

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Lucie Drtinová**

Mechanismy ovlivňující zpětnovazebné interakce mezi rostlinou a půdou  
u invazních druhů

Mechanisms affecting plant-soil feedback in invasive species

Bakalářská práce

Vedoucí závěrečné práce: doc. RNDr. Zuzana Münzbergová, Ph.D.

Praha, 2017

**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, 15.5.2017

Podpis

## **Poděkování**

Ráda bych poděkovala své školitelce Zuzce Münzbergové za její rychlé reakce a spoustu cenných rad, své rodině za péči a pochopení, Vikimu za nekonečnou podporu a otevřenou náruč a kapele J.A.R. za Eskalaci dobra.

## **Abstrakt**

Invazní rostliny způsobují celosvětově značné ekologické a hospodářské škody. Aby bylo možné jejich působení zamezit, je třeba porozumět mechanismům rostlinné invaze. Jedním z vysvětlení úspěšnosti invazních rostlin je jejich efektivní využívání zpětnovazebných interakcí mezi rostlinou a půdou. Zpětná vazba s půdou do velké míry ovlivňuje prospívání rostliny. Zatímco u většiny rostlin bývá vnitrodruhová zpětná vazba s půdou spíše negativní, u invazních rostlin je pozorována zpětná vazba méně negativní či dokonce pozitivní. To může být dáno tím, že invazní rostliny vykazují schopnost měnit složení půdy a přizpůsobovat ji ku svému prospěchu. Tato práce se zabývá jednotlivými složkami zpětné vazby mezi rostlinou a půdou, abiotickými i biotickými faktory ovlivňujícími tento proces, a shrnuje jejich význam pro rostlinné invaze. Předmětem navazující diplomové práce bude výzkum významu dílčích biotických a abiotických složek ve zpětné vazbě a zjišťování jejich role v rostlinné invazi.

Klíčová slova: rostlinné invaze, zpětná vazba mezi rostlinou a půdou, mutualismus, biotické faktory, abiotické faktory

## **Abstract**

Invasive plants worldwide cause considerable ecologic and economic damage. In order to prevent this, it is necessary to understand the mechanisms of plant invasion. One of the explanations of the success of invasive plants is their effective use of feedback interactions between plant and soil. Plant-soil feedback greatly affects the prosperity of a plant. While in most plants the intraspecific feedback is negative, invasive species show less negative or even positive intraspecific feedback. This may be due to the fact that invasive plants have the ability to alter soil composition to their advantage. This work deals with the individual components of plant-soil feedback, abiotic and biotic factors influencing the process, and summarizes their importance for plant invasion. The subject of the following diploma thesis will be a research on the significance of the individual biotic and abiotic components of the plant-soil feedback and assessing their importance for plant invasion.

Key words: plant invasions, plant-soil feedback, mutualism, biotic factors, abiotic factors

## Obsah

Úvod .....	1
Rostlinné invaze.....	2
Invazibilita společenstva.....	3
Invaznost .....	3
Zpětná vazba mezi rostlinou a půdou .....	5
Abiotické složky .....	6
Alelopatie .....	9
Biotické složky .....	10
Patogeny.....	11
Symbiotické bakterie .....	11
Mykorhiza .....	12
Drobné organismy .....	15
Navazující diplomová práce.....	16
Závěr .....	17
REFERENCE .....	18

## Úvod

Rostlinné invaze jsou v současné době hojně zkoumaným jevem, neboť způsobují celosvětově značné ekologické i hospodářské škody (Vila et al. 2010). Z výsledků vzrůstajícího počtu výzkumů vyplývá, že invaze jsou velmi komplexní problém, pro něž neexistuje zcela jednoduché řešení.

Abychom dokázali invazím zabránit, potřebovali bychom být schopni předpovídat invazní potenciál rostlin (Williamson 1999, Rejmánek 2000a). Existují modely, schopné označit lokality náchylné k rostlinné invazi (Lazzaro et al. 2017) či predikovat pohyb již známých invazních rostlin (Buckley and Csergo 2017). Ačkoliv existuje mnoho teorií o mechanismech podmiňujících invaznost rostlin (např. Richards et al. 2006, Moravcová et al. 2010), stále nedokážeme spolehlivě předvídat, které druhy se jako invazní projeví, a které z jejich vlastností schopnost invaze ovlivňují.

Významným faktorem ovlivňujícím invaznost rostliny by mohly být zpětnovazebné interakce mezi rostlinou a půdou (Klironomos 2002, Reinhart and Callaway 2004). Mnoho zavlečených druhů překonává bariéry osidlování nového areálu za pomoci navázání mutualistických symbióz s místní půdní biotou (Richardson et al. 2000a). Důležitá je i schopnost ubránit se místním patogenům či herbivorům (Reinhart and Callaway 2006). Rostliny mohou měnit složení půdní bioty (Klironomos 2002). Schopnost pozměnění podmínek v půdě tak, aby rostlina prosperovala co nejlépe, tak může být pro invazní rostlinu klíčová.

Cílem této práce bude podívat se blíže na téma zpětnovazebných interakcí mezi rostlinou a půdou a jeho význam pro rostlinné invaze. Nejprve bych chtěla shrnout mechanismy rostlinné invaze a faktory zvyšující invaznost rostliny obecně. Poté se zaměřím na interakce ve zpětné vazbě mezi rostlinou a půdou a podrobněji popíšu jednotlivé složky této zpětné vazby, konkrétní abiotické a biotické faktory. Zvláštní zřetel potom bude brán na dopady jednotlivých složek půdy na proces rostlinné invaze. Výzkum skutečného dopadu jednotlivých složek zpětné vazby mezi rostlinou a půdou na schopnost invaze rostliny bude obsahem mojí navazující diplomové práce.

## Rostlinné invaze

Rostlinné druhy můžeme podle jejich původu rozlišit na původní (nativní) – tedy druhy, které se vyvinuly na témž území, na kterém se vyskytují nyní – a nepůvodní, tedy druhy, které byly na své současné působiště zavlečeny odjinud. Ne každý naturalizovaný druh (tedy v daném prostředí zdomácnělý nepůvodní druh) se však stane invazním. Za invazní lze považovat teprve druh, který se ve svém nepůvodním prostředí nejen dokáže uchytit, ale je také schopen rychlého šíření (Richardson et al. 2000b)

Proces invaze lze rozdělit do tří fází. První z nich je introdukce, čili zavlečení daného druhu mimo jeho původní areál, tedy překonání geografické bariéry, a ustavení populace tohoto druhu, které však samo o sobě neslibuje dlouhodobé přežití druhu v novém areálu. Následuje fáze druhá – naturalizace, v níž jde o překonání environmentální bariéry: zavlečené rostliny vytvoří stabilní soběstačnou populaci. Ve třetí fázi, fázi vlastní invaze, dojde k rozšíření druhu mimo území jeho introdukce. Druh, který překoná bariéru šíření a odolá biotickým a abiotickým podmínkám nového areálu, se stává invazním (Richardson et al. 2000b).

Ze své podstaty jsou invazní druhy obtížně kontrolovatelné. Jejich ekologický či hospodářský dopad však může být velmi negativní, proto je potřeba snažit se jejich šíření bránit.

Ekologické dopady jednotlivých invazních druhů se mohou výrazně lišit (Hejda, Pyšek and Jarošík 2009), invazní rostliny v ekosystémech však obvykle dosahují dominance v porostu, nahrazují původní druhy, snižují diverzitu a vedou k homogenizaci flóry na těchto stanovištích (Hejda et al. 2009). Dominance v porostu bývá v invadovaném areálu silnější než v areálu původního rozšíření (Hejda, Štajerová and Pyšek 2017). K výrazným změnám v sukcesi invadovaného ekosystému může dojít, když invazní rostlina změní dostupnosti živin – například využitím do té doby v areálu neznámých dusík fixujících symbiontů (Vitousek et al. 1987) či naopak snižováním dostupnosti živin produkcí těžko rozložitelného organického odpadu (Pastor et al. 1984). Invazní rostliny také mohou měnit trofickou strukturu ekosystému či frekvenci a intenzitu disturbancí (Vitousek 1990).

Kromě ekologických škod způsobují rostlinné invaze celosvětově také výrazné škody hospodářské a ekonomické (např. Vila et al. 2010). Vysoké náklady na kompenzaci škod způsobených invazemi a boj proti nim jsou tak určitou daní za moderní způsob života – významným vektorem šíření invazních druhů je totiž právě lidská aktivita. Se zvyšující se mírou

cestování, mezinárodního obchodu a globalizace počty zavlečených druhů stále rostou (např. Hulme 2009, Taylor and Irwin 2004, Rumlerová et al. 2016).

Pakliže nelze zabránit průniku invazních rostlin do nového areálu, je třeba podchytit případnou invazi v počátku, rychle vyhodnotit situaci a zasáhnout – populaci dostat pod kontrolu či zcela vymýtit (Rejmánek 2000b). Rychlost nutnou pro úspěšný zásah však mohou omezovat politické a ekonomické aspekty situace.

