho přítomnost v kořenech vřesovcovitých však nebyla dodnes popsána nikým dalším.

Ze stopkovýtřusých hub, nenáležících mezi Sebaciniales, se ve spojení s ErM můžeme dočíst o **rodu kyjanka** (*Clavaria*, Agaricales). Jedná se o houbu, jejíž plodnice byly opakovaně nacházeny v blízkosti vřesovcovitých rostlin jako *Rhododendron* sp. (Peterson *et al.*, 1980) nebo *Vaccinium angustifolium* a *V. myrtilloides* Michx. (Petersen & Litten, 1989). Peterson *et al.* (1980) v rhizodermálních buňkách zkoumaného pěníšníku pozorovali hyfová klubička s dolipórovými septy, není ale doloženo, že se jednalo právě o mycelium některé kyjanky. Fyziologickou výměnu látek mezi touto houbou a pěníšníkem se pokusili prokázat Englander & Hull (1980) pomocí radioaktivních izotopů fosforu a uhlíku. Ačkoliv se jim podařilo detekovat asimiláty z rostlin v houbě a také kořeny rostlin obsahovaly stopy radioaktivního fosforu aplikovaného do houbových plodnic, jedná se stále o zpochybnitelné a nejasné důkazy. Stejně jako Peterson *et al.* (1980) objevili v kořenech mycelium basidiomycetního charakteru, bohužel jej ale ani tentokrát nedokázali jednoznačně identifikovat.



Obrázek 4. Plodnice druhu *Clavaria argillacea* Fr. rostoucí v těsné blízkosti vřesu obecného (*Calluna vulgaris*; Ericaceae). Foto: Radim Cibulka, BOTANY.cz

Velmi nedávno došlo v rámci basidiomycetů asociujících s vřesovcovitými ještě k jednomu významnému objevu, kdy Vohník *et al.* (2012) popsali ErM neznámé houby, fylogeneticky příbuzné k řádu Trechisporales, a kořenů brusnice borůvky (*Vaccinium myrtillus* L.), nasbíraných v Norsku. Na rozdíl od hub z řádu Sebaciniales, tvořilo mycelium

tohoto izolátu klasické přezky a na povrchu kořenů byla pozorována morfologická struktura připomínající hyfový plášť, který se u ErM běžně nevyskytuje. DNA podobná rodu *Trechispora* spp. byla z kořenů vřesovcovitých izolována již dříve (Allen et al., 2003), původce byl však prohlášen za pravděpodobného saprotrofa.

Je zjevné, že o erikoidně mykorhizních houbách víme vlastně velmi málo a spousta věcí badatelům zatím uniká. S postupným zlepšováním metod pomalu ale jistě dochází ke zpřesňování starých poznatků a k novým objevům, často také ale můžeme narazit na ukvapené závěry a špatně interpretovaná data. Je tedy důležité mít při zkoumání tohoto vztahu otevřené oči i mysl, avšak zachovat si zároveň jistou obezřetnost.

3. Druhov^á distribuce ErM hub a co ji ovlivňuje

Do přelomu 20. a 21. století byli *Rhizoscyphus ericae* a *Oidiodendron maius* jedinými řádně potvrzenými ErM symbionty a v rámci severní polokoule byli pravidelně izolováni z kořenů různých druhů vřesovcovitých. *R. ericae* se následně stal pro studium tohoto mykorhizního vztahu modelovým organismem a díky mnoha pracím zaměřených na jeho ekologii a fyziologii (Read & Bajwa, 1985; Cairney & Burke, 1998; ad.) se neprávem dostal do veřejného podvědomí jako ekologicky významný a všudypřítomný symbiont. Cullings (1996) na základě domněnky o velmi úzké specifitě ErM symbiontů dokonce podpořil svou hypotézu o monofyletickém původu australských epakridů (dříve Epacridaceae; dnes zařazeny do podčeledí *Styphelioideae* a *Ericoideae* v rámci Ericaceae, viz Kron et al., 2002) a vřesovcovitých severní polokoule. Nálezy nejstarších mikrofosilií předků řádu Ericales spolu s biogeografickými studiemi totiž dokládají, že vřesovcovité rostliny mají původ ve středním až pozdním mezozoiku, kdy se z Gondwany rozšířily do Austrálie a následně i Evropy, Asie a Nového Světa (Specht, 1977), což souhlasí s obdobím radiace prvních diskomycetů (Berbee & Taylor, 1993), tedy předky *R. ericae*.

Ačkoliv je *R. ericae* v historii výzkumu erikoidní mykorhizní symbiózy nepopíratelně významným druhem, ukazuje se, že nemusí být tak dominantním symbiontem, jak by se vzhledem k jeho popularizaci na první pohled zdálo (Cairney & Ashford, 2002; Bruzone et al., 2014). S přibývajícimi studiemi je patrné, že nejenže se pravděpodobně nevyskytuje v kořenech vřesovcovitých na jižní polokouli (Bougoure & Cairney, 2005b; Curlevski et al., 2009; aj.), ale že v mnoha případech nedominuje ani v kořenech polokoule severní (Tian et al., 2011; Hazard et al., 2014.; a další).

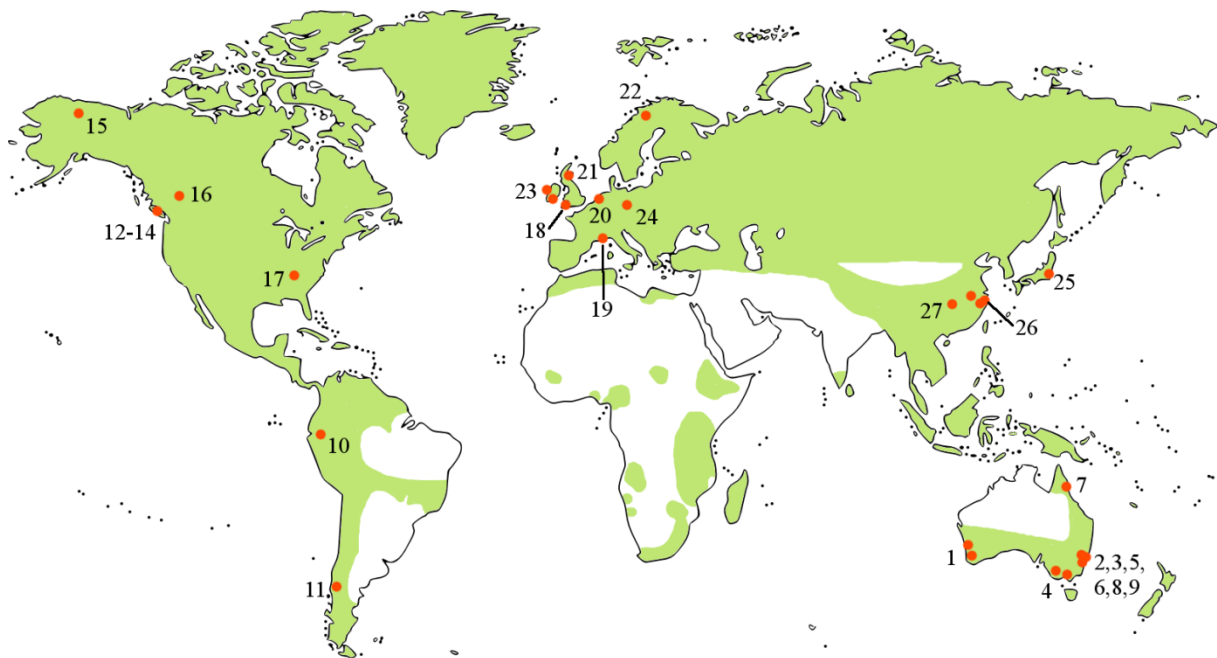
Při porovnání dat prací z celého světa zabývajících se diverzitou ErM houbových společenstev (viz Příloha 1) můžeme obecně prohlásit, že taxony ErM hub mají značnou geografickou distribuci a stejné druhy bývají často nacházeny i ve vzdálenostech tisíců kilometrů, rozptýlené v rámci několika kontinentů. Zpravidla nejčastěji izolovanými symbionty jsou pak *Oidiodendron maius* a endofyty z řádu Helotiales. Je ale nutné si uvědomit, že vzhledem k množství provedených studií a téměř kosmopolitnímu výskytu podčeledí vřesovcovitých tvořících ErM (viz Obrázek 5), jsou naše znalosti o jakémkoliv ucelenější biogeografii těchto hub zatím velmi chabé. Naprosto například chybí data o afrických, či sibiřských vřesovcovitých a řada publikovaných prací je často omezená na jednu lokaci, habitat, či rostlinný druh. Problémem je také nejednotnost používaných metod a prezentovaných výsledků, kdy někteří autoři uvádí diverzitu všech izolovaných endofytů a jiní se soustředí pouze na potvrzené ErM symbionty.

