

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie



Věra Hanzelková

Význam biotické a abiotické složky ve zpětnovazebných interakcích mezi rostlinou a půdou

Importance of biotic and abiotic components in feedback between plants and soil

Bakalářská práce

Vedoucí závěrečné práce: RNDr. Hana Pánková, Ph.D.

Praha, 2017

Poděkování:

Chtěla bych poděkovat své školitelce Hance Pánkové za připomínky k práci a trpělivost a za totéž bych chtěla poděkovat i Zuzce Münzbergové v posledním týdnu práce.

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, 24.8.2017

Podpis

Abstrakt

Zpětnovazebné interakce mezi rostlinou a půdou mají vliv na utváření rostlinného společenstva. Rostliny působí jak na svůj druh, tak na ostatní druhy rostlin. Vazba může být kladná či záporná. Rostliny ovlivňují půdu, změni její vlastnosti a půda zpětně ovlivní růst rostliny. Půdní složky se dají rozdělit na biotickou a abiotickou. Abiotická složka podmiňuje fyzikální a chemické vlastnosti půdy. Hlavními vlastnostmi jsou struktura půdy, půdní vlhkost, teplota půdy, pH půdy a množství a dostupnost živin. Biotickou složku tvoří půdní biota. Jednotlivé organismy mohou sloužit jako dekompozitoři, symbionti nebo jako patogeny. Velkou část půdní bioty tvoří mikroorganismy, z nichž nejdůležitějšími jsou houby a bakterie. Abiotická složka působí ve zpětnovazebných interakcích spíše nespecificky, zatímco biotická je specifičtější. Obě složky mezi sebou také interagují a určují tak výsledný vliv na rostlinu i typ a intenzitu vzájemných interakcí mezi různými druhy rostlin. Cílem této práce je ukázat význam těchto složek ve zpětnovazebných interakcích mezi rostlinou a půdou.

Klíčová slova: zpětnovazebná interakce mezi rostlinou a půdou, abiotické faktory, biotické faktory, struktura půdy, půdní vlhkost, teplota půdy, pH, živiny, arbuskulární mykorrhiza, N- fixující bakterie

Abstract

The plant-soil feedback affects the forming of a plant community. Plants affect their own species as well as other species. The plant-soil feedback can be both positive and negative. Plants affect soil, change its properties, and the soil affects the plants reciprocally. Soil components can be divided into biotic and abiotic ones. The abiotic component is represented by physical and chemical properties of the soil. The main properties are the soil structure, the soil moisture, the soil temperature, the soil pH and the amount and availability of nutrients. The biotic component is composed of soil biota. The individual organisms can function as decomposers, symbionts and pathogens. The majority of soil organisms is composed of microorganisms, the most important of which are fungi and bacteria. The effect of the abiotic component in plant-soil feedback is mostly nonspecific, while the effect of the biotic component is more specific. These components interact with each other and determine the resulting effect on the plants and the type and intensity of interaction between various plant species. The aim of this thesis is to show the importance of these components in the plant-soil feedback.

Key words: plant-soil feedback, abiotic factors, biotic factors, soil structure, soil water, soil temperature, pH, nutrients, arbuscular mycorrhiza, N- fixing bacteria

Seznam zkratek

PSF plant-soil feedback

OM organická hmota (organic matter)

SOM půdní organická hmota (soil organic matter)

DOC rozpustný organický uhlík (dissolved organic carbon)

DON rozpustný organický dusík (dissolved organic nitrogen)

DOP rozpustný organický fosfor (dissolved organic phosphorus)

AM arbuskulární mykorhizní symbióza

OM orchideoidní mykorhizní symbióza

EM erikoidní mykorhizní symbióza

ECM ektomykorhizní symbióza

AMF arbuskulárně mykorhizní houby

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Plant-soil feedback.....	2
3. Složky půdy.....	4
3.1. Abiotické složky půdy.....	4
3.1.1. Fyzikální vlastnosti půdy.....	4
3.1.1.1 Struktura půdy.....	4
3.1.1.2 Půdní vlhkost.....	5
3.1.1.3 Teplota půdy.....	7
3.1.2. Chemické a biochemické vlastnosti půdy.....	8
3.1.2.1 Půdní pH.....	8
3.1.2.2 Živiny.....	11
3.1.2.3 Kořenové exsudáty.....	14
3.2. Biotické složky půdy.....	15
3.2.1. Houby.....	16
3.2.2. Bakterie.....	22
4. Navazující diplomová práce.....	24
5. Závěr.....	25
6. Seznam použité literatury.....	26