Samotná invaze druhu je ovlivněna zaprvé vlastnostmi zavlečeného druhu – jeho invazností, tedy schopností usadit se a šířit v novém prostředí; zadruhé pak množstvím dostupných semen („propagule pressure“) – tedy mírou imigrace nového druhu; zatřetí pak invazibilitou prostředí – náchylností daného prostředí k invazi (Lonsdale 1999, Davis, Grime and Thompson 2000, Pyšek et al. 2008).

### **Invazibilita společenstva**

Invazibilitou rozumíme náchylnost daného společenstva k invazi cizím druhem. Odvíjí se od struktury ekosystému a je v ní odrážena míra jeho nestability (Hui et al. 2016).

Invazibilita prostředí je největší měrou ovlivňována klimatickými podmínkami, zejména pak náhlými změnami klimatu, například extrémním suchem (Jimenez et al. 2011) či mrazem. Vliv klimatu pak často maskuje efekt dalších proměnných: struktury krajiny, topografie, vystavení požárům (Vicente et al. 2010), eutrofizace či disturbancí způsobených lidskou činností a intenzivního půdního hospodaření (Burke and Grime 1996). Obecně více ohrožená invazí jsou stanoviště v blízkosti lidských sídel a komunikací (Lazzaro et al. 2017). Podstatná je diverzita invadovaného společenstva (Tilman 1997). Některé výzkumy ukazují také závislost invazibility prostředí na velikosti jedinců původních druhů v něm rezidentních (Schamp and Aarssen 2010).

### **Invaznost**

Invaznost bývá definována jako schopnost druhu pronikat na nová území a efektivně se zde šířit. Je však obtížné ji nějak kvantifikovat či označit nějaký obecný konzistentní znak, který by zcela vysvětloval úspěšnost invazních rostlin. Z velké části je tomu tak proto, že různé znaky napomáhají prospívání a šíření rostlin v různých prostředích. I tak však lze pozorovat mezi nativními a invazními rostliny rozdíly (Pyšek, Prach and Šmilauer 1995).



Invazní rostliny často vykazují lepší, rychlejší či univerzálnější schopnost využívání zdrojů (Richards et al. 2006, Burns 2004), větší klíčivost a rychlost růstu v raných fázích životního cyklu, schopnost produkce většího množství semen (Moravcová et al. 2010, Hao et al. 2009) či schopnost úspěšného využití člověka k jejich šíření. Převažuje u nich kompetiční strategie (Pyšek et al. 1995).

Jednou z vlastností rostlin, která podporuje jejich invaznost, je fenotypová plasticita. Fenotypovou plasticitou se rozumí schopnost organismu měnit svou fyziologii a morfologii na základě změn v okolním prostředí (Schlichting 1986). U invazních rostlin fenotypová plasticita podporuje adaptaci na lokální podmínky, usnadňuje tak jejich přežití a šíření v invadovaném společenstvu (Richards et al. 2006, Godoy et al. 2011, Poulin et al. 2007, Annapurna and Singh 2003).

Jedna z hypotéz vysvětlujících rostlinnou invazi – *Enemy Release Hypothesis* – popisuje jev, který lze česky označit jako *Únik před přirozenými nepřáteli* (Pyšek et al. 2008). Některé introdukované druhy si s sebou nepřinášejí své specifické nepřátele, v nepůvodním areálu se proto na rozdíl od původních druhů utkávají spíše s generalistickými a tudíž méně efektivními patogeny či herbivory (Keane and Crawley 2002). Při absenci regulace přirozenými nepřáteli pak pochopitelně dochází k větší hojnosti a snazšímu šíření nepůvodního druhu (DeWalt, Denslow and Ickes 2004). Rostlina zbavená specifických nepřátel pak také může místo obrany investovat ušetřenou energii do vývinu znaků výhodných pro kompetici, například velikosti či plodnosti (Callaway and Ridenour 2004). Protože se jedná o únik před přirozenými nepřáteli i z řad půdní bioty, je *Enemy Release Hypothesis* velmi důležitým faktorem i při posuzování zpětné vazby mezi rostlinou a půdou.

## Zpětná vazba mezi rostlinou a půdou

Jedním z velmi důležitých hráčů ovlivňujících invaznost rostlin může být zpětná vazba mezi rostlinou a půdou, v níž rostlina roste (plant-soil feedback). Tato zpětná vazba může výrazně měnit jak prospívání rostliny, tak složení a fungování rostlinou kultivované půdy (Bever 1994).

Zpětná vazba zahrnuje fyzické, chemické či biochemické vlastnosti půdy a procesy v ní probíhající, ale také biologickou složku – složení a činnost půdní fauny a mikrobioty (Ehrenfeld, Ravit and Elgersma 2005). Při porovnávání efektu biotické a abiotické složky půdy je pochopitelně potřeba brát v potaz fakt, že rostlina svým působením mění složky půdy souběžně a že mezi těmito složkami dochází k dalším vzájemným interakcím (Bezemer et al. 2006).

Pro výzkumné účely bývá oddělována vnitrodruhová (přímá, intraspecifická) a mezidruhová (nepřímá, interspecifická) zpětná vazba. Vnitrodruhová zpětná vazba popisuje vliv rostlinného druhu prostřednictvím půdy na jedince stejného druhu; mezidruhová zpětná vazba naopak ukazuje vliv půdního působení druhu na odlišné druhy sdílející též stanoviště. Celkový dopad zpětnovazebných interakcí se odvíjí od relativních velikostí přímých a nepřímých zpětných vazeb (Bever, Westover and Antonovics 1997).

Zpětná vazba mezi rostlinou a půdou může být z pohledu rostliny pozitivní, neutrální, nebo negativní. Jako pozitivní zpětnou vazbu označujeme situaci, kdy je interakcí s půdou prospívání rostliny podporováno – může tak vůči ostatním druhům získávat jakousi výhodu, vedoucí potenciálně až k dominanci v rostlinném společenstvu. Při absenci půdních symbiontů pak naopak může být prosperita rostliny silně omezena. Při negativní zpětné vazbě se rostlině vinou interakce s půdou daří hůř a její růst a šíření jsou spíše tlumeny, čímž je její dominanci na stanovišti zabraňováno. Negativní zpětná vazba mezi rostlinou a půdou je tedy důležitým prvkem v udržování diverzity rostlinného společenstva (Bever et al. 1997, Bever 2003).

Časový horizont, ve kterém může dojít k vyvinutí ustáleného vztahu mezi rostlinou a půdou, pravděpodobně není příliš dlouhý, liší se však doba, za jak dlouho se projeví jednotlivé složky půdy – zatímco abiotické podmínky se mohou měnit velmi pomalu, půdní biota může reagovat během měsíců (Kardol, Bezemer and van der Putten 2006). Vliv může mít také stupeň sukcese, jehož je rostlina součástí – byly pozorovány rozdíly mezi raně sukcesními druhy, u nichž docházelo spíše k negativní zpětné vazbě, a naopak pozdně sukcesními druhy, které vykazovaly pozitivní zpětnou vazbu (van de Voorde, van der Putten and Bezemer 2011). Pozitivní zpětná

vazba u rostlin pozdní sukcese pak byla podmíněna stejným sukcesním stářím půdy (Kardol et al. 2006). Možnost jedince rostliny navázat s půdou pozitivní či negativní zpětnou vazbu může záviset na typu půdy (Bezemer et al. 2006), rostliny však mohou projevat i schopnost přizpůsobení se různým typům půdy, tato schopnost pak může být specifická pouze pro některé druhy (Perkins, Hatfield and Espeland 2016).

V posledních letech probíhají výzkumy sledující souvislost mezi zpětnovazebnými interakcemi a invazností rostlin. Klironomos (2002) zaznamenal, že zatímco invazní rostliny v Severní Americe vykazují pozitivní vnitrodruhovou zpětnou vazbu, vzácné původní rostlinné druhy vykazují vnitrodruhovou zpětnou vazbu negativní. V dalších studiích byla u invazních rostlin zaznamenána o něco méně negativní vnitrodruhová zpětná vazba v invadovaném prostředí než v prostředí nativním (Reinhart and Callaway 2004, Smith and Reynolds 2015). Pozitivnější vnitrodruhová zpětná vazba může invazní rostlinu v nepůvodním prostředí oproti domácím rostlinám výrazně zvýhodnit.

### **Abiotické složky**

Mezi abiotické, tedy neživé faktory, podílející se na zpětné vazbě mezi rostlinou a půdou, počítáme zejména množství vody v půdě, složení půdy a dostupnost živin v ní. Na rozdíl od biotických faktorů působí abiotické faktory ve zpětné vazbě méně druhově specificky (Aerts and Chapin 2000).