Kromě geografické polohy mohou distribuci ErM hub ovlivňovat ještě další faktory. Jedním z nich je pravděpodobně nadmořská výška. Gorzelak *et al.* (2012) zkoumali v kanadských Skalnatých horách diverzitu houbových endofytů brusnice blanité (*Vaccinium membranaceum* Douglas ex. Torr.), ekologicky plastického druhu, vyskytujícího se od údolí až po vysokohorské habitaty. Přímou analýzou DNA z kořenů rostlin i kultivací izolátů došli k závěru, že se změnou nadmořské výšky se mění i diverzita ErM hub, přičemž sousední lokality jsou si navzájem podobnější, než lokality vzdálenější. Se stoupající altitudou tedy nejspíše dochází v distribuci ErM hub k jakési pozvolné změně. Ve vysokých nadmořských výškách dominoval v kořenech *R. ericae*, v nízkých pak tmavě přehrádkovaný endofyt *Phialocephala fortinii* Wang & Wilcox. V tomto směru se zatím jedná o unikátní studii a bylo by dobré podpořit vyvozené závěry dalšími pokusy.

Zdalo by se, že důležitým faktorem ovlivňujícím distribuci hub bude také hostitelská specifita, ale Walker *et al.* (2011) nenašli při zkoumání mykorhiz 3 druhů vřesovcovitých z aljašské tundry žádné významné mezidruhové rozdíly, a to ani v kulturách, ani v klonech. Jejich výsledky souhlasily s předchozími studii vřesovcovitých ze Švédska, ve kterých různé rostlinné druhy buď sdílely stejné houbové symbionty (Kjøller *et al.*, 2010), nebo byla jejich různorodost ovlivněna spíše environmentálními faktory, než hostitelským druhem (Ishida & Nordin, 2010).

Právě environmentální faktory, nebo také „efekt ekosystému“, se zdají být v otázce diverzity houbového společenstva ErM rostlin nejdůležitějšími činiteli. Bougoure *et al.* (2007) poukázali na fakt, že většina studií ze severní polokoule se zabývá habitaty vřesovišť a chybí v nich srovnání diverzity hub v rámci odlišných ekologických stanovišť. Zaměřili

se tedy právě na tuto problematiku a porovnali společenstva hub z vřesovcovitých rostlin nasbíraných na otevřeném vřesovišti a v lesním podrostu. Obě komunity se podle očekávání velmi lišily, přičemž v lese byla diverzita hub o něco vyšší a zahrnovala překvapivě velké množství typických ektomykorhizních symbiontů (konkrétně askomycetní druh *Cenococcum geophilum*). K závěru, že okolní vegetace a habitat mají podstatný vliv na distribuci ErM hub, došli nezávisle i Ishida & Nordin (2010) a Hazard *et al.* (2014). Poslední zmíněná studie zkoumala rozdíly houbových společenstev bývalých skotských rašelinišť, jež jsou dnes díky činnosti člověka přeměněny v naprosto odlišné ekosystémy. Srovnávali vzorky z přírodních bažin, oblastí přeměněných na pastviny a lesních plantáží a opět potvrdili odlišnost diverzity mezi jednotlivými typy stanovišť. Jako jedno z možných vysvětlení uvedli, že velkou část zjištěné distribuce ErM hub by vysvětlovaly chemické vlastnosti jednotlivých půd, především obsah dusíku. Tento faktor byl však již dříve několikrát experimentálně testován a nebylo statisticky potvrzeno, že by změna množství dostupného dusíku v půdě jakkoliv ovlivňovala diverzitu přítomného houbového společenstva (Urcelay *et al.*, 2003; Ishida & Nordin, 2010).



Obrázek 5. Geografický výskyt rostlin podčeledí *Ericoideae*, *Vaccinoideae*, *Styphelioideae*, *Cassiopoideae* a *Harrimanelloideae* (zelená barva; podle Kron [online]) se označenými lokalitami, na kterých byly provedeny studie diverzity houbového společenstva (oranžové body; viz Příloha 1).

4. Ekologické interakce

Navzdory předpokladům o relativně vysoké hostitelské specifitě, můžeme u ErM hub narazit na řadu interakcí s rostlinnými druhy mimo čeled' Ericaceae. Povaha těchto interakcí je v mnoha případech nejasná, zdá se ale, že ErM houby mohou úspěšně kolonizovat i kořeny (rhizoidy) jiných rostlin, buď jako endofyty, nebo mykorhizní symbionti. Na jiné druhy pak mohou naopak působit patogenně a to často s až letálním účinkem.

4.1. Asociace s rhizoidy jätrovek

V habitatech vrchovinných rašelinišť můžeme pod příkrývkou vřesovcovitých rostlin jako *Calluna vulgaris* najít velké množství foliálních jätrovek, které v tomto prostředí představují dominantní skupinu mechorostů (Duckett & Clymo, 1988). Tyto jätrovky svými podzemními částmi běžně asociují s houbovými mykobionty (Pocock & Duckett, 1985) a Duckett *et al.* (1991) jako první poukázali na podobnost těchto asociací právě s ErM symbiózou vřesovcovitých rostlin. Při resyntézních pokusech široké škály foliálních jätrovek z Velké Británie, potvrdili Duckett & Read (1995) schopnost *R. ericae* kolonizovat jejich rhizoidy a vytvářet v nich hyfová klubka, shodná s těmi pozorovanými v přírodě. *Oidiodendron* sp., endofyt orchidejí *Ceratobasidium cornigerum* (Bourdot) Rogers, ani vybrané ektomykorhizní druhy rhizoidy nekolonizovaly. *R. ericae* byl následně izolován z jätrovek druhu *Cephalozia exiliflora* (Taylor) Schust v Austrálii a Antarktidě (Chambers *et al.*, 1999) a jeho přítomnost potvrdil i Upson *et al.* (2007) u druhu *Cephalozia varians* (Gottsche) Steph. z 8 různých antarktických lokalit. Zůstává zajímavou otázkou, zda má toto sdílení houbového symbionta vyšší ekologický význam. Nabízí se možnost, že se jedná o zásobník inokula pro malé semenáčky vřesovcovitých rostlin, které by se bez mykorhizní kolonizace v kyselém rašelinném substrátu jen těžko uchytily (Duckett & Read, 1995).