1. Úvod

Zpětnovazebné interakce mezi rostlinou a půdou ovlivňují růst rostlin, jejich délku života, rozmnožování a interakce s ostatními druhy rostlin (Bever 1994). Rostliny ovlivňují půdu v které rostou a zpětně půda ovlivňuje rostlinu. Tyto zpětnovazebné interakce působí na každý druh rostliny a zároveň mezidruhově, čímž je ovlivněno celé společenstvo rostlin (Bever et al. 1997). Zpětnovazebné interakce mají tedy pravděpodobně vliv na druhovou diverzitu celého společenstva (Bever 2003).

Zpětnovazebné interakce působí při sukcesi, kdy náhrada jednoho rostlinného druhu jiným je dána pozitivnější interakcí nového druhu rostliny s půdou, oproti druhu původnímu (van de Voorde et al. 2011). Uplatňují se zřejmě při šíření invazních druhů na nová stanoviště (Klironomos 2002; Reinhart a Callaway 2006) a mají také vliv na pěstování zemědělských plodin (Bever et al 1997).

Půdu, kterou rostlina ovlivňuje a sama je jí ovlivňována ve všech zmíněných případech, tvoří dvě složky – abiotická a biotická. Abiotická složka má spíše nespécifické působení na rostliny, zatímco biotická složka je druhově specifičtější (Bezemer et al. 2006). Abiotická složka půdy je tvořena anorganickou a organickou hmotou, půdní vodou a půdními plyny. Biotická složka je tvořena všemi organismy žijícími v půdě (Loganathan 1987; van der Putten et al. 2016). Abiotické složky půdy podmiňují určité vlastnosti půdy, které ovlivňují půdní biotu i rostliny. Biotická složka působí taktéž na abiotické složky půdy a na rostliny. (Ehrenfeld et al. 2005).

Cílem mé bakalářské práce je shrnout poznatky ze současné literatury o abiotické a biotické složce zpětnovazebných interakcí a ukázat jejich vzájemné působení v tomto procesu. Vzhledem k tomu, že těchto zpětnovazebných interakcí se účastní mnoho faktorů, zaměřila jsem se jen na nejdůležitější abiotické a biotické faktory. Na tuto bakalářskou práci bude navazovat práce diplomová, ve které budu zkoumat význam jednotlivých abiotických a biotických složek půdy působících v rámci zpětnovazebných interakcí a ovlivnění těchto složek rostlinami při jejich růstu.

2. Plant-soil feedback

Rostliny a půda, v které rostou, se vzájemně ovlivňují. Tento proces, při kterém rostliny ovlivňují a mění fyzikální a chemické vlastnosti půdy a půdní společenstvo, a tato změna se pak projeví zpětně na růstu rostlin, se nazývá *plant-soil feedback* (PSF), tedy zpětná vazba mezi rostlinou a půdou (Bever 1994; Bever et al. 1997; Ehrenfeld et al. 2005). Z hlediska působení půdy jsou proto důležité vlastnosti půdy samotné (abiotická složka půdy) i půdního společenstva (biotická složka půdy). Tyto dvě složky působí jak na rostlinu, tak na sebe navzájem (Bezemer et al. 2006).

Každý druh rostliny reaguje odlišně na abiotické a biotické půdní podmínky a také si je jiným způsobem upravuje během růstu. Rostliny např. čerpají živiny v jiném poměru či se vytváří jinak složené mikrobiální společenstvo, což ovlivní růst daného druhu. Pokud tyto změněné podmínky působí na daný druh rostliny, vytváří se intraspecifická neboli přímá vazba. Rostliny obvykle rostou ve společenstvu dalších druhů rostlin, na které má úprava podmínek jedním druhem také vliv. Pokud jeden druh rostlin ovlivňuje růst druhého druhu, mluvíme o vazbě interspecifické neboli nepřímé. Ve společenstvu rostlin tak působí zároveň oba typy vazeb. V interspecifickém PSF mívá abiotická složka slabší efekt než biotická a více se projeví, pokud je biotická složka odstraněna např. sterilizací v pokusných podmínkách. Biotická složka je více druhově specifická než abiotická (Bever et al. 1997; Bezemer et al. 2006; Harrison a Bardgett 2010; Hendriks et al. 2013; van de Voorde et al. 2011).