Růst rostliny si žádá neustálou výměnu iontů mezi rostlinou a půdou. Ionty vstupují z pevné fáze půdy do půdního roztoku, odkud jsou vstřebávány kořeny rostliny, kterými jsou buď ukládány, nebo transportovány do vyšších částí rostliny, aby mohly být zpracovány v rostlinném metabolismu (Fried and Shapiro 1961).

Nejčastěji bývají limitujícími prvky pro rostliny dusík a fosfor (Aerts and Chapin 2000). Obě tyto látky hrají důležitou roli ve stavbě a fungování rostliny: Oba jsou významnými strukturními prvky v nukleových kyselinách a jsou zapojeny v energetickém metabolismu. Dusík je jedním ze základních stavebních kamenů bílkovin a hraje roli ve všech enzymatických procesech rostliny (Marschner 1995). Dusík mohou rostliny přijímat organický, ve formě nitrátů či ve formě amonných sloučenin. Preferovaný způsob vstřebávání dusíku se pak liší u jednotlivých rostlin v závislosti na prostředí, ve kterém rostou, a na dostupnosti jednotlivých forem dusíku (Atkin 1996). Dostupnost dusíku se zvyšuje s postupující sukcesí. Dle Tilmana (1986) také druhy

odlišných sukcesních stadií vykazují různou schopnost využití dusíku: druhy dominantní v rané sukcesi vážou dusík dostupný v půdě efektivněji a dokáží tak i v na dusík chudé půdě vytvořit více biomasy než druhy dominantní v pozdní sukcesi, kdy je obsah dusíku v půdě vyšší. Hromadění dusíku v ekosystému je pravděpodobně jedním z řídicích mechanismů určujících rychlost sukcese (Berendse 1990). V příjmu pro rostliny nezbytně důležitých látek sehrává nezbytnou roli půdní biota: rozkladači, mykorhizně symbiotické houby či dusík fixující symbiotické bakterie (Aerts and Chapin 2000) – viz *Obr.1 – Cyklus živin*.

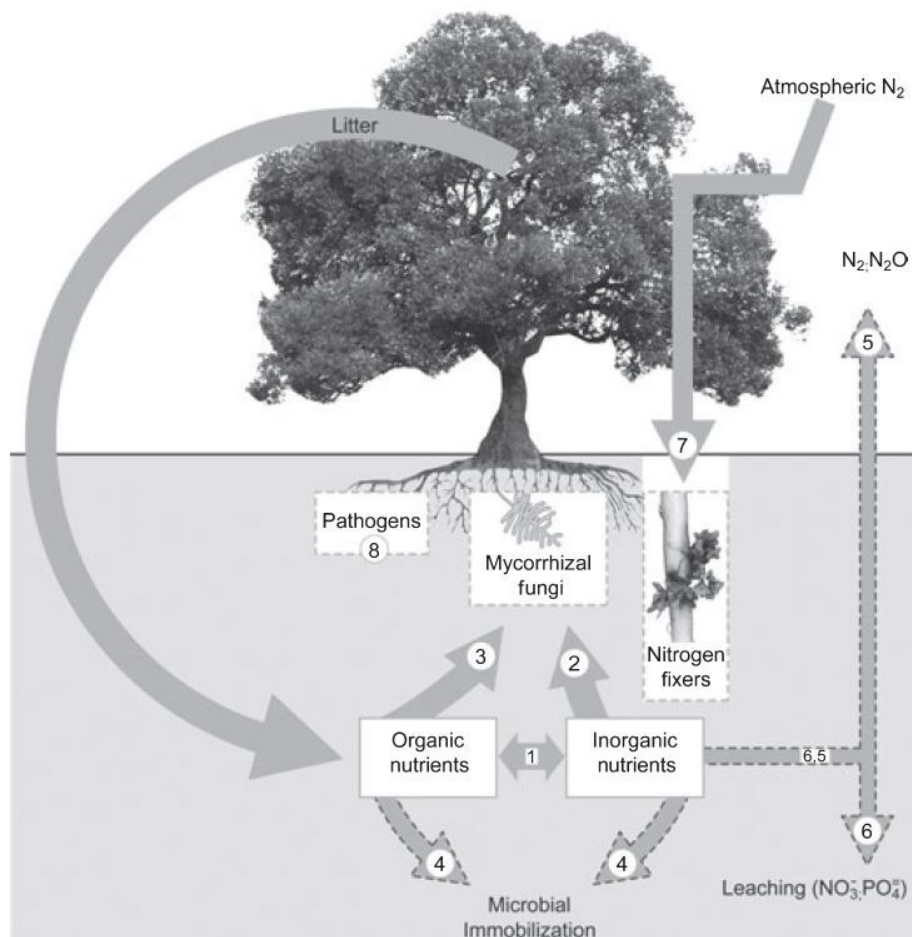
Návrat živin do půdy je zprostředkován především rostlinným odpadem. Z něj jsou živiny uvolněny fyzickým vyluhováním a rozkladem půdními organismy (Staaf and Berg 1982). O rychlosti z dostupnění živin rozhodují ve velké míře klimatické podmínky, velmi ovšem záleží i na složení tlejícího materiálu, například listy stálezelených rostlin, obsahující velká množství ligninu, budou rozloženy pomaleji než listy opadavých dřevin, rostoucích ve stejných klimatických podmínkách (Aerts and Chapin 2000).

Schopnost rostliny přijímat minerální výživu se mění v závislosti na dostupnosti vody (Burke et al. 1998). Spolu s ní se mění i strategie rostlin, v případě suchého prostředí lze pozorovat například vyšší investice do kořenového systému. Dostupnost vody je klíčová nejen pro rostlinu, ale i pro půdní organismy, a umožňuje tak jejich činnost, ať už je pro rostlinu prospěšná či škodlivá (Emmett et al. 2004). Podle Rena (Ren et al. 2015) může hojnost vody stimulovat aktivitu organismů zpřístupňujících rostlině dusík a fosfor, rostlina se snadnějším přístupem k těmto látkám pak bude produktivnější, vytvoří více biomasy, která po svém odumření půdu opět obohatí a vytvoří tak pozitivní zpětnou vazbu. Extrémní sucha mohou výrazně tlumit nejen růst rostliny, ale i činnost půdní bioty. Jejich dopad záleží na části vegetační sezóny, kdy sucho nastane (Wang et al. 2015). V prostředí, kde voda již není limitujícím faktorem, podílejí se na určování směřování rostlinného společenstva více i další abiotické faktory, například množství světla či dostupnost dusíku (Burke et al. 1998).

Také změny pH půdy, zvýšená koncentrace vápenatých či uhličitanových iontů v půdním roztoku, mohou změnit rozpustnost a dostupnost minerálních látek v půdě, čímž mohou výrazně ovlivnit i prospívání či růst rostliny (Tyler and Olsson 2001).

Ve vnitrodruhové i mezidruhové zpětné vazbě mezi rostlinou a půdou se abiotické faktory prostředí výrazně projevují v míře vyčerpání v půdě dostupných živin (Berendse 1994). Z hlediska vnitrodruhového feedbacku jsou na tom lépe rostliny, které živiny čerpají efektivněji. Z hlediska mezidruhového feedbacku se pak jeví výhodněji vyčerpat živiny rychleji než kompetitor.

Schopnost lépe využít abiotické podmínky v půdě by mohla být jednou z charakteristik invazních rostlin. Například v pokusu porovnávajícím výkon invazních a neinvazních rostlin při snadné dostupnosti živin (Burns 2004) prokázaly pokusné invazní rostliny schopnost využít je efektivněji, a to nezávisle na množství dostupné vlhkosti.



**Obr. 1 – Cyklus živin** – Rostlinný organický odpad (*Litter*) je rozkládán rozkladači z řad bakterií a hub (1), živiny jsou posléze přijímány prostřednictvím kořenových a mykorrhizních systémů (2,3). Činností půdní bioty může dojít i k imobilizaci (znenáhle) živin (4). Ke ztrátám živin může docházet unikem plynného dusíku při rozkladu amonných sloučenin (5) či vyluhováním (6). Dusík z atmosféry může být fixován symbiotickými bakteriemi (7). (Převzato od van der Heijden, Bardgett and van Straalen 2008)

## **Alelopatie**

Specifickým způsobem změny abiotických podmínek v půdě, prohlubujícím výrazně mezidruhovou negativní zpětnou vazbu, je alelopatie – jev, kdy rostlina vylučuje do půdy chemické látky, které omezují růst či šíření sousedících organismů.