4.2. Potencionální mykorhizní síť

Společná mykorhizní síť (common mycorrhizal network, CMN) je označení pro myceliální propojení dvou a více mykorhizních rostlin, pomocí něhož může mezi několika samostatnými rostlinnými organismy docházet k toku minerálních a organických látek. Jedná se o intenzivně zkoumaný fenomén, umožňující vznik řady vnitro i mezidruhových ekologických strategií, od epiparazitismu a mykoheterotrofie, po omezení kompetice a mutualismus. Dosavadní výzkum CMN byl dlouhou dobu zaměřen převážně na tři oblasti této problematiky. Zaprvé na achlorofylní druhy orchidejí a vřesovcovitých (ale i dalších čeledí), které pomocí myceliálních sítí parazitují na fotosyntetizujících ECM dřevinách

a získávají od nich uhlíkaté látky, nutné pro své přežití (McKendrick *et al.*, 2000). Zadruhé to byly samotné ECM rostliny, zejména pak schopnost semenáčků napojovat se skrze CMN na dospělé jedince a získávat tak v prostředí lesního podrostu, kde je limitujícím faktorem sluneční záření, kompetiční výhodu ve formě dodatečného uhlíku (Simard *et al.*, 1997). A v neposlední řadě byla značná pozornost věnována myceliálním sítím a tokům prvků u AM rostlin (např. Johansen & Jensen, 1996; Lerat *et al.*, 2002; Carey *et al.*, 2004).

Ačkoliv ErM rostliny často žijí v těsném kontaktu s ECM dřevinami, zůstávaly v tomto ohledu řadu let nepovšimnutými, neboť se věří, že jejich mimokořenové mycelium dosahuje délek jen několika mm (Smith & Read, 2008) a dlouhou dobu převládala již zmíněná představa o jejich úzké hostitelské specifitě. Jejich potenciál tvořit mykorhizní sítě začal být předmětem zájmu, když Vrålstad *et al.* (2000) zjistili, že houby izolované z ECM morfotypu *Piceirhiza bicolorata* sdílí asi 95% ITS1 sekvencí s *R. ericae* a dají se amplifikovat jeho specifickými primery. Dnes již víme, že REA je skupinou blíže příbuzných hub, zahrnující jak typické ECM, tak ErM symbionty, otázkou však zůstává, zda existují zástupci tvořící přechod mezi oběma mykorhizními typy. Jako nejperspektivnější „spojky“ se jeví houby ze čtvrté podskupiny (Clade 4) REA, konkrétně pak druhy *Meliniomyces bicolor* a *M. variabilis*.

DNA *M. variabilis* bývá běžně amplifikována z ECM špiček jehličnanů, a nezdíraje jim i dominuje (Grelet *et al.*, 2010; Vohník *et al.*, 2013). Zároveň se jedná o houbu kolonizující kořeny hned několika druhů vřesovcovitých (Ohtaka & Narisawa, 2008; Grelet *et al.*, 2009). I když vše nasvědčuje skutečnosti, že by mohla mezi těmito rostlinami vytvářet myceliální propojení, a Grelet *et al.* (2010) dokonce identifikovali totožné genotypy tohoto druhu v kořenech sousedící brusnice brusinky (*V. vitis-idaea* L.) a borovice lesní (*P. sylvestris*), není dosud jasné, zda by šlo o opravdovou CMN, schopnou látkové výměny. *In vitro* pokusy totiž ukazují, že přestože *M. variabilis* kolonizuje ECM kořeny, a to i intracelulárně, netvoří ektomykorhizy v pravém slova smyslu (Piercey *et al.*, 2002; Vohník *et al.*, 2007).

M. bicolor, na rozdíl od předchozího druhu, tvoří *in vitro* jak ECM morfotypu *P. bicolorata* s kořeny borovice, tak ERM se semenáčky brusnice borůvky (*V. myrtillus*) (Villarreal-Ruiz *et al.*, 2004). V přírodních podmínkách je však v kořenech vřesovcovitých rostlin nacházen jen velmi vzácně. Kohout *et al.* (2011) navíc při vyhodnocování série květináčových pokusů zjistili, že přítomnost vřesovcovitých inhibuje schopnost *M. bicolor* formovat ECM. I přes opakované nálezy identických genotypů hub v ECM a ErM hostitelích

(Bergero *et al.*, 2000; Curlevski *et al.*, 2009; Grelet *et al.*, 2010), tedy zůstává nadále nejasné, jak a jestli vůbec spolu tyto rostliny skrze své mykobionty interagují.

4.3. Alelopatie a vytlačování okolních rostlinných druhů

Ačkoliv jsou ErM houby při výběru hostitele zřejmě mnohem shovívavější, než se původně očekávalo, k ostatním rostlinám se chovají často velmi nekompromisně. Bylo prokázáno, že při inokulaci „nesprávného organismu“ *R. ericae*, způsobuje tato houba tmavnutí kortikálních buněk a nezřídka i smrt ošetřených semenáčků (Giovanetti & Lioi, 1990). Právě saprotrofní potenciál ErM hub a jejich odolnost vůči toxickým látkám, jako jsou těžké kovy (Martino *et al.*, 2000; Cairney *et al.*, 2001), může být příčinou časté dominance vřesovcovitých ve vrcholně sukcesních společenstvech. Je známo, že nadzemní části vřesovcovitých rostlin mohou obsahovat látky jako inhibitory klíčení rozpustné ve vodě (Odén *et al.*, 1992), které se následně díky dešti a rose dostávají do půdy a působí na okolní vegetaci. Jejich alelopatické vlastnosti jsou často považovány za příčinu vysoké úmrtnosti semenáčků okolních jehličnanů. Tento fakt pak bývá zřetelný zejména při pokusech o znovuzalesnění vykácených oblastí (Messier, 1993; Yamasaki *et al.*, 1998). Mallik *et al.* (2003) uvedli, že opad vřesovcovitých rostlin obsahuje širokou škálu polyfenolických sloučenin, které dokážou ovlivnit půdní složení. Při jejich rozkladu vznikají v půdě protein-fenolické komplexy, které vážou dostupný dusík, a zároveň se zvyšuje obsah Fe, Zn, K, Ca, Mg a Mn. Je tedy zřejmé, že právě přítomnost ErM hub, které i v takovýchto podmínkách umí svým hostitelům zajistit životaschopnost, umožňuje vřesovcovitým rostlinám realizaci této agresivní ekologické strategie.

Závěr

Předložená práce shrnuje dosavadní poznatky o kořenových mykobiontech vřesovcovitých rostlin, přičemž se zaměřuje speciálně na skupinu hub tvořících erikoidní mykorhizní symbiózu. Přestože se vřesovcovité rostliny, u nichž tento vztah můžeme nalézt, nachází téměř po celé planetě (viz Obrázek 5) a dominují mnoha ekosystémům, zůstávají jejich mykobionti dosud předmětem mnoha otázek.