Pro rostlinu může být zpětná vazba pozitivní, neutrální nebo negativní. Pokud si rostlina vytváří podmínky, které prospívají jejímu růstu, šlo by o pozitivní intraspecifickou vazbu. V opačném případě, kdy si rostlina podmínky k růstu zhoršuje, se jedná o negativní intraspecifickou vazbu. Stejně podmínky ovšem mohou působit na jiný druh rostliny rozdílně. Mohou také podporovat růst, tím by nastala pozitivní interspecifická vazba, ale také mohou růst zpomalovat a působit negativně interspecificky. Na jeden druh rostliny tak působí více vlivů a to s různou intenzitou. V konečném efektu pak záleží, jaký vliv převáží u konkrétního druhu rostliny (Bever 1994; Bever et al. 1997; Cortois et al. 2016).

Zpětná vazba se však nemusí projevovat pouze v růstu rostliny, ale i v jejím přežívání a schopnosti rozmnožování. Takto může působit biotická i abiotická složka půdy (Bever 1994; Bever 1997). Jak silný bude PSF záleží kromě abiotických a biotických podmínek

i na genotypu dané rostliny. I v rámci stejného druhu, mohou rostliny reagovat na stejné podmínky různě (Bever 1994).

Rostlinný druh mající intraspecifický PSF negativní, může potlačováním sebe sama pomáhat nepřímo v růstu jiným druhům, protože pro ně to může mít pozitivní efekt (Bever et al 1997). Negativní intraspecifický PSF je proto zřejmě důležitý u rostlinných společenstev, ve kterých žije více silných kompetitorů na jednom stanovišti. Bez jeho působení by pravděpodobně některý druh převládl. Negativní intraspecifický PSF tedy může vést ke zvýšení diverzity (Bever 2003). Negativní intraspecifický PSF se uplatňuje i v zemědělství, kdy se plodiny na poli střídaly, aby se omezilo jeho působení. (Bever et al 1997). Negativní intraspecifický PSF může být i jedním z vysvětlení vzácnosti druhů rostlin. Tyto druhy rostlin hromadí v půdě velké množství na ně patogenně působících mikroorganismů a tím se utlumují v růstu (Klironomos 2002).

Obráceně, když má rostlina pozitivní intraspecifický PSF, může mít výhodu oproti jiným druhům. Pozitivní intraspecifický PSF se může uplatňovat jako jeden z faktorů šíření invazních rostlin. Invazní rostliny mohou mít ve své domovině negativní intraspecifický PSF, zatímco v novém prostředí mohou využívat nepřítomnost původních patogenů, využít bioty, kterou si vzali s sebou nebo využít biotu novou a tím převládne pozitivní intraspecifický PSF (Klironomos 2002; Reinhart a Callaway 2006).

Pozitivní intraspecifický PSF se také může uplatňovat během sukcesního vývoje. Raně sukcesní druhy působí intraspecificky negativně, ale interspecificky pozitivně, čímž podporují růst pozdě sukcesních rostlin. Druhy pozdě sukcesní, které se tam začnou nově vyskytovat působí interspecificky negativně na ty raně sukcesní a časem je nahradí, právě proto, že pro druhy pozdě sukcesní je výsledný efekt pozitivní. Pokud si některé druhy dokáží časem vytvořit silnější pozitivní intraspecifickou vazbu než jiné druhy, mohou je nakonec nahradit. Pozitivní intraspecifický efekt tak může vést ke snížení diverzity (Bever 2003; Bever et al 1997; Van de Voorde et al. 2011).

PSF je komplexní proces, kterého se zúčastňují abiotické (struktura, vlhkost, teplota a hodnota pH půdy, živiny a chemické látky tvořené rostlinou) a biotické složky půdy (houbové, bakteriální a jiné mikroorganismy, půdní fauna) a tyto složky mají odlišný význam v závislosti na typu rostliny a jejích životních podmínkách. V následujících kapitolách se budu zabývat jednotlivými abiotickými a biotickými složkami půdy a jejich působením v PSF.