Těmito chemickými látkami jsou fytotoxiny vznikající jako sekundární metabolity rostlin (tedy látky, které nemají zjevnou roli v běžném metabolismu rostliny). Chemicky se jedná o mnoho rozličných druhů organických sloučenin, například flavonoidy, alkaloidy, kumariny, terpeny či fenoly (Rice 1984). Sloučeniny s alelopatickým potenciálem lze nalézt prakticky ve všech rostlinách. K jejich uvolnění pak může dojít mnoha cestami – například vyloučením kořeny, žlázy či povrchem listů nebo zetlením rostliny či jejích částí. Dříve či později si však alelochemické látky najdou cestu do půdy a mohou tak působit na okolní organismy (Whittaker and Feeny 1971). I malá množství takto vylučovaných toxinů mohou být u postižených rostlin zodpovědná za výrazné utlumení růstu nebo omezení absorpce živin či minerálů (Muller 1966).

Podle četných výzkumů je schopnost alelopatického působení charakteristická pro invazní rostliny a může být jedním z převládajících mechanismů jejich invaznosti (např. Uddin et al. 2017, Murrell et al. 2011, Hierro and Callaway 2003). Alelopatický efekt rostliny se může zvyšovat v jí nepůvodním prostředí (Yuan et al. 2013), invazní rostliny si do invadovaného areálu mohou například přinášet látky, se kterými se tamní rostliny nikdy předtím neselekaly. Schopnost jedince rostliny produkovat takové látky pro něj může být selekční výhodou a způsobit tak rychlý vývoj této „zbraně“ – například vyšší produkci alelopatických látek (Callaway and Ridenour 2004).

Míra, do jaké se alelopatie projevuje, záleží na konkrétní kombinaci alelopatických a jimi postižených druhů, nelze vyloučit ani vliv původu alelopatické látky vylučujících jedinců či jedinců přijímajících rostlin (Prati and Bossdorf 2004). Podle Mullera (1966) jsou postižené druhy vůči alelopatii zranitelnější v době klíčení a růstu mladých semenáčků, proto je alelopatie patrnější ve vegetaci, kde převažují krátkověké rostliny nad vytrvalými.

Kromě dopadu alelopatických látek přímo na okolní rostliny je pozorováno i jejich působení na půdní biotu: alelopatické rostliny mohou svým chemickým působením například redukovat množství patogenů v půdě (Zhang et al. 2009b) či omezovat funkci symbiotických bakterií vázajících dusík (Rice 1984). Alelopatické mikrobiální inhibitory chrání i dosud neklíčící semena

a umožňují tak dlouholetou dormanci semen některých druhů. Semena by totiž bez inhibice mikrobiálních organismů rychle podlehla rozkladu půdní biotou (Rice 1984).

Intenzita produkce alelopatických látek se liší v různých typech substrátů (Parepa and Bossdorf 2016). Stejně jako například ochrana před herbivory, tvorba alelopatických látek je pro rostlinu metabolicky nákladná, při rozdělování živin pak zřejmě dochází k trade-offu mezi růstem a alelopatíí. I proto mohou být známky alelopatie výraznější v půdě bohaté na živiny (Parepa and Bossdorf 2016).

Alelopatické látky mohou účinkovat okamžitě či přetrvávat v půdě jako jakési zbytkové dědictví (*Allelopathic legacy*). Vliv na konkurenceschopnost původní rostliny mají látky v obou případech, nicméně zatímco fytotoxiny s okamžitým účinkem ji snižují, alelopatické dědictví na ni mohou mít i pozitivní účinky (Del Fabbro and Prati 2015).

Alelopatické účinky rostlin jsou odedávna pozorovány a využívány v zemědělství – růst plevele potlačuje například pohanka (*Fagopyrum sp.*) či oves (*Avena sp.*) (Weston 1996). Schopnost některých rostlin měnit podmínky v půdě je také jednou z příčin úspěšnosti zemědělské strategie rotace plodin (Farooq et al. 2011). Umělá aplikace alelochemikálií může být využívána jako doplněk klasických syntetických herbicidů (Farooq et al. 2011).

### **Biotické složky**

Živé organismy v půdě představují důležitý aspekt fungování rostlin. Vzhledem k obrovské diverzitě půdních organismů je velmi obtížné popsat funkci takového celku obecně. Na straně jedné mohou rostlinu poškozovat patogenní bakterie či houby a drobné organismy, například hlístice. Na straně druhé pak mohou symbiotické bakterie pomoci rostlině rozkládat minerální látky, pro většinu rostlin je stěžejní spolupráce s mykorrhizními houbami (Obr. 1). V každém případě je soužití půdních organismů a rostlin bohatě provázáno (Bever 2003).

Půdní biota může do velké míry ovlivňovat strukturu rostlinného společenstva a silně ovlivňuje relativní výskyt rostlinného druhu na stanovišti (Klironomos 2002). V závislosti na rovnováze mezi antagonistickými a mutualistickými interakcemi může usnadnit či omezit úspěch rostlinného druhu (Parepa, Schaffner and Bossdorf 2013). Schopnost invazních rostlin překonat nástrahy a efektivně využívat výhody poskytované soužitím s půdními organismy pak může být rozhodující v boji o dominanci v invadovaném porostu.

## **Patogeny**

Nemoci rostlin způsobené patogenními organismy, mezi něž lze počítat patogenní bakterie, houby či viry, lze nalézt ve všech rostlinných společenstvech (Burdon 1987). Patogeny snižují produktivitu rostliny, tlumí vývoj kořenového systému a snižují její konkurenceschopnost.

Výraznější dopad na rostlinu pak mají především druhově specifické patogeny. Jejich asociace s určitou rostlinou jim umožňuje specializaci a větší dopad na prosperitu rostliny (Mills and Bever 1998). S prodlužujícím se soužitím s rostlinou dochází k jejich množení a zesilování jejich dopadu na hostitelskou rostlinu (Klironomos 2002). Kumulace druhově specifických patogenů je například jedním z hlavních důvodů nutnosti rotace plodin na zemědělských půdách (Larkin and Honeycutt 2006).

Půdní patogeny se tedy stávají důležitými činiteli vnitrodruhové negativní zpětné vazby. Svým působením, tlumícím prospívání jednotlivých druhů, výrazně ovlivňují kompetici rostlin a umožňují soužití jinak silně konkurenčních rostlin (Bever 2003). Patogeny tak hrají roli ve struktuře rostlinného společenstva a vydatně přispívají k udržení diverzity v něm (Mills and Bever 1998). Intenzita dopadu negativní zpětné vazby na rostlinu závisí na hustotě patogenů v jejím okolí (Bever et al. 1997, Burdon 1987). Rostliny, kolem nichž se patogeny akumulují pomaleji, tak mají větší šanci se v porostu prosadit (Klironomos 2002). Obranu před infekcí jim mohou poskytovat zděděné znaky znesnadňující infekci, například rychlejší vegetativní množení, schopnost kořenů nevětvit se v místech intenzivního výskytu patogenů či schopnost disperze semen daleko od mateřské rostliny (van der Putten 2000).

Dalším způsobem, jak se rostlina může osvobodit od části patogenů, je již zmíněný mechanismus *Enemy Release Hypothesis* – introdukované druhy osvobozené od svých druhově specifických patogenů mají v invadovaném území zjevnou výhodu (Reinhart and Callaway 2006).

## **Symbiotické bakterie**

V rhizosféře některých rostlin můžeme nalézt bakterie podporující jejich prospívání. Bakterie mohou žít volně v půdě či v těsné asociaci s rostlinou, jako je tomu například u hojně zkoumané čeledi *Fabaceae* (van der Heijden et al. 2006, Virtanen 1947, Weir et al. 2004).

Jednou z nejdůležitějších pro rostlinu výhodných funkcí půdních bakterií je jejich schopnost fixace atmosférického dusíku či rozkládání nerozpustných organických sloučenin. Takto získaný dusík pak může bakterie přeměnit na rostlinou vstřebatelné sloučeniny. Zejména v oblastech



na dusík chudých jsou půdní bakterie důležitými regulátory produktivity rostlin (van der Heijden et al. 2008). Některé invazní rostliny vykazují schopnost vytvořit symbiotický vztah s nativními bakteriemi vázajícími dusík i v oblastech, kde taková asociace u původní flóry není běžná (Richardson et al. 2000a). Některé zavlečené druhy si mohou své specifické symbionty přivléct s sebou (Weir et al. 2004).

Symbiotické bakterie také usnadňují rostlině získání dalších, hůře dostupných minerálních látek, například jen minimálně rozpustného železa, které je pro rostliny třetím nejčastěji limitujícím prvkem (Crowley et al. 1991, Zhang et al. 2009a).

Bakterie v rhizosféře mohou být také jedním ze zdrojů růstových fytohormonů cytokininů (Nieto and Frankenberger 1989). Cytokininy stimulují buněčné dělení a ve výsledku svého působení výrazně podporují růst a vývoj rostliny. Ačkoliv jsou rostliny schopny vytvářet si tento hormon i samostatně (Kakimoto 2001), rostliny inokulované cytokininy produkujícími bakteriemi vykazují výrazný nárůst v míře růstu kořenů i nadzemní části (Arkhipova et al. 2005).