Díky rapidnímu rozvoji molekulárních metod v posledních dvou desetiletích, došlo k překonání představy, že jsou ErM houby velice úzkou skupinou vřeckovýtrusých hub, a kruh potvrzených symbiontů se rozšířil o další zástupce z rodu *Capronia* nebo řádu stopkovýtrusých hub *Sebacinales*. Několik studií dokonce popsalo v kolonizovaných kořenech jeho potenciální dominanci. Druhové složení ErM hub v kořenech vřesovcovitých je podle všeho ovlivňováno jak geografickou polohou, tak několika environmentálními faktory jako nadmořskou výškou či okolním habitatem. I přes znatelné pokroky však pořád víme o diverzitě těchto hub velmi málo. Osobně se přikláním k názoru, že přílišné škatulkování, k němuž člověk tíhne, omezuje naše možnosti do hloubky porozumět procesům přírody. Zdá se, že ani ErM houby nelze zařadit do přesných, ucelených kategorií, neboť se jedná o organismy rozmanité a interagující s mnoha dalšími rostlinami. Houby, u kterých byla totiž dosud předpokládána víceméně vysoká hostitelská specifita, běžně asociují i s kořeny jätrovek, či ECM rostlin.

Pro zkvalitnění dalšího poznávání v rámci tohoto oboru by bylo velmi vhodné důkladné ucelení dosavadních výsledků a rozvoj mezinárodní spolupráce. Větší systematická výzkumu a prozkoumání v tomto směru nedotčených oblastí jako Afriky, Grónska, nebo severní Asie, by jistě přineslo mnoho nových a zajímavých poznatků.

Seznam použité literatury

- Allen T.R., Millar T., Berch S.M., Berbee M.L. (2003)** Culturing and direct DNA extraction find different fungi from the same ericoidmycorrhizal roots. *New Phytologist* **160**: 255–272.
- Berbee M.L., Taylor J.W. (1993)** Dating the evolutionary radiations of true fungi. *Canadian Journal of Botany* **71**: 1114–1127.
- Berch S.M., Allen T.R., Berbee M.L. (2002)** Molecular detection, community structure and phylogeny of ericoid mycorrhizal fungi. *Plant Soil* **244**: 55–66.
- Bergero R., Girlanda M., Bello F., Luppi A., Perotto S. (2003)** Soil persistence and biodiversity of ericoid mycorrhizal fungi in the absence of the hostplant in a Mediterranean ecosystem. *Mycorrhiza* **13**: 69–75.
- Bergero R., Perotto S., Girlanda M., Vidano G., Luppi A.M. (2000)** Ericoidmycorrhizal fungi are common root associates of a Mediterranean ectomycorrhizal plant (*Quercus ilex*). *Molecular Ecology* **9**: 1639–1949.
- Bidartondo M.I., Bruns T.D. (2001)** Extreme specificity in epiparasitic Monotropoideae (Ericaceae) widespread phylogenetic and geographical structure. *Molecular Ecology* **10**: 2285–2295.
- Bjorkman E. (1960)** *Monotropa hypopitys* L. - an epiparasite on tree roots. *Physiologia Plantarum* **13**: 308–327.
- Bonfante-Fasolo P. (1980)** Occurrence of a basidiomycete in living cells of mycorrhizal hair roots of *Calluna vulgaris*. *Transactions of the British Mycological Society* **75**: 320–325.
- Bougoure D., Parkin P., Cairney J., Alexander I., Anderson I. (2007)** Diversity of fungi in hair roots of Ericaceae varies along a vegetation gradient. *Molecular Ecology* **16**: 4624–4636.
- Bougoure D., Cairney J. (2005a)** Fungi associated with hair roots of *Rhododendron lochia* (Ericaceae) in an Australian tropical cloud forest revealed by culturing and culture-independent molecular methods. *Environmental Microbiology* **7**: 1743–1754.
- Bougoure D., Cairney J. (2005b)** Assemblages of ericoid mycorrhizal and other root-associated fungi from *Epacris pulchella* (Ericaceae) as determined by culturing and direct DNA extraction from roots. *Environmental Microbiology* **7**: 819–827.
- Brundrett M.C. (2009)** Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant and Soil* **320**: 37–77.
- Bruzzone M., Fontenla S., Vohník M. (2014)** Is the prominent ericoid mycorrhizal fungus *Rhizoscyphus ericae* absent in the Southern Hemisphere's Ericaceae? A case study on the diversity of root mycobionts in *Gaultheria* spp. from northwest Patagonia, Argentina. *Mycorrhiza* **25**: 25–40.
- Cairney J.W.G. (2000)** Evolution of mycorrhiza systems. *Naturwissenschaften* **87**: 467–475.
- Cairney J., Ashford A. (2002)** Biology of mycorrhizal associations of epacrids (Ericaceae). *New Phytologist* **154**: 305–326.
- Cairney J.W.G., Burke R.M. (1998)** Extracellular enzyme activities of the ericoid mycorrhizal endophyte *Hymenoscyphus ericae* (Read) Korf & Kernan: their likely roles in decomposition of dead plant material in soil. *Plant and Soil* **205**: 181–192.
- Cairney J.W.G., van Leerdam D.M., Chen D.M. (2001)** Metal insensitivity in ericoid mycorrhizal endophytes from *Woolisia pungens* (Epacridaceae). *Australian Journal of Botany* **49**: 571–577.
- Carey E.V., Marler M.J., Callaway R.M. (2004)** Mycorrhizae transfer carbon from a native grass to an invasive weed: evidence from stable isotopes and physiology. *Plant Ecology* **172**: 133–141.
- Chambers S.M., Liu G., Cairney J.W.G. (2000)** ITS rDNA sequence comparison of ericoid mycorrhizal endophytes from *Woolisia pungens*. *Mycological Research* **104**: 168–174.