3. Složky půdy

Půda se skládá z několika složek. Jsou to: 1) anorganická hmota - minerály vzniklé rozpadem hornin, 2) organická hmota (*organic matter*, OM) – rozkládající se organismy (flora i fauna) a humus, 3) půdní voda, 4) půdní plyny a 5) půdní biota (Ehrenfeld et al. 2005, Loganathan 1987). Všechny tyto složky na sebe vzájemně působí a zároveň mají vliv na růst nadzemní bioty. Nadzemní i podzemní biota je zároveň jedním z 5 půdotvorných faktorů. Ostatními jsou topografie, klima, matečná hornina a čas (Jastrow a Miller 1991).

3.1. Abiotické složky půdy

V této části se budu zabývat fyzikálními a chemickými/biochemickými vlastnostmi abiotických složek půdy. Sem patří z výše uvedených složek anorganická a organická hmota, půdní voda a plyny.

3.1.1. Fyzikální vlastnosti půdy

Z hlediska PSF hrají důležitou roli struktura půdy, půdní vlhkost a teplota půdy (Ehrenfeld et al 2005).

3.1.1.1 Struktura půdy

Strukturu půdy utváří agregáty různé velikosti, typu a stupně vývoje (od neagregované půdy po silně agregovanou, což záleží na soudržnosti agregátů uvnitř i mezi nimi). Agregáty jsou vázány uvnitř půdní organickou hmotou (*soil organic matter*, SOM), jílovitými částicemi a polyvalentními ionty kovů. Struktura půdy upravuje vlastnosti dané texturou půdy jako zadržování vody, plynů a živin, růst kořenů a život mikroorganismů v půdě (Edwards a Bremner 1967; Christensen 2001; Loganathan 1987) a naopak mikroorganismy žijící pórech půdy mezi agregáty a kořeny zde rostoucí ovlivňují soudržnost agregátů a tím i tvorbu pórů (Jastrow a Miller 1991). Podle zmíněné textury půdy se rozlišují půdní druhy, jež se často zobrazují v trojúhelníkovém diagramu, v jehož rozích jsou umístěny písek, prach a jíl. Půdní druhy se liší ve schopnosti zadržovat vodu či organickou hmotu. Čím větší jsou částice půdy, tím méně organické hmoty (OM) vážou (Christensen 2001; Loganathan 1987).

Na růst rostlin má vliv kromě množství vody, vzduchu a živin v půdě i její tuhost. Při velké tuhosti je silně snížena porozita. Rostliny rostou lépe v půdě s menšími póry než s velkými, velké póry rostlinám nevyhovují, ale porozita nesmí být snížena příliš. Vliv není stejně silný

na nadzemní a podzemní části rostliny, více se uplatňuje u nadzemní části (Alexander a Miller 1991; Stirzaker et al. 1996). S rostoucím mechanickým tlakem na kořeny, a tedy s rostoucí tuhostí půdy, se zpomaluje růst kořenů i prýtu. Kořeny reagují také nárůstem průměru apexu. V dalších částech kořene se průměr už nezvyšuje (Bengough et al. 1997; Masle a Passioura 1987). U velmi sypké půdy kořeny rostou dobře. Při měření listové plochy na ječmenu (*Hordeum vulgare*) se ovšem ukázalo, že největší listová plocha byla naměřená při střední tuhosti půdy (Stirzaker et al. 1996)

Organismy se na procesu agregace i rozkladu agregátů podílí různými způsoby. Při tvorbě agregátů mohou působit přechodně, dočasně nebo stále. Přechodně se uplatňují polysacharidy tvořené kořeny rostlin, bakteriemi a houbami, případně to mohou být polysacharidy z rozkládajících se organismů. Dočasně působí kořeny rostlin a hyfy hub a to tím, že na ně se vážou jílovité částice. Dále tím, že jejich rozpadlé části tvoří velký podíl organického uhlíku a tato organická hmota pak opět váže částice půdy. Trvale působí hůře rozložitelné části rostlin a mikroorganismů, jako například některé polysacharidy, a potom organické látky z nich vázané s kovy (Tisdall a Oades 1982).