Nezanedbatelnou funkcí půdních bakterií je také jejich schopnost omezovat působení patogenů (Broadbent, Baker and Waterworth 1971). Například rostlině prospěšné bakterie rodu *Pseudomonas* potlačují patogeny tvorbou antimikrobiálních sloučenin a indukci obranných mechanismů vlastní rostliny, ale také kompeticí o živiny, železo a životní prostor (Keel and Defago 1997). Půdní mikroorganismy také vykazují schopnost potlačovat účinky alelopatických látek. Biomasa a aktivita půdních mikroorganismů schopných rozkládat alelochemikálie se pak pochopitelně zvyšuje s prodlužující se invazní historií půdy (Li et al. 2015).

Díky všem výhodám, které hostitelské rostlině přináší, je činnost symbiotických bakterií neoddělitelnou součástí vnitrodruhové zpětné vazby mezi rostlinou a půdou, obvykle přispívající k její pozitivní složce (Bever et al. 1997).

### **Mykorrhiza**

Do fungování ekosystému vydatně zasahuje také symbióza mezi cévnatými rostlinami a půdními houbami. Mykorrhizní symbióza je vztah, ze kterého má obvykle užitek jak hostitelská rostlina, která za pomoci houby čerpá z půdy minerální výživu, která by pro ni jinak byla nedostupná či dostupná jen velmi obtížně, tak houbový organismus, který od rostliny získává asimiláty potřebné pro svou výživu (Gryndler et al. 2004).

Při mykorhizní symbióze jsou vnitřní prostory kořene – rhizodermis a primární kořenová kůra – propojeny hyfami mykorhizních hub s půdním prostředím (Gerdeman 1968). Houba neinvaduje endodermis, stélé ani kořenový meristém (Gryndler et al. 2004).

Mykorhizní symbiózy obvykle dělíme na ektomykorhizní a endomykorhizní (Gryndler et al. 2004). Při ektomykorhizní symbióze se houba drží mimo buňky hostitelské rostliny, tvoří mezi nimi tzv. Hartigovu síť, a obvod kořene obaluje hyfovým pláštěm. Ektomykorhiza je typická zejména pro dřeviny (Newman and Reddell 1987). V lesních ekosystémech dochází kvůli velkému množství rozkládajícího se rostlinného odpadu k mineralizaci dusíku či fosforu v půdě jen pomalu. Ektomykorhiza, působící zejména v nejmělkých vrstvách půdy, pak živiny v organickém odpadu obsažené může zprostředkovávat (Read 1991).

Při endomykorhizní symbióze pronikají vlákna mykorhizní houby do vnitřních prostor buněk kořene hostitelské rostliny (Gryndler et al. 2004). Jedním z typů endomykorhizních symbióz je erikoidní mykorhiza. Ta je charakteristická pro rostliny čeledi *Ericaceae*, rostoucí v kyselých půdách s minimální mineralizací živin. Mykorhiza je zde zcela klíčová pro zpřístupnění dusíku a fosforu, jež se ve vřesovištích vyskytují téměř výhradně v podobě organických zbytků (Read and Perez-Moreno 2003). Dalším typem je orchideoidní mykorhiza, vyskytující se pouze u rostlin řádu *Orchidales*. Tato symbióza je pro orchideje klíčová už od momentu klíčení, často však setrvává po celý život rostliny (Rasmussen 2002).

Nejrozšířenějším a také nejvíce univerzálním typem mykorhizní symbiózy je arbuskulární mykorhiza (Newman and Reddell 1987). Její výskyt je předpokládán až u 95 % druhů cévnatých rostlin. Své pojmenování získala arbuskulární mykorhiza díky keříčkovitým útvarům (arbuskulům), které houby pro efektivnější výměnu látek tvoří v primární kůře kořene hostitelské rostliny. Arbuskulární mykorhiza se na rozdíl od předchozích dvou typů vyskytuje i v zásaditějších půdách. V těch jsou aktivnější půdní bakterie, rozkládající a zpřístupňující dusík, organického odpadu je tak výrazně méně a limitujícím prvkem pro růst rostlin se stává fosfor (Read 1991). Houby tvořící arbuskulární mykorhizu pochází výhradně z oddělení *Glomeromycota*, pro všechny zástupce tohoto oddělení je zároveň fotosyntetizující partner nutný pro dokončení životního cyklu (Parniske 2008). Doklady tohoto mutualistického vztahu, sahající až do spodního devonu, naznačují, že arbuskulární mykorhiza mohla hrát roli i přímo v osidlování souše rostlinami (Remy et al. 1994).

Arbuskulární mykorhiza zlepšuje schopnost kořenového systému absorbovat živiny (George, Marschner and Jakobsen 1995) – hyfy mykorhizních hub mnohonásobně zvětšují povrch kořenového systému rostliny, jejich vlákna s průměrem menším průměru kořenů snáze dosahují na těžko dostupná místa, především ale dokážou houboví symbionti rozkládat organickou hmotu a uvolněné živiny zprostředkovat svému hostiteli (Read and Perez-Moreno 2003).

Houba v mykorhizní symbióze na oplátku přijímá od hostitelské rostliny uhlíkaté látky. Mykorhizní symbióza sice zvětší biomasu a fotosyntézu hostitelské rostliny, poměrně velká část fotoasimilátů (uváděno je 4–20 %) však směřuje do mykorhizního kořenového systému (Bago, Pfeffer and Shachar-Hill 2000).

Rostliny v mykorhizní symbióze vykazují větší růst a výnosy (Mosse 1973), snáze přijímají vodu (Davies, Potter and Linderman 1992) a minerální látky (George et al. 1995) a mohou být odolnější vůči některým škůdcům (Hooker, Jaizmevega and Atkinson 1994). Pozitivní vliv mykorhizy na rostlinu se projevuje zejména v málo úrodných půdách (Gerdeman 1968), kde má rostlina tendenci tvořit mykorhizu s výhodnějším symbiontem. Například ve výzkumu Johnsonové (Johnson 1993) prospívaly rostliny pěstované v na živiny chudé půdě lépe než rostliny v půdě hnojené.

Vytvoření mykorhizy s výhodným symbiontem je jedním z hlavních mechanismů pozitivní vnitrodruhové zpětné vazby rostliny. Výhodnost svazku může záležet na konkrétním druhu houbového symbionta (Stampe and Daehler 2003), arbuskulárně mykorhizní symbióza však nebývá příliš druhově specifická (Borowicz and Juliano 1991). To je pro zavlečené rostliny výhodné, neboť si snadno najdou mykorhizního partnera i v nově osídleném areálu (Reinhart and Callaway 2006). Protože mycelia mykorhizních hub mohou být propojena s více rostlinami najednou, nedá se vyloučit, že invazní rostliny využívají mykorhizní systémy i paraziticky: čerpají jejich výhody, ale vyhýbají se výdajům na údržbu sítě (Schlaepfer et al. 2005). Podle novějších výzkumů invazní druhy rostlin využívají v mykorhize jiné houby než druhy původní (Busby et al. 2013, Zhang et al. 2010). Výzkum Zhanga na *Solidago canadensis* (2010) dokonce ukázal, že rostlina dokáže upravit složení mykorhizních společenstev tak, aby pro ni bylo nejvýhodnější, na úkor druhů podporujících původní rostliny. Tyto jevy ukazují, že různými způsoby dosažená pozitivní zpětná vazba mezi rostlinou a mykorhizním symbiontem v půdě může výrazně zvyšovat úspěšnost invaze rostliny.

### **Drobné půdní organismy**

Vliv na vnitrodruhovou zpětnou vazbu mezi rostlinou a půdou lze pozorovat i u drobných živočichů žijících v půdě – půdních členovců, hlístic, kroužkovců či prvoků (Bonkowski, Villenave and Griffiths 2009). Způsob, jakým je vedena většina pokusů zaměřených na zpětnou vazbu mezi rostlinou a půdou, však bohužel sledování vlivu meso- a makrofauny často vylučuje (Voorde, van der Putten and Bezemer 2012), a proto může být podíl těchto organismů na celkové zpětné vazbě podceňován.

Půdní meso- a makrofauna přitom působí na půdní systém mnoha způsoby. Může působit na rostlinu samotnou – živit se její živou tkání (například parazitické hlístice či larvy hmyzu se živí obsahem buněk kořenů rostlin (Bonkowski et al. 2009)), ovlivňovat či konzumovat jiné půdní organismy (Petersen and Luxton 1982) nebo rozkladačskou činností měnit abiotické poměry v půdě (Filser 2002) či její stavbu (Bradford et al. 2002). Fungivorní organismy mohou snižovat úspěšnost patogenních i mykorrhizních hub (Klironomos and Ursic 1998).

## Navazující diplomová práce

V navazující diplomové práci bude mým cílem porovnat roli jednotlivých složek půdy ve vnitrodruhové zpětné vazbě u invazních a neinvazních rostlin.