- Chambers S.M., Williams P.G., Seppelt R.D., Cairney J.W.G. (1999)** Molecular identification of *Hymenoscyphus* sp. from rhizoids of the leafy liverwort *Cephaloziella exiliflora* in Australia and Antarctica. *Mycological Research* **103**: 286–288.
- Couture M., Fortin J.A., Dalpé Y. (1983)** *Oidiodendron griseum* Robak: and endophyte of ericoid mycorrhiza in *Vaccinium* spp. *New Phytologist* **95**: 375–380.
- Cullings K.W. (1996)** Single phylogenetic origin of ericoid mycorrhizae within the Ericaceae. *Canadian Journal of Botany* **74**: 1896–1909.
- Curlevski N., Chambers S., Anderson I., Cairney J. (2009)** Identical genotypes of an ericoid mycorrhiza-forming fungus occur in roots of *Epacris pulchella* (Ericaceae) and *Leptospermum polygalifolium* (Myrtaceae) in an Australian sclerophyll forest. *FEMS Microbiology Ecology* **67**: 411–420.
- Dalpé Y. (1986)** Axenic synthesis of ericoid mycorrhiza in *Vaccinium angustifolium* Ait. by *Oidiodendron* species. *New Phytologist* **103**: 391–396.
- Douglas G.C., Heslin M.C., Reid C. (1989)** Isolation of *Oidiodendron maius* from *Rhododendron* and ultrastructural characterization of synthesized mycorrhizas. *Canadian Journal of Botany* **67**: 2206–2212.
- Duckett J., Clymo R. (1988)** Regeneration of bog liverworts. *New Phytologist* **110**: 119–127.
- Duckett J.G., Read D.J. (1995)** Ericoid mycorrhizas and rhizoid–ascomycete associations in liverworts share the same mycobiont – isolation of the partners and resynthesis of the associations in vitro. *New Phytologist* **129**: 439–477.
- Duckett J.G., Renzaglia K.S., Pell K. (1991)** A light and electron microscope study of rhizoid-ascomycete associations and flagelliform axes in British hepatics. *New Phytologist* **118**: 233–257.
- Englander L., Hull R. (1980)** Reciprocal transfer of nutrients between ericaceous plants and a *Clavaria* sp.*. *New Phytologist* **84**: 661–667.
- Giovannetti M., Lioi L. (1990)** The mycorrhizal status of *Arbutus unedo* in relation to compatible and incompatible fungi. *Canadian Journal of Botany* **68**: 1239–1244.
- Gorzalak M., Hambleton S., Massicotte H. (2012)** Community structure of ericoid mycorrhizas and root-associated fungi of *Vaccinium membranaceum* across an elevation gradient in the Canadian Rocky Mountains. *Fungal Ecology* **5**: 36–45.
- Grelet G.A., Johnson D., Paterson E., Anderson I.C., Alexander I.J. (2009)** Reciprocal carbon and nitrogen transfer between an ericaceous dwarf shrub and fungi isolated from *Piceirhiza bicolorata* ectomycorrhizas. *New Phytologist* **182**: 359–366.
- Grelet G.A., Johnson D., Vrålstad T., Alexander I.J., Anderson I.C. (2010)** New insights into the mycorrhizal *Rhizoscyphus ericae* aggregate: spatial structure and co-colonization of ectomycorrhizal and ericoid roots. *New Phytologist* **188**: 210–222.
- Hagerman S.M., Sakakibara S.M., Durall D.M. (2001)** The potential for woody understory plants to provide refuge for ectomycorrhizal inoculum at an interior Douglas-fir forest after clear-cut logging. *Canadian Journal of Forest Research* **31**: 711–721.
- Hambleton S., Egger K.N., Currah R.S. (1998)** The genus *Oidiodendron*: species delimitation and phylogenetic relationships based on nuclear ribosomal DNA analysis. *Mycologia* **90**: 854–869.
- Hambleton S., Sigler L. (2005)** *Meliniomyces*, a new anamorph genus for the root-associated fungi with phylogenetic affinities to *Rhizoscyphus ericae* (\equiv *Hymenoscyphus ericae*), *Leotiomyces*. *Studies in Mycology* **53**: 1–27.
- Hazard C., Gosling P., Mitchell D., Doohan F., Bending G. (2014)** Diversity of fungi associated with hair roots of ericaceous plants is affected by land use. *FEMS Microbiology Ecology* **87**: 586–600.
- Hutton B.J., Dixon K.W., Sivasithamparam K. (1994)** Ericoid endophytes of western Australian heaths (*Epacridaceae*). *New Phytologist* **127**: 557–566.
- Ishida T., Nordin A. (2010)** No evidence that nitrogen enrichment affect fungal communities of *Vaccinium* roots in two contrasting boreal forest types. *Soil Biology and Biochemistry* **42**: 234–243.

- Johansen A., Jensen E.S. (1996)** Transfer of N and P from intact or decomposing roots of pea to barley interconnected by an arbuscular mycorrhizal fungus. *Soil Biology & Biochemistry* **28**: 73-81.
- Judd W.S. (2002)** Plant systematics. *Sunderland, Mass., U.S.A.: Sinauer Associates.*
- Kernan M.J., Finocchio A.F. (1983)** A new discomycete associated with the roots of *Monotropa uniflora* (Ericaceae). *Mycological Society of America* **75**: 916-920.
- Kjøller R., Olsrud M., Michelsen, A. (2010)** Co-existing ericaceous plant species in a subarctic mire community share fungal root endophytes. *Fungal Ecology* **3**: 205-214.
- Kohout P., Sýkorová Z., Bahram M., Hadincová V., Albrechtová J., Tedersoo L., Vohník M. (2011)** Ericaceous dwarf shrubs affect ectomycorrhizal fungal community of the invasive *Pinus strobus* and native *Pinus sylvestris* in a pot experiment. *Mycorrhiza* **21**: 403-412.
- Koch R. (1912)** Complete Works, col. I, pp. 650–660. *George Thieme, Leipzig, Germany*
- Kron K.A.,** Ericaceae Home. [online]. [cit. 2015-08-13]. Dostupné z: <http://users.wfu.edu/kronka/kakbek/>
- Kron K.A., Judd W.S., Stevens P.F., Crayn D.M., Anderberg A.A., Gadek P.A., et al. (2002)** Phylogenetic classification of Ericaceae: molecular and morphological evidence. *Botanical Review* **68**: 335–423.
- Lerat S., Gauci R., Catford J.G., Vierheilig H., Piche Y., Lapointe L. (2002)** 14C transfer between the spring ephemeral *Erythronium americanum* and sugar maple saplings via arbuscular mycorrhizal fungi in natural stands. *Oecologia* **132**: 181–187.
- Li D., Shi J., Lu M., Ren L., Zhen C., Luo Y. (2015)** Detection and identification of the invasive *Sirex noctilio* (Hymenoptera: Siricidae) fungal symbiont, *Amylostereum areolatum* (Russulales: Amylostereaceae), in China and the stimulating effect of insect venom on laccase production by *A. areolatum* YQL03. *Journal of Economic Entomology*, **108**: 1136-1147.
- Liu G., Chambers S.M., Cairney J.W.G. (1998)** Molecular diversity of ericoid mycorrhizal endophytes isolated from *Woolfsia pungens*. *New Phytologist* **140**:145-153.
- Lukešová T., Kohout P., Větrovský T., Vohník M. (2015)** The potential of dark septate endophytes to form root symbioses with ectomycorrhizal and ericoid mycorrhizal middle European forest plants. *PLOS ONE* **10**: 0124752.
- Mallik A. (2003)** Conifer regeneration problems in boreal and temperate forests with ericaceous understory: Role of disturbance, seedbed limitation, and keystone species change. *Critical Reviews in Plant Sciences* **22**: 341-366.
- Marschner H., Dell B. (1994)** Nutrient-uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil* **159**: 89-102.
- Martino E., Turnau K., Girlanda M., Bonfante P., Perotto S. (2000)** Ericoid mycorrhizal fungi from heavy metal polluted soils: their identification and growth in the presence of zinc ions. *Mycological Research* **104**: 338–344.
- Massicotte H.B., Melville L.H., Molina R., Peterson R.L. (1993)** Structure and histochemistry of mycorrhizae synthesized between *Arbutus menziesii* (Ericaceae) and two basidiomycetes, *Pisolithus tinctorius* Pisolithaceae and *Piloderma bicolor* Corticiaceae. *Mycorrhiza* **3**: 1–11.
- Massicotte H.B., Melville L.H., Peterson R.L. (2005)** Structural characteristics of root fungal interactions for five ericaceous species in eastern Canada. *Canadian Journal of Botany* **83**: 1057-1064.
- McKendrick S.L., Leake J.R., Read D.J. (2000)** Symbiotic germination and development of myco-heterotrophic plants in nature: transfer of carbon from ectomycorrhizal *Salix repens* and *Betula pendula* to the orchid *Corallorhiza trifida* through shared hyphal connections. *New Phytologist* **145**: 539–548.
- McLean C.B., Cunningham J.H., Lawrie A.C. (1999)** Molecular diversity within and between ericoid endophytes from the Ericaceae and Epacridaceae. *New Phytologist* **144**: 351-358.
- McLennan E. (1935)** Non-symbiotic development of seedlings of *Epacris impressa* Labill. *New Phytologist* **34**: 55-63.
- Messier C. (1993)** Factors limiting early growth of western red cedar, western hemlock and Sitka spruce seedlings on ericaceous-dominated clearcut sites in coastal British Columbia. *Forest Ecology and Management* **60**: 181–206.