Kořeny rostlin a hyfy hub se uplatňují na tvorbě struktury i tím, že mechanicky stlačují půdní částice a organickou hmotu (OM) k sobě, tím jak rostou, při snaze dostat se k přísunu živin a vody. Tím za prvé pomáhají tvorbě agregátů neboť OM slouží jako pojivo, a za druhé vytváří póry v půdě. Velké kořeny tvoří velké kanály v půdě. Jednoleté rostliny nemají tak rozsáhlé kořeny, takže tvoří menší tlak na půdu na rozdíl od vytrvalých rostlin. Kanály vytvořené jednoletými rostlinami jsou znovu využívány novými rostlinami. Jemné kořínky vytváří v půdě póry taktéž tlakem vyvíjeným při svém růstu (Oades 1993).

Vliv mikroorganismů na stabilitu agregátů vůči působení vody ukazuje studie porovnávací jílovité, hlinité a písčité půdy. Nejstabilnější proti působení vody byla půda jílovitá, neboť má nejvíc OM. Tato půda má agregáty více nahloučené k sobě a mikroorganismy se hůře dostávají k OM uvnitř agregátů, čímž probíhá hůře dekompozice OM. U písčité půdy je OM nejméně, avšak projevil se u ní největší vliv látek vylučovaných mikroorganismy na stabilitu agregátů (Edwards a Bremner 1967; Kiem a Kandeler 1997).

3.1.1.2 Půdní vlhkost

Půdní vlhkost má pozitivní vazbu s vegetací i s podzemní biotou, ale při vysoké půdní vlhkosti pozitivní vliv slábne a může se změnit v negativní. Ve všech typech vegetace klesá

půdní respirace při nízkém i vysokém stupni vlhkosti. Nejlépe se vegetaci daří v podmínkách se střední vlhkostí (největší biomasa). (Davidson et al. 2000; D'Odorico et al. 2007; Schuur a Matson 2001). Vliv půdní vlhkosti na vegetaci je často studován společně s teplotou v rámci působení klimatických podmínek.

V porovnání lesa, keřovitých porostů, travnatých stepí a pouští není velký rozdíl v hloubce, ze které kořeny čerpají vodu. Ve všech typech vegetace je to z povrchových horizontů, kde je největší kořenová biomasa. Pouze délka nejhlubších kořenů narůstá s ariditou. Z hlubokých vrstev ale kořeny čerpají jen minimum vody. Pravděpodobně jí více využívají při velkém vodním stresu (Schulze et al. 1996).

Rostliny mohou upravovat množství vody ve vrstvách půdy. Během noci čerpají vodu procesem hydraulického zdvihu z vlhčích hlubších vrstev, kterou pak rozvádí mělčími kořeny do sušších povrchových vrstev půdy. Takto si mohou pomáhat, pokud je vody v povrchové vrstvě půdy málo (Richards a Caldwell 1987). Hydraulický zdvih funguje u vegetace v různých klimatických oblastech, nejedná se jen o aridní klima. Rostliny s mělčími kořeny, rostoucí poblíž rostlin provádějících hydraulický zdvih mohou taktéž využívat vodu dovedenou do povrchových vrstev (Dawson 1993). Existuje i opačný proces, kdy je voda vedena kořeny z vlhčích povrchových vrstev do sušších hlubších vrstev půdy. Toto bylo pozorováno na *Grevillea robusta* a *Eucalyptus camaldulensis* (Burgess et al. 1998).

Pozitivní vazba rostlin s vodou je nejlépe vidět v semiaridních a aridních klimatických podmínkách. V těchto podmínkách se vyskytují ostrůvkovitě dřeviny, mezi nimiž rostou řídké traviny, případně porost chybí. Pod korunami se může dařit i podrostu. Zde pak podle rostlinného složení může převážit mezi stromy a podrostem facilitace nebo kompetice. V místech pod korunami stromů je vyšší půdní vlhkost než v místech mezi stromy, což souvisí se zastíněním korunou, omezením vypařování vody z půdy a hydraulickým zdvihem. Stromy také více obohacují půdu o živiny - mají větší opad, bohatší podzemní biotu. V místech mezi korunami je půda chudší na živiny, limitována je hlavně dusíkem. Mineralizace živin je rychlejší při dostatku vody, což opět pomáhá místům pod korunami stromů (Belsky 1994; Dawson 1993; D'Odorico et al. 2007).