Budu se snažit odpovědět na následující otázky:

- Je vnitrodruhový plant-soil feedback ovlivněn primárně biotickou či abiotickou složkou půdy?
- Liší se význam těchto složek mezi invazními druhy a domácími dominantními druhy?

Pro účely zodpovězení těchto otázek byly sestaveny dvojice příbuzných rostlin tvořené vždy invazním druhem a nativním druhem schopným dominance v porostu.

V první fázi pokusu je jednotlivými pokusnými rostlinami kultivována část pokusné půdy.

Ve druhé fázi pokusu potom budou pokusné rostliny pěstovány v různě ošetřené půdě kultivované a ve stejným způsobem ošetřené půdě kontrolní, nekultivované. Ošetření půdy budou zahrnovat například její sterilizaci, inokulaci původní půdou či inokulaci bakteriálním filtrátem z původní půdy.

U pokusných rostlin bude zjišťována klíčivost semen, přežívání semenáčků, po sklizni pak především celková biomasa, root-shoot ratio a případně počet květů či semen.

Rozdíly mezi jednotlivými ošetřeními půdy ve druhé fázi pokusu by mi měly pomoci filtrovat vliv mykorhizních symbiontů, bakterií a půdních patogenů či pouze samotných abiotických podmínek v půdě.

Vliv těchto složek potom budu moci porovnat mezi invazními a neinvazními druhy a sledovat tak roli jednotlivých složek plant-soil feedbacku v rostlinné invazi.

## Závěr

Pozitivní vnitrodruhová zpětná vazba je dána především spoluprací rostliny s půdními symbionty, zejména mykorhizními houbami a bakteriemi. Tyto organismy především usnadňují rostlině příjem živin, mohou jí však také poskytovat ochranu před patogeny či zprostředkovávat jiné užitečné látky. Negativní vnitrodruhová zpětná vazba pak může být způsobena například vyčerpáním živin z půdy nebo činností půdních patogenů, drobných půdních herbivorů či parazitů. V negativní mezidruhové zpětné vazbě působí významně i alelopatie, schopnost rostlin vylučovat látky, které tlumí růst a vývoj jejich kompetitorů. Půdní biotu i abiotické složky půdy je však potřeba vnímat jako propojený celek, protože činnost jednotlivých půdních činitelů je bohatě provázána a změna v dopadu působení byť jen jediného z faktorů by mohla mít široký dopad na všechny ostatní složky fungování půdy.

Zpětná vazba mezi rostlinou a půdou je jedním z vysvětlení mechanismu invaznosti. Invazní úspěch rostliny může být výrazně podpořen jejím únikem přirozeným nepřítelům, druhově specifickým herbivorům či patogenům, a navázáním mutualistických symbióz s organismy v invadovaném areálu. Šance původního společenstva ubránit se invadující rostlině pak zvyšují místní původní a pro zavlečenou rostlinu neznámé patogeny, herbivoři a paraziti či absence pro zavlečenou rostlinu klíčových symbiontů (Reinhart and Callaway 2006).

Abychom mohli šíření invazních rostlin efektivně bránit, je třeba zavádět taková opatření, která budou brát v potaz co nejvíce faktorů ovlivňujících schopnost rostlin invadovat nová území. K vytvoření takových opatření je však potřeba znalost celé problematiky a zejména vzájemně provázaných interakcí jednotlivých jevů, u nichž byla souvislost s rostlinnou invazí prokázána. Výzkumy zpětné vazby mezi rostlinami a půdou sehrávají v získávání takových vědomostí důležitou roli.

Do budoucna cítím důležitost zejména komplexních výzkumů, zahrnujících poznatky z maxima výzkumů zkoumajících vliv dílčích faktorů sehrávajících roli v rostlinné invazi. Nicméně ani v ideálním pokusu, zahrnujícím všechny dosud známé mechanismy, jež by mohly invazi ovlivňovat, v nejbližších letech pravděpodobně nezískáme univerzální odpověď či lék na rostlinnou invazi, neboť v každém individuálním případě rostlinné invaze může být rozhodujícím faktorem něco jiného.

## REFERENCE

- Aerts, R. & F. S. Chapin (2000) The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, Vol 30, 30, 1-67.
- Annapurna, C. & J. S. Singh (2003) Phenotypic plasticity and plant invasiveness: Case study of congress grass. *Current Science*, 85, 197-201.
- Arkhipova, T. N., S. U. Veselov, A. I. Melentiev, E. V. Martynenko & G. R. Kudoyarova (2005) Ability of bacterium *Bacillus subtilis* to produce cytokinins and to influence the growth and endogenous hormone content of lettuce plants. *Plant and Soil*, 272, 201-209.
- Atkin, O. K. (1996) Reassessing the nitrogen relations of Arctic plants: A mini-review. *Plant Cell and Environment*, 19, 695-704.
- Bago, B., P. E. Pfeffer & Y. Shachar-Hill (2000) Carbon metabolism and transport in arbuscular mycorrhizas. *Plant Physiology*, 124, 949-957.
- Berendse, F. (1990) Organic matter accumulation and nitrogen mineralization during secondary succession in heathland ecosystems. *Journal of Ecology*, 78, 413-427.
- (1994) Litter decomposability - a neglected component of plant fitness. *Journal of Ecology*, 82, 187-190.
- Bever, J. D. (1994) Feedback between plants and their soil communities in an old field community. *Ecology*, 75, 1965-1977.
- (2003) Soil community feedback and the coexistence of competitors: conceptual frameworks and empirical tests. *New Phytologist*, 157, 465-473.
- Bever, J. D., K. M. Westover & J. Antonovics (1997) Incorporating the soil community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach. *Journal of Ecology*, 85, 561-573.
- Bezemer, T. M., C. S. Lawson, K. Hedlund, A. R. Edwards, A. J. Brook, J. M. Igual, S. R. Mortimer & W. H. Van der Putten (2006) Plant species and functional group effects on abiotic and microbial soil properties and plant-soil feedback responses in two grasslands. *Journal of Ecology*, 94, 893-904.
- Bonkowski, M., C. Villenave & B. Griffiths (2009) Rhizosphere fauna: the functional and structural diversity of intimate interactions of soil fauna with plant roots. *Plant and Soil*, 321, 213-233.
- Borowicz, V. A. & S. A. Juliano (1991) Specificity in host-fungus associations - do mutualists differ from antagonists? *Evolutionary Ecology*, 5, 385-392.
- Bradford, M. A., T. H. Jones, R. D. Bardgett, H. I. J. Black, B. Boag, M. Bonkowski, R. Cook, T. Eggers, A. C. Gange, S. J. Grayston, E. Kandeler, A. E. McCaig, J. E. Newington, J. I. Prosser, H. Setälä, P. L. Staddon, G. M. Tordoff, D. Tschirko & J. H. Lawton (2002) Impacts of soil faunal community composition on model grassland ecosystems. *Science*, 298, 615-618.
- Broadbent, P., K. F. Baker & Y. Waterworth (1971) Bacteria and Actinomycetes antagonistic to fungal root pathogens in Australian soils. *Australian Journal of Biological Sciences*, 24, 925-944.
- Buckley, Y. M. & A. M. Csergo (2017) Predicting invasion winners and losers under climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114, 4040-4041.
- Burdon, J. J. 1987. *Diseases and Plant Population Biology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Burke, I. C., W. K. Lauenroth, M. A. Vinton, P. B. Hook, R. H. Kelly, H. E. Epstein, M. R. Aguiar, M. D. Robles, M. O. Aguilera, K. L. Murphy & R. A. Gill (1998) Plant-soil interactions in temperate grasslands. *Biogeochemistry*, 42, 121-143.
- Burke, M. J. W. & J. P. Grime (1996) An experimental study of plant community invasibility. *Ecology*, 77, 776-790.