- Midgley D.J., Chambers S.M., Cairney J.W. (2004)** Distribution of ericoid mycorrhizal endophytes and root-associated fungi in neighbouring Ericaceae plants in the field. *Plant and soil* **259**: 137-151.
- Oden P.C., Brandtberg P.O., Andersson R., Gref R., Zackrisson O., Nilsson M.C. (1992)** Isolation and characterization of a germination inhibitor from leaves of *Empetrum hermaphroditum* Hagerup. *Scandinavian Journal of Forest Research*. **7**: 497-502.
- Ohtaka N., Narisawa K. (2008)** Molecular characterization and endophytic nature of the root-associated fungus *Meliniomyces variabilis* (LtVB3). *Journal of General Plant Pathology* **74**: 24-31.
- Petersen R., Litten W. (1989)** A new species of *Clavaria* eruiting with *Vaccinium*. *Mycologia*, **81**: 325.
- Peterson T.A., Mueller W.C., Englander L. (1980)** Anatomy and ultrastructure of a *Rhododendron* root-fungus association. *Canadian Journal of Botany* **58**: 2421-2433.
- Peterson R.L., Massicotte H.B., Melville L.H. (2004)** Mycorrhizas. *Ottawa: NRC Research Press*.
- Piercey M.M., Thormann M.N., Currah R.S. (2002)** Saprobic characteristics of three fungal taxa from ericalean roots and their association with the roots of *Rhododendron groenlandicum* and *Picea mariana* in culture. *Mycorrhiza* **12**: 175-180.
- Pocock K., Duckett J.G. (1985)** Fungi in hepatics. *Bryological Times* **13**: 2-3.
- Read D.J. (1974)** *Pezizella ericae* sp.nov., the perfect state of a typical mycorrhizal endophyte of Ericaceae. *Transactions of the British Mycological Society* **63**: 381-419.
- Read D.J. (1983)** The biology of mycorrhiza in the Ericales. *Canadian Journal of Botany* **61**: 985-1004.
- Read D.J., Bajwa R. (1985)** Some nutritional aspects of the biology of ericaceous mycorrhizas. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* **85**: 317-332.
- Selosse M.A., Setaro S., Glatard F., Richard F., Urcelay C., et al. (2007)** Sebaciales are common mycorrhizal associates of Ericaceae. *New Phytologist* **174**: 864-878.
- Setaro S., Kottke I. and Oberwinkler F. (2006)** Anatomy and ultrastructure of mycorrhizal associations of neotropical Ericaceae. *Mycological Progress* **5**: 243-254.
- Setaro S., Weiss M., Oberwinkler F., Kottke I. (2006)** Sebaciales form ectendomycorrhizas with *Cavendishia nobilis*, a member of the Andean clade of Ericaceae, in the mountain rain forest of southern Ecuador. *New Phytologist* **169**: 355-365.
- Sharples J.M., Chambers S.M., Meharg A.A., Cairney J.W.G. (2000)** Genetic diversity of root-associated fungal endophytes from *Calluna vulgaris* at contrasting field sites. *New Phytologist* **148**: 153-162.
- Simard S.W., Perry D.A., Jones M.D., Myrold D.D., Durall D.M., Molina R. (1997)** Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field. *Nature* **388**: 579-582.
- Smith S., Read D.J. (2008)** Mycorrhizal symbiosis. *Amsterdam: Academic Press*.
- Specht R.L. (1977)** Heathlands and related shrublands. *Elsevier Scientific Publishing Co., New York*.
- Steinke E., Williams P.G., Ashford, A.E. (1996)** The Structure and Fungal Associates of Mycorrhizas in *Leucopogon parviflorus* (Andr.) Lindl. *Annals of Botany* **77**: 413-420.
- Tian W., Zhang C., Qiao P., Milne R. (2011)** Diversity of culturable ericoid mycorrhizal fungi of *Rhododendron decorum* in Yunnan, China. *Mycologia* **103**: 703-709.
- Upton R., Read D., Newsham K. (2007)** Widespread association between the ericoid mycorrhizal fungus *Rhizoscyphus ericae* and a leafy liverwort in the maritime and sub-Antarctic. *New Phytologist* **176**: 460-471.
- Urcelay C., Bret-Harte M.S., Diaz S., Chapin F.S. (2003)** Mycorrhizal colonization mediated by species interactions in arctic tundra. *Oecologia* **137**: 399-404.

- Usuki F., Abe J.P., Kakishima M. (2003)** Diversity of ericoid mycorrhizal fungi isolated from hair roots of *Rhododendron obtusum* var. *kaempferi* in a Japanese red pine forest. *Mycoscience* **44**: 97-102.
- Usuki F., Narisawa K. (2005)** Formation of structures resembling ericoid mycorrhizas by the root endophytic fungus *Heteroconium chaetospora* within roots of *Rhododendron obtusum* var. *kaempferi*. *Mycorrhiza* **15**: 61–64.
- Villarreal-Ruiz L., Anderson I.C., Alexander I.J. (2004)** Interaction between an isolate from the *Hymenoscyphus ericae* aggregate and roots of *Pinus* and *Vaccinium*. *New Phytologist* **164**: 183–192.
- Vohník M., Fendrych M., Albrechtová J., Vosátka, M. (2007)** Intracellular colonization of *Rhododendron* and *Vaccinium* roots by *Cenococcum geophilum*, *Geomyces pannorum* and *Meliniomyces variabilis*. *Folia Microbiologica* **52**: 407-414.
- Vohník M., Mrnka L., Lukešová T., Bruzone M.C., Kohout P., Fehrer J. (2013)** The cultivable endophytic community of Norway spruce ectomycorrhizas from microhabitats lacking ericaceous hosts is dominated by ericoid mycorrhizal *Meliniomyces variabilis*. *Fungal Ecology* **6**: 281-292.
- Vohník M., Sadowsky J.J., Kohout P., Lhotáková Z., Nestby R., Kolařík M. (2012)** Novel root-fungus symbiosis in Ericaceae: Sheathed ericoid mycorrhiza formed by a hitherto undescribed Basidiomycete with affinities to Trechisporales. *PLoS ONE* **7**: 39524.
- Vrålstad T., Fossheim T., Schumacher T. (2000)** *Piceirhiza bicolorata*—the ectomycorrhizal expression of the *Hymenoscyphus ericae* aggregate? *New Phytologist* **145**: 549–563.
- Vrålstad T., Myhre E., Schumacher T. (2002)** Molecular diversity and phylogenetic affinities of symbiotic root-associated ascomycetes of the Helotiales in burnt and metal polluted habitats. *New Phytologist* **155**: 131–148.
- Walker J., Aldrich-Wolfe L., Riffel A., Barbare H., Simpson N., Trowbridge J., Jumpponen A. (2011)** Diverse Helotiales associated with the roots of three species of Arctic Ericaceae provide no evidence for host specificity. *New Phytologist* **191**: 515-527.
- Weiß M., Selosse M.A., Rexer K.H., Urban A., Oberwinkler F. (2004)** Sebaciniales: a hitherto overlooked cosm of heterobasidiomycetes with a broad mycorrhizal potential. *Mycological Research* **108**: 1003-1010.
- Wurzburger N., Higgins B., Hendrick R. (2011)** Ericoid mycorrhizal root fungi and their multicopper oxidases from a temperate forest shrub. *Ecology and Evolution* **2**: 65-79.
- Xiao G., Berch S.M. (1992)** Ericoid mycorrhizal fungi of *Gaultheria shallon*. *Mycologia* **84**: 470-471.
- Xiao G., Berch S.M. (1996)** Diversity and abundance of ericoid mycorrhizal fungi of *Gaultheria shallon* on forest clearcuts. *Canadian Journal of Botany* **74**: 337–346.
- Yamasaki S.H., Fyles J.W., Egger N.E., Titus B.D. (1998)** The effect of *Kalmia angustifolia* on growth, nutrition, and ectomycorrhizal symbiont community of black spruce. *Forest Ecology and Management* **105**: 197–207.
- Zhang C., Yin L., Dai S. (2009)** Diversity of root-associated fungal endophytes in *Rhododendron fortunei* in subtropical forests of China. *Mycorrhiza* **19**: 417-423.
- Zhang Y.H., Zhuang W.Y. (2004)** Phylogenetic relationships of some members in the genus *Hymenoscyphus* (Ascomycetes, Helotiales). *Nova Hedwigia* **78**: 475-484.
- Zijlstra J.D., Van't Hof P., Baar J., Verkley G.J., Summerbell R.C., Paradi I., Berendse F. (2005)** Diversity of symbiotic root endophytes of the Helotiales in ericaceous plants and the grass, *Deschampsia flexuosa*. *Studies in Mycology* **53**: 147-162.