V klimatických podmínkách s přebytkem vláhy, jako jsou např. deštné lesy, může být mineralizace živin zpomalená, což se projeví na snížené rostlinné biomase. Zde se uplatňuje,

ať přímo či nepřímo, nižší obsah kyslíku v půdě. Síla pozitivního vztahu rostlin a vody v dostatečně zavlažovaných oblastech proto slábne (Schuur a Matson 2001).

Půdní vlhkost má vliv na symbiózu rostlin s mikroorganismy. Při stejném stupni zavodnění rostou mykorhizní rostliny lépe než nemykorhizní. Při nízké vlhkosti pomáhají mykorhizní houby obvykle rostlinám více než při vysoké vlhkosti, ale záleží také na druhu rostliny a její životní strategii. Mykorhizní houby se také zúčastňují hydraulického zdvihu napojením na kořeny rostlin (Al-Karaki et al. 2004; Querejeta et al. 2003b). N-fixující bakterie v nodulech jsou závislé na floémovém toku rostliny. Floémový tok se za sucha snižuje. Pro udržení turgoru, se zvýší množství asimilátů, ale ne vody. Xylémový tok vedoucí z nodulů tak poklesne a dusíkaté látky se začnou hromadit v nodulech, což inhibuje jejich aktivitu. Z toho vyplývá, že N-fixující bakterie potřebují určitý stupeň půdní vlhkosti ke své funkci (Serraj et al. 1999).

3.1.1.3 Teplota půdy

Teplota půdy se odvíjí od zeměpisné šířky a nadmořské výšky. Vliv teploty je často zkoumán v souvislosti s globálním oteplováním. Ve studii s vegetací tundry, která měla simulovat změny klimatu, byla pozorována při nízké teplotě nízká mineralizace živin, při zvýšení teploty se zvýšila i mineralizace. Rostliny různých růstových forem reagovaly na zvýšení živin a teploty různě a tím se změnilo druhové složení. Navíc začaly cévnaté rostliny vytlačovat rostliny bezcévné. Změna druhového složení měla vliv i na složení opadu. Jeho dekompozice pak opět ovlivnila množství živin. Při zvýšené dostupnosti živin začaly rostliny přijímat více dusíku i fosforu, nicméně dusíku více, čímž se zvýšil poměr N:P (Chapin et al. 1995). Rostliny v netropických oblastech bývají většinou limitované příjmem N (Aerts a Chapin 1999), což by vysvětlovalo zvyšující se poměr přijímaného N k P. Tím, že rostliny pak mají v opadu také tento vyšší poměr N:P, zlepšují podmínky pro svůj růst a dochází k pozitivní vnitrodruhové zpětné vazbě.

Ve studii porovnávající obsah N a P a poměr N:P v listech různých růstových typů rostlin z různých zeměpisných šířek se ukázal podobný výsledek. Celkově množství obsaženého N a P s průměrnou roční teplotou nejdřív mírně narůstá a pak klesá. Poměr N:P se zvyšuje se vzrůstající průměrnou roční teplotou. Autoři to dávají do spojitosti s menší dostupností živin ve více vymývaných starších půdách v teplých deštivých oblastech, oproti mladším a méně vymývaným půdám v temperátu (Reich a Oleksyn 2004). Teplota a půdní vlhkost tedy

ovlivňují mineralizaci živin a jejich dostupnost pro rostliny. Rostliny pak mají v tkáních poměr živin daný tím, kde rostou a v tomto poměru ho opět jako opad dodávají do půdy.

Vliv změny klimatu se zkoumá také na mikroorganismech. Například v arktické oblasti během cyklu tání a zamrzání sněhu mikroorganismy reagují rychleji zvýšenou aktivitou a nárůstem biomasy než rostliny, ale také rychleji nastane pokles. Mikroorganismům nevyhovovaly vyšší teploty. Nebylo však odlišeno o jaké mikroorganismy se jedná, byly brány dohromady (Edwards et al. 2006). Oproti tomu při pokusu na vysokostébelné prérii se množství celkové mikrobiální biomasy ani její aktivita výrazně neměnily se vzrůstající teplotou. Se zvyšující teplotou klesala dostupnost N, mimo jiné i díky změně složení opadu, a zvyšovala se dostupnost C díky zvýšenému růstu rostlin. Mikroorganismy reagovaly na zvýšenou teplotu změnou složení společenstva, kdy začaly převažovat houby nad bakteriemi (Zhang et al. 2005). V PSF by se mohlo toto projevit tím, že houby by měly větší vliv při vyšších teplotách ať už jako symbionti či patogeny a naopak bakterie při nižších. Kupříkladu kolonizace kořenů arbuskulárně mykorrhizními houbami je vyšší v teplejších klimatických oblastech než v chladnějších (Soudzilovskaia et al. 2015).