- Burns, J. H. (2004) A comparison of invasive and non-invasive dayflowers (Commelinaceae) across experimental nutrient and water gradients. *Diversity and Distributions*, 10, 387-397.
- Busby, R. R., M. E. Stromberger, G. Rodriguez, D. L. Gebhart & M. W. Paschke (2013) Arbuscular mycorrhizal fungal community differs between a coexisting native shrub and introduced annual grass. *Mycorrhiza*, 23, 129-141.
- Callaway, R. M. & W. M. Ridenour (2004) Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2, 436-443.
- Crowley, D. E., Y. C. Wang, C. P. P. Reid & P. J. Szaniszló (1991) Mechanisms of iron acquisition from siderophores by microorganisms and plants. *Plant and Soil*, 130, 179-198.
- Davies, F. T., J. R. Potter & R. G. Linderman (1992) Mycorrhiza and repeated drought exposure affect drought resistance and extraradical hyphae development of pepper plants independent of plant size and nutrient content. *Journal of Plant Physiology*, 139, 289-294.
- Davis, M. A., J. P. Grime & K. Thompson (2000) Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, 88, 528-534.
- Del Fabbro, C. & D. Prati (2015) The relative importance of immediate allelopathy and allelopathic legacy in invasive plant species. *Basic and Applied Ecology*, 16, 28-35.
- DeWalt, S. J., J. S. Denslow & K. Ickes (2004) Natural-enemy release facilitates habitat expansion of the invasive tropical shrub *Clidemia hirta*. *Ecology*, 85, 471-483.
- Ehrenfeld, J. G., B. Ravit & K. Elgersma. 2005. Feedback in the plant-soil system. In *Annual Review of Environment and Resources*, 75-115. Palo Alto: Annual Reviews.
- Emmett, B. A., C. Beier, M. Estiarte, A. Tietema, H. L. Kristensen, D. Williams, J. Penuelas, I. Schmidt & A. Sowerby (2004) The response of soil processes to climate change: Results from manipulation studies of shrublands across an environmental gradient. *Ecosystems*, 7, 625-637.
- Farooq, M., K. Jabran, Z. A. Cheema, A. Wahid & K. H. M. Siddique (2011) The role of allelopathy in agricultural pest management. *Pest Management Science*, 67, 493-506.
- Filser, J. (2002) The role of Collembola in carbon and nitrogen cycling in soil. *Pedobiologia*, 46, 234-245.
- Fried, M. & R. E. Shapiro (1961) Mineral nutrition - Soil-plant relationships in ion uptake. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 12, 91-112.
- George, E., H. Marschner & I. Jakobsen (1995) Role of arbuscular mycorrhizal fungi in uptake of phosphorus and nitrogen from soil. *Critical Reviews in Biotechnology*, 15, 257-270.
- Gerdeman, J. W. (1968) Vesicular-arbuscular mycorrhiza and plant growth. *Annual Review of Phytopathology*, 6, 397-418.
- Godoy, O., A. Saldana, N. Fuentes, F. Valladares & E. Gianoli (2011) Forests are not immune to plant invasions: phenotypic plasticity and local adaptation allow *Prunella vulgaris* to colonize a temperate evergreen rainforest. *Biological Invasions*, 13, 1615-1625.
- Gryndler, M., M. Baláž, H. Hřelová, J. Jansa & M. Vosátka. 2004. *Mykorhizní symbióza*. Praha: Academia.
- Hao, J. H., S. Qiang, Q. Q. Liu & F. Cao (2009) Reproductive traits associated with invasiveness in *Conyza sumatrensis*. *Journal of Systematics and Evolution*, 47, 245-254.
- Hejda, M., P. Pyšek & V. Jarošík (2009) Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *Journal of Ecology*, 97, 393-403.
- Hejda, M., K. Štajerová & P. Pyšek (2017) Dominance has a biogeographical component: do plants tend to exert stronger impacts in their invaded rather than native range? *Journal of Biogeography*, 44, 18-27.
- Hierro, J. L. & R. M. Callaway (2003) Allelopathy and exotic plant invasion. *Plant and Soil*, 256, 29-39.



- Hooker, J. E., M. Jaizmevega & D. Atkinson (1994) Biocontrol of plant-pathogens using arbuscular mycorrhizal fungi. *Impact of Arbuscular Mycorrhizas on Sustainable Agriculture and Natural Ecosystems*, 191-200.
- Hui, C., D. M. Richardson, P. Landi, H. O. Minoarivelo, J. Garnas & H. E. Roy (2016) Defining invasiveness and invasibility in ecological networks. *Biological Invasions*, 18, 971-983.
- Hulme, P. E. (2009) Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology*, 46, 10-18.
- Jimenez, M. A., F. M. Jaksic, J. J. Armesto, A. Gaxiola, P. L. Meserve, D. A. Kelt & J. R. Gutierrez (2011) Extreme climatic events change the dynamics and invasibility of semi-arid annual plant communities. *Ecology Letters*, 14, 1227-1235.
- Johnson, N. C. (1993) Can fertilization of soil select less mutualistic mycorrhizae. *Ecological Applications*, 3, 749-757.
- Kakimoto, T. (2001) Identification of plant cytokinin biosynthetic enzymes as dimethylallyl diphosphate: ATP/ADP isopentenyltransferases. *Plant and Cell Physiology*, 42, 677-685.
- Kardol, P., T. M. Bezemer & W. H. van der Putten (2006) Temporal variation in plant-soil feedback controls succession. *Ecology Letters*, 9, 1080-1088.
- Keane, R. M. & M. J. Crawley (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 164-170.
- Keel, C. & G. Defago (1997) Interactions between beneficial soil bacteria and root pathogens: Mechanisms and ecological impact. *Multitrophic Interactions in Terrestrial Systems*, 27-46.
- Klironomos, J. N. (2002) Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. *Nature*, 417, 67-70.
- Klironomos, J. N. & M. Ursic (1998) Density-dependent grazing on the extraradical hyphal network of the arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus intraradices*, by the collembolan, *Folsomia candida*. *Biology and Fertility of Soils*, 26, 250-253.
- Larkin, R. P. & C. W. Honeycutt (2006) Effects of different 3-year cropping systems on soil microbial communities and rhizoctonia diseases of potato. *Phytopathology*, 96, 68-79.
- Lazzaro, L., D. Viciani, L. Dell'Olmo & B. Foggi (2017) Predicting risk of invasion in a Mediterranean island using niche modelling and valuable biota. *Plant Biosystems*, 151, 361-370.
- Li, Y. P., Y. L. Feng, Y. J. Chen & Y. H. Tian (2015) Soil microbes alleviate allelopathy of invasive plants. *Science Bulletin*, 60, 1083-1091.
- Lonsdale, W. M. (1999) Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, 80, 1522-1536.
- Marschner, H. 1995. *Mineral Nutrition of Higher Plants*. London: Academic Press.
- Mills, K. E. & J. D. Bever (1998) Maintenance of diversity within plant communities: Soil pathogens as agents of negative feedback. *Ecology*, 79, 1595-1601.
- Moravcová, L., P. Pyšek, V. Jarošík, V. Havlíčková & P. Zákavský (2010) Reproductive characteristics of neophytes in the Czech Republic: traits of invasive and non-invasive species. *Preslia*, 82, 365-390.
- Mosse, B. (1973) Advances in study of vesicular-arbuscular mycorrhiza. *Annual Review of Phytopathology*, 11, 171-196.
- Muller, C. H. (1966) Role of chemical inhibition (allelopathy) in vegetational composition. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 93, 332-351.
- Murrell, C., E. Gerber, C. Krebs, M. Parepa, U. Schaffner & O. Bossdorf (2011) Invasive knotweed affects native plants through allelopathy. *American Journal of Botany*, 98, 38-43.

- Newman, E. I. & P. Reddell (1987) The distribution of mycorrhizas among families of vascular plants. *New Phytologist*, 106, 745-751.
- Nieto, K. F. & W. T. Frankenberger (1989) Biosynthesis of cytokinins in soil. *Soil Science Society of America Journal*, 53, 735-740.
- Parepa, M. & O. Bossdorf (2016) Testing for allelopathy in invasive plants: it all depends on the substrate! *Biological Invasions*, 18, 2975-2982.
- Parepa, M., U. Schaffner & O. Bossdorf (2013) Help from under ground: soil biota facilitate knotweed invasion. *Ecosphere*, 4, 1-11.
- Parniske, M. (2008) Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nature Reviews Microbiology*, 6, 763-775.
- Pastor, J., J. D. Aber, C. A. McClaugherty & J. M. Melillo (1984) Above-ground production and N and P cycling along a nitrogen mineralization gradient on Blackhawk island, Wisconsin. *Ecology*, 65, 256-268.
- Perkins, L. B., G. Hatfield & E. K. Espeland (2016) Invasive grasses consistently create similar plant-soil feedback types in soils collected from geographically distant locations. *Journal of Plant Ecology*, 9, 180-186.
- Petersen, H. & M. Luxton (1982) A comparative-analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. *Oikos*, 39, 287-388.
- Poulin, J., A. K. Sakai, S. G. Weller & T. Nguyen (2007) Phenotypic plasticity, precipitation, and invasiveness in the fire-promoting grass *Pennisetum setaceum* (poaceae). *American Journal of Botany*, 94, 533-541.
- Prati, D. & O. Bossdorf (2004) Allelopathic inhibition of germination by *Alliaria petiolata* (Brassicaceae). *American Journal of Botany*, 91, 285-288.
- Pyšek, P., K. Prach & P. Šmilauer (1995) Relating invasion success to plant traits: An analysis of the Czech alien flora. *Plant Invasions: General Aspects and Special Problems*, 39-60.
- Pyšek, P., M. Chytrý, L. Moravová, J. Pergl, I. Perglová, K. Prach & H. Skálová (2008) Návrh české terminologie vztahující se k rostlinným invazím. *Zprávy České botanické společnosti*, 219-222.
- Rasmussen, H. N. (2002) Recent developments in the study of orchid mycorrhiza. *Plant and Soil*, 244, 149-163.
- Read, D. J. (1991) Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia*, 47, 376-391.
- Read, D. J. & J. Perez-Moreno (2003) Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems - a journey towards relevance? *New Phytologist*, 157, 475-492.
- Reinhart, K. O. & R. M. Callaway (2004) Soil biota facilitate exotic *Acer* invasions in Europe and North America. *Ecological Applications*, 14, 1737-1745.
- (2006) Soil biota and invasive plants. *New Phytologist*, 170, 445-457.
- Rejmánek, M. (2000a) Invasive plants: approaches and predictions. *Austral Ecology*, 497-506.
- (2000b) Invasive plants: approaches and predictions. *Austral Ecology*, 25, 497-506.
- Remy, W., T. N. Taylor, H. Hass & H. Kerp (1994) 4-hundred-million-year-old vesicular-arbuscular mycorrhizae. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 91, 11841-11843.
- Ren, H. Y., Z. W. Xu, J. H. Huang, X. T. Lu, D. H. Zeng, Z. Y. Yuan, X. G. Han & Y. T. Fang (2015) Increased precipitation induces a positive plant-soil feedback in a semi-arid grassland. *Plant and Soil*, 389, 211-223.
- Rice, E. L. 1984. *Allelopathy*. Orlando, Florida: Academic Press, Inc.
- Richards, C. L., O. Bossdorf, N. Z. Muth, J. Gurevitch & M. Pigliucci (2006) Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters*, 9, 981-993.