Přílohy

Příloha 1. Přehled studií popisujících diverzitu mykorhizních symbiontů (popř. kořenových endofytů) vřesovcovitých rostlin

zdroj	lokality (GPS)	ekosystém	zkoumané rostlinné druhy	použité metody	celkem izolátů/klonů	diverzita houbového společenstva
Austrálie						
1) Hutton <i>et al.</i> , 1994	32°48' S 116°28' E 29°49' S 115°16' E		<i>Lysinema ciliatum</i> <i>Andersonia caerulea</i> <i>Astroloma ciliatum</i> semenáček epakrida <i>Leucopogon parviflorus</i>	kultivace	ptes 400	8 neznámých morfotypů, bez přezek, mimo <i>Oidiodendron</i> sp. a <i>R. ericae</i> (zymogram analysis)
2) Steinke <i>et al.</i> , 1996	33°45' S 151°19' E 34°07' S 151°07' E 35°02' S 150°47' E			kultivace	100	21 neidentifikovaných morfotypů
3) Liu <i>et al.</i> , 1998	Lovers' Jump Creek; Turrumurra, New South Wales		<i>Woolisia pungens</i>	kultivace, microsatellite-primed PCR analýza	168	43 genů ze 4 rostlin
4) McLean <i>et al.</i> , 1999	38°10' S 145°20' E 37°20' S 142°10' E		<i>Epacris impressa</i> <i>Astroloma pinifolium</i>	kultivace, ITS-PCR analýza	201	12 morfotypů, formujících 4 clustery diskomycetů, ale mimo <i>Oidiodendron</i> sp. a <i>R. ericae</i>
5) Chambers <i>et al.</i> , 2000				ITS-PCR analýza vzorků z Liu <i>et al.</i> , 1998	168	houby příbuzné rodu <i>Oidiodendron</i> sp. a <i>Byssoascus</i> sp., dále např. taxon příbuzný rodu <i>Dactylella lobata</i> a <i>Phialophora gregata</i>
6) Midgley <i>et al.</i> , 2004	33°42' S 151°08' E	suchý sklerofýlní les	<i>Woolisia pungens</i>	kultivace, ITS-RFLP analýza	228 (W.p.) 99 (L.p.)	21 RFLP skupin; 5 tvořilo ErM - všechny <i>Helotiales</i> 76-79% RFLP typ VI, unidentifikované <i>Helotiales</i>
7) Bougoure & Cairney, 2005a	16°30' S 145°16' E	tropický mlžný les	<i>Leucopogon parviflorus</i> <i>Rhododendron lochiaie</i>	kultivace, ITS-RFLP analýza	331	38 RFLP skupin (14 z nich tvořilo ErM) 12,7% <i>Xylariaceae</i> sp. AY699649 12,4% neznámý ErM endofyt AY699664 10% neznámý ErM endofyt AY699684 5,1% <i>Dermataceae</i> sp. AY699651 5,1% neznámý ErM endofyt AY699666
8) Bougoure & Cairney, 2005b	33°42' S 149°59' E	sklerofýlní les	<i>Epacris pulchella</i>	kultivace, ITS-RFLP analýza	124	25 RFLP skupin 28,2% <i>Oidiodendron</i> sp. 18,6% neznámý ErM endofyt AY627804 15,3% neznámý ErM endofyt AY627806 10,5% neznámý ErM endofyt AY627807 4% unidentifikované <i>Helotiales</i>
9) Curtevski <i>et al.</i> , 2009	33°44' S 151°06' E	sklerofýlní les	<i>Epacris pulchella</i>	cloning, ITS-RFLP analýza	200	38 RFLP skupin 19,5% <i>Oidiodendron</i> sp. 17% neznámý ErM endofyt AY627804 16,5% neznámý ErM endofyt AY627807 6% neznámý ErM endofyt AY627806 4% unidentifikované <i>Helotiales</i>
				kultivace, ITS-PCR analýza	65	12 morfotypů 29,2% <i>Helotiales</i> sp. (AY627812) 26,2% <i>Dermataceae</i> sp. (AY627820) 24,6% <i>Helotiales</i> sp. (AF072301)