3.1.2. Chemické a biochemické vlastnosti půdy

Mezi důležité chemické vlastnosti patří půdní pH a obsah a dostupnost živin v půdě. Tyto vlastnosti spolu úzce souvisí, jak uvedu dále. Na změně pH půdy se podílí voda, teplota, složení půdy, biotická složka a samozřejmě i samotné rostliny v rámci PSF (Ehrenfeld et al. 2005). Chemické složení půdy ovlivňují dále exsudáty vylučované kořeny rostlin. Exsudáty působí na mikrobiální společenstvo rhizosféry, na kořenové herbivory i na kořeny ostatních rostlin. Jedním z význačných efektů působení těchto exsudátů je *alelopatie* (Bais et al. 2006).

3.1.2.1 Půdní pH

Rostliny mají preferenci vysokého (> 5,5) nebo nízkého (< 5,5) pH půdy podle jejich evolučního centra vzniku. V pravidelně nezaledňovaných oblastech se zvyšuje pH půdy se zeměpisnou šířkou. Nejvyšší pH půdy je v temperátních oblastech a poté začíná klesat. V zaledňovaných oblastech pH půdy se zeměpisnou šířkou stále klesá, na severní polokouli se od 60. rovnoběžky opět začíná zvyšovat. Půdní pH se nezvyšuje rovnoměrně po celé Zemi, některá evoluční centra dosti vzdálená od rovníku mají proto stále nízké pH půdy, zatímco jinde narůstá rychleji. Změna pH se pak projevuje na druhové bohatosti rostlin. Druhá bohatost rostlin, které mají evoluční centrum v oblasti s vysokým pH, má pozitivní vazbu

s pH. Naopak druhová bohatost rostlin pocházejících z evolučních center s nízkým pH, má negativní vazbu s pH. Musí se však brát v úvahu i tolerance rostlin ke změně pH půdy, která působí opačně a přispívá tak k tomu, že nejvíce druhů rostlin se vyskytuje při středních hodnotách pH půdy, nikoliv při hodnotách extrémních (Pärtel 2002). PSF se nejvíce uplatňuje při středních hodnotách pH (Ehrenfeld et al. 2005).

Hodnota pH půdy je určena zvětráváním matečné horniny, ze které vznikla - písčité půdy jsou kyselé a jílovité zásadité. Hodnota pH ovlivňuje dostupnost živin. Je to dáno tím že minerály, z kterých se do půdy dostávají potřebné prvky, disociují nejlépe při určitém pH. V kyselé půdě jsou dobře dostupné Al^{3+} , Fe^{2+} a Mn^{2+} , v bazické Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , Na^+ (Breemen et al. 1983) Dostupnost P je nejlepší v neutrální půdě (Hinsinger 2001). Dusík je dostupný v širokém rozmezí pH, ale liší se formou – v kyselých půdách se vyskytuje hlavně jako NH_4^+ nebo jako organický (aminokyseliny), v zásaditých jako NO_3^- . Rostliny často přijímají N v té formě, v jaké je na dané půdě v převaze (Aerts a Chapin 1999). Více se příjmem živin budu zabývat v další kapitole.

Rostliny ovlivňují pH půdy příjmem a výdejem anorganických iontů, složením opadu, vylučováním organických aniontů (hlavně organických kyselin) a respirací kořenů. Poslední dvě možnosti mají menší vliv na změnu pH. Změnou pH v rhizosféře rostliny ovlivňují mikrobiální společenstvo v ní žijící a toto společenstvo svou metabolickou aktivitou taktéž mění hodnotu pH (Hinsinger et al. 2003; Reich et al. 2005).