- Richardson, D. M., N. Allsopp, C. M. D'Antonio, S. J. Milton & M. Rejmánek (2000a) Plant invasions - the role of mutualisms. *Biological Reviews*, 75, 65-93.
- Richardson, D. M., P. Pyšek, M. Rejmánek, M. G. Barbour, F. D. Panetta & C. J. West (2000b) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 93-107.
- Rumlerová, Z., M. Vila, J. Pergl, W. Nentwig & P. Pyšek (2016) Scoring environmental and socioeconomic impacts of alien plants invasive in Europe. *Biological Invasions*, 18, 3697-3711.
- Schamp, B. S. & L. W. Aarssen (2010) The role of plant species size in invasibility: a field experiment. *Oecologia*, 162, 995-1004.
- Schlaepfer, M. A., P. W. Sherman, B. Blossey & M. C. Runge (2005) Introduced species as evolutionary traps. *Ecology Letters*, 8, 241-246.
- Schlichting, C. D. (1986) The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17, 667-693.
- Smith, L. M. & H. L. Reynolds (2015) *Euonymus fortunei* dominance over native species may be facilitated by plant-soil feedback. *Plant Ecology*, 216, 1401-1406.
- Staaf, H. & B. Berg (1982) Accumulation and release of plant nutrients in decomposing scots pine needle litter - long-term decomposition in a scots pine forest.2. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique*, 60, 1561-1568.
- Stampe, E. D. & C. C. Daehler (2003) Mycorrhizal species identity affects plant community structure and invasion: a microcosm study. *Oikos*, 100, 362-372.
- Taylor, B. W. & R. E. Irwin (2004) Linking economic activities to the distribution of exotic plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 17725-17730.
- Tilman, D. (1986) Nitrogen-limited growth in plants from different successional stages. *Ecology*, 67, 555-563.
- (1997) Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology*, 78, 81-92.
- Tyler, G. & T. Olsson (2001) Plant uptake of major and minor mineral elements as influenced by soil acidity and liming. *Plant and Soil*, 230, 307-321.
- Uddin, M. N., R. W. Robinson, A. Buultjens, M. A. Y. Al Harun & S. H. Shampa (2017) Role of allelopathy of *Phragmites australis* in its invasion processes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 486, 237-244.
- van de Voorde, T. F. J., W. H. van der Putten & T. M. Bezemer (2011) Intra- and interspecific plant-soil interactions, soil legacies and priority effects during old-field succession. *Journal of Ecology*, 99, 945-953.
- van der Heijden, M. G. A., R. Bakker, J. Verwaal, T. R. Scheublin, M. Rutten, R. van Logtestijn & C. Staehelin (2006) Symbiotic bacteria as a determinant of plant community structure and plant productivity in dune grassland. *Fems Microbiology Ecology*, 56, 178-187.
- van der Heijden, M. G. A., R. D. Bardgett & N. M. van Straalen (2008) The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11, 296-310.
- van der Putten, W. H. (2000) Plant pathology - Pathogen-driven forest diversity. *Nature*, 404, 232-233.
- Vicente, J., P. Alves, C. Randin, A. Guisan & J. Honrado (2010) What drives invasibility? A multi-model inference test and spatial modelling of alien plant species richness patterns in northern Portugal. *Ecography*, 33, 1081-1092.

- Vila, M., C. Basnou, P. Pyšek, M. Josefsson, P. Genovesi, S. Gollasch, W. Nentwig, S. Olenin, A. Roques, D. Roy, P. E. Hulme, P. Andriopoulos, M. Arianoutsou, S. Augustin, S. Bacher, I. Bazos, F. Bretagnolle, F. Chiron, P. Clergeau, P. O. Cochard, C. Cocquempot, A. Coeur d'Acier, M. David, P. Delipetrou, M. L. Desprez-Loustau, V. Didziulis, F. Dorkeld, F. Essl, B. S. Galil, J. Gasquez, K. Georghiou, M. Hejda, V. Jarošík, S. Kark, I. Kokkoris, I. Kuhn, P. W. Lambdon, C. Lopez-Vaamonde, A. Marcer, A. Migeon, M. McLoughlin, D. Minchin, M. Navajas, V. E. Panov, M. Pascal, J. Pergl, I. Perglová, J. Pino, K. Pobljsaj, W. Rabitsch, J. Y. Rasplus, D. Sauvard, R. Scalera, O. Sedláček, S. Shirley, M. Winter, A. Yannitsaros, A. Yart, P. Zagatti, A. Zikos & D. Partners (2010) How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8, 135-144.
- Virtanen, A. I. (1947) The biology and chemistry of nitrogen fixation by legume bacteria. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 22, 239-269.
- Vitousek, P. M. (1990) Biological invasions and ecosystem processes - towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos*, 57, 7-13.
- Vitousek, P. M., L. R. Walker, L. D. Whiteaker, D. Muellerdombois & P. A. Matson (1987) Biological invasion by *Myrica faya* alters ecosystem development in Hawaii. *Science*, 238, 802-804.
- Voorde, T. F. J., W. H. van der Putten & T. M. Bezemer (2012) Soil inoculation method determines the strength of plant-soil interactions. *Soil Biology & Biochemistry*, 55, 1-6.
- Wang, Z. Y., L. C. R. Silva, G. Sun, P. Luo, C. X. Mou & W. R. Horwath (2015) Quantifying the impact of drought on soil-plant interactions: a seasonal analysis of biotic and abiotic controls of carbon and nutrient dynamics in high-altitudinal grasslands. *Plant and Soil*, 389, 59-71.
- Weir, B. S., S. J. Turner, W. B. Silvester, D. C. Park & J. A. Young (2004) Unexpectedly diverse Mesorhizobium strains and Rhizobium leguminosarum nodulate native legume genera of New Zealand, while introduced legume weeds are nodulated by Bradyrhizobium species. *Applied and Environmental Microbiology*, 70, 5980-5987.
- Weston, L. A. (1996) Utilization of allelopathy for weed management in agroecosystems. *Agronomy Journal*, 88, 860-866.
- Whittaker, R. H. & P. P. Feeny (1971) Allelochemicals - chemical interactions between species. *Science*, 171, 757-770.
- Williamson, M. (1999) Invasions. *Ecography*, 22, 5-12.
- Yuan, Y. G., B. Wang, S. S. Zhang, J. J. Tang, C. Tu, S. J. Hu, J. W. H. Yong & X. Chen (2013) Enhanced allelopathy and competitive ability of invasive plant *Solidago canadensis* in its introduced range. *Journal of Plant Ecology*, 6, 253-263.
- Zhang, H. M., Y. Sun, X. T. Xie, M. S. Kim, S. E. Dowd & P. W. Pare (2009a) A soil bacterium regulates plant acquisition of iron via deficiency-inducible mechanisms. *Plant Journal*, 58, 568-577.
- Zhang, Q., R. Y. Yang, J. J. Tang, H. S. Yang, S. J. Hu & X. Chen (2010) Positive Feedback between Mycorrhizal Fungi and Plants Influences Plant Invasion Success and Resistance to Invasion. *Plos One*, 5.
- Zhang, S. S., Y. L. Jin, J. J. Tang & X. Chen (2009b) The invasive plant *Solidago canadensis* L. suppresses local soil pathogens through allelopathy. *Applied Soil Ecology*, 41, 215-222.