Jižní Amerika									
10) Setaro <i>et al.</i> , 2006	03°58' S 79°04' W	tropický horský les	<i>Covendishia nobilis</i>	cloning, ITS-PCR analýza	53	77,4% <i>Sebacinales</i> sp. (Clade B) 17% <i>Leotiales</i> sp.			
11) Bruzone <i>et al.</i> , 2014	41°04' S 71°34' W 41°08' S 71°21' W	vlhký les s papuky	<i>Gaultheria mucronata</i> <i>Gaultheria poeppigii</i>	kultivace, OTU analýza	257	62 OTU skupin 17,1% <i>Phialocephala</i> sp. 11,7% <i>Pochonia</i> sp. 6,2% <i>Tetracladium</i> sp. <i>Oidiodendron maius</i> - 5 izolátů <i>Melinionyces variabilis</i> a <i>Cryptosporiopsis ericae</i> po 1 izolátu			
Severní Amerika									
12) Xiao & Berch, 1992	50°60' N 127°35' W	3 roky stará oblast znovuvysazeného lesa (<i>Tsuga heterophylla</i>)	<i>Gaultheria shallon</i>	kultivace	24 (pouze ErM)	75% <i>Oidiodendron maius</i> 3 izoláty produkující na MEA žlutohnědý pigment 1 izolát produkující na MEA červenohnědý pigment 2 bílé izoláty			
13) Xiao & Berch, 1996	50°60' N 127°35' W	vymýcená oblast	<i>Gaultheria shallon</i>	kultivace	175 (pouze ErM)	33,7% <i>Oidiodendron maius</i> 23,4% <i>Acremonium strictum</i> 20,6% Unknown 1 23,4% Unknown 2			
14) Allen <i>et al.</i> , 2003	50°60' N 127°35' W		<i>Gaultheria shallon</i>	kultivace, ITS-RFLP analýza	39	20,5% <i>Capronia</i> sp. 10,3% <i>Rhizoscyphus ericae</i> 5,1% <i>Trechispora</i> sp. 59,0% <i>Sebacinales</i>			
15) Walker <i>et al.</i> , 2011	Toolik Lake; Alaska		<i>Cassiope tetragona</i> <i>Empetrum nigrum</i> <i>Vaccinium vitis-idaea</i>	cloning, ITS-RFLP analýza	156	17,3% <i>Capronia</i> sp. 9,0% <i>R. ericae</i> 1,9% <i>Trechispora</i> sp. 0,6% <i>Oidiodendron</i> sp. 67,2% <i>Phialocephala fortinii</i> s.l. 20,7% <i>Pezizala Cryptosporiopsis ericae</i>			
16) Gorzelak <i>et al.</i> , 2012	53°20' N 120°07' W	4 výškové lokality	<i>Vaccinium membranaceum</i>	kultivace, ITS-PCR analýza	864	304 OTU skupin			
17) Würzburger <i>et al.</i> , 2011	Nantahala National Forest, North Carolina; USA	hardwood forest	<i>Rhododendron maximum</i>	kultivace, ITS-RFLP analýza	367	10 taxonů 53,4% <i>Phialocephala fortinii</i> 20,4% <i>Cryptosporiopsis</i> sp. 8,2% <i>Melinionyces</i> sp. 6,3% <i>Rhizoscyphus ericae</i> 3,8% <i>Oidiodendron</i> sp.			
					52	17 taxonů 46% <i>Oidiodendron maius</i> 11% <i>Cryptosporiopsis ericae</i> 10% <i>Dermea viburni</i> 4% <i>Phialophora finlandia</i> s.l. 3% <i>Chaetomium</i> sp.			

						57 taxonů 24,8% <i>Capronia</i> sp. 18,9% <i>Sebacina vermifera</i> 16,2% <i>Rhizoscyphus ericae</i> 4,7% <i>Oidiodendron matius</i> 2,2% <i>Phialocephala fortinii</i> s.l. 26,0% <i>Rhizoscyphus ericae</i> 16,7% <i>Phialocephala fortinii</i> s.l. 6,1% <i>Sebacina vermifera</i> 3,8% <i>Oidiodendron matius</i> 3,4% <i>Capronia</i> sp.
Evropa						
18) Sharples <i>et al.</i> , 2000	Devon, Southwest England; UK	opuštěné Ar/Cu doly	<i>Calluna vulgaris</i>	kultivace, ITS-RFLP analýza	107	71% <i>Rhizoscyphus ericae</i>
19) Bergero <i>et al.</i> , 2003	Borgio Verezzi, Ligury; Itálie	mediteránní dubový les	<i>Erica arborea</i>	kultivace, ITS-RFLP analýza	641	11 RFLP skupin tvofičích ErM (zahrnující <i>Oidiodendron</i> sp., <i>Capronia</i> sp., <i>Phialophora</i> sp.) 21,6% <i>Phialocephala fortinii</i> s.l. 7,9% <i>Cryptosporiopsis</i> sp. 1,3% <i>Oidiodendron matius</i>
20) Zijlstra <i>et al.</i> , 2005	Nizozemí - 3 lokality	vřesoviště	<i>Calluna vulgaris</i> <i>Empetrum nigrum</i> <i>Vaccinium vitis-idaea</i> <i>Vaccinium myrtillus</i>	kultivace	227	
21) Bougoure <i>et al.</i> , 2007	Abermethy Forest, Cairngorm; Skotsko	vřesoviště	<i>Calluna vulgaris</i> <i>Vaccinium myrtillus</i>	cloning, ITS-PCR analýza	735	152 unikátních klonů 20 klonů blízkých k REA 17 klonů z <i>Helotiales</i> sp. 28 klonů <i>Sebacinales</i> sp.
22) Kjoller <i>et al.</i> , 2010	68°21' N 19°00' E	subarktická tundra	<i>Andromeda polifolia</i> <i>Empetrum hermaphroditum</i> <i>Vaccinium uliginosum</i> <i>V. vitis-idaea</i>	cloning, OTU analýza	428	31 OTU skupin 29,2% <i>Rhizoscyphus ericae</i> 16,4% <i>Sebacinales</i> sp. 16,4% <i>Helotiales</i> sp. 7,0% <i>Capronia</i> sp. 7,0% <i>Clavaria</i> sp. 4,9% <i>Meliniomyces variabilis</i>
23) Hazard <i>et al.</i> , 2014	multiple, Irsko	les/pastvina/mokřady	<i>Calluna vulgaris</i> <i>Vaccinium macrocarpon</i>	cloning, T-RFLP analýza	244	47,5% unclassified <i>Helotiales</i> 34,0% <i>Sebacinales</i> sp. 7,4% <i>Phialocephala fortinii</i> s.l. 3,3% <i>Rhizoscyphus ericae</i> 0,4% <i>Meliniomyces</i> sp.
24) Lukešová <i>et al.</i> , 2015	50°52' N 14°22' E	borový les	<i>Vaccinium myrtillus</i>	cloning, OTU analýza	380	31,5% <i>Helotiales</i> sp. 18,8% <i>Phialocephala fortinii</i> s.l. 10,7% <i>Chaetothyriales</i> sp.
Asie						
25) Usuki <i>et al.</i> , 2003	Tsukuba, Ibaraki; Japonsko	okolí borovice <i>P. densiflora</i>	<i>Rhododendron obtusum</i> var. <i>kaempferi</i>	kultivace, ITS-RFLP analýza	113 (pouze ErM)	4 RFLP skupiny 46,9% <i>Oidiodendron matius</i> 41,6% <i>Dermataceae</i> sp. 11,5% <i>Rhizoscyphus ericae</i>

<p>26) Zhang <i>et al.</i> , 2009</p>	<p>29°15' N 121°06' E 28°59' N 113°52' E 30°10' N 118°11' E 29°20' N 121°46' E</p>	<p>subtropický Istnatý/smíšený les</p>	<p><i>Rhododendron fortunei</i></p>	<p>kultivace, ITS-RFLP analýza</p>	<p>220</p>	<p>17 ITS skupin (15 askomycety, 2 basidiomycety) 49 izolátů <i>O. maius</i> (přítomný na všech lokalitách) 112 izolátů <i>P. fontinii</i> s.l. (ze 2 lokalit)</p>
<p>27) Tian <i>et al.</i> , 2011</p>	<p>Lijiang, Yunnan; Čína 2 lokace</p>		<p><i>Rhododendron decorum</i></p>	<p>kultivace, ITS-PCR analýza</p>	<p>125 (pouze EFM)</p>	<p>12 taxonů (všechny <i>Ascomycota</i>) 19,2% <i>Helotiales</i> sp. 18,4% <i>Oidiodendron maius</i> 13,6% <i>Bioneetria ochroleuca</i> 13,6% <i>Neoneetria radicicola</i> 5,6% <i>Chaetomium</i> sp. 4,8% <i>Rhizoscyphus ericae</i></p>