Na změnu pH v rhizosféře má vliv, zda se živiny vyskytují ve formě kationtů nebo aniontů. Marschner et al. (1982) porovnávali vliv přijímané formy N na pH v rhizosféře kukuřice (*Zea mays*). Při pěstování rostlin v médiu při pH o hodnotě 4.5 se se příjem dusíku v podobě NO_3^- projevil nárůstem hodnoty pH přibližně o 2 jednotky, zatímco dusík dodaný ve formě NH_4^+ hodnotu pH nezměnil. Opačně při pěstování rostlinek v agaru s pH 6 se projevilo přidání NH_4^+ poklesem pH opět přibližně o 2 jednotky a dodávka dusíku jako NO_3^- se projevila jen lehkým nárůstem pH. V tomto pokusu je vidět, že rostlina vydává H^+ výměnou za NH_4^+ a OH^- výměnou za NO_3^- a tím mění nebo nemění pH rhizosféry v závislosti na tom, jaké pH bylo v médiu původně ustaveno.

Při nevyrovnaném příjmu kationtů a aniontů se rostliny snaží jejich poměr vyrovnat. Při vyšším příjmu anorganických aniontů se tvoří více aniontů organických kyselin v kořenech a také vypouští OH^- . Při zvýšené tvorbě organických aniontů se zvyšuje příjem

anorganických kationtů, aby se poměr opět vyrovnal. Při převaze příjmu kationtů nad anionty kořeny vylučují H^+ pro vyrovnání poměru (Kirkby a Knight 1977).

Příjem kationtů se odráží ve složení opadu a posléze zpětně na pH půdy. Rostliny, které více přijímají Ca a Mg z hlubších vrstev půdy, ho mají více i v opadu. Opadem dodávají kationty zpět do půdy a postupem času zvýší pH povrchové půdy. Rychlost tohoto děje záleží na rychlosti rozkladu opadu a jeho množství (Finzi et al. 1998).

Složení opadu se liší u nahosemenných a krytosemenných rostlin. Obsah celulózy, ligninu a N, je podobný, zatímco krytosemenné rostliny mají v opadu více Ca, což pod nimi zvyšuje půdní pH, hlavně v organickém horizontu. V půdě pod stromy s vyšším obsahem výměnného Ca byl nižší obsah C, nižší poměr C:N a vyšší obrát CO_2 , což ukazovalo na rychlejší cyklus uhlíku. Nasvědčovala tomu i tenčí vrstva opadu a méně C v organickém horizontu. Zároveň se těmto stromům zvyšovat během let obsah Ca v listech, což ukazuje na pozitivní vazbu mezi příjmem a výdejem Ca. Pod těmito stromy bylo i více žížal, protože jim vyhovuje vyšší pH. Zároveň přispívají k rychlejšímu rozkladu opadu a urychlují tak cyklus C (Reich et al. 2005).

Při nízkém pH se zvyšuje obsah fenolických látek v opadu. Tento jev studovali Northup et al. (1995) na jehličnanech rostoucích na písčité půdě. Opad ještě více okyseluje povrchový organický horizont, zatímco hlubší horizonty mají pH vyšší, protože organické hmoty je tam méně. Při porovnání několika stanovišť je vidět, že se snižuje dostupnost P, N, Ca a Mg s klesajícím pH. Rostliny rostoucí na kyselých půdách jsou tak ohroženy i nedostatkem živin. Na druhou stranu autoři upozorňují, že opad s vysokým obsahem fenolických látek může zabraňovat vymývání živin, zadržovat vodu a chránit před herbivory. U jehličnanů rostoucích v nepříznivých podmínkách se uplatňují také ektomykorhizní a erikoidně mykorhizní houby, které dokáží metabolizovat fenolické látky a získat tak dusík (Leake a Read 1990; Read 1991).

Významnou roli hraje pH ve výskytu bakterií ať už v rhizosféře nebo v okolní půdě. Podle půdního pH se dá dobře předvídat diverzita a druhová bohatost bakterií. Nejvyšší diverzita a bohatost je okolo neutrální hodnoty pH. Pokud se v různých ekosystémech vyskytuje podobná vegetace a panují podobné klimatické podmínky, ale liší se hodnotou pH půdy, je změna diverzity a bohatosti bakterií výrazná (Fierer a Jackson 2006).

Se změnou pH se kromě diverzity mění i množství bakteriální biomasy. U půdy s kyselým pH je bakteriální biomasa nejnižší, se zvyšujícím se pH biomasy přibývá. Důležité je srovnání s houbami. Čím je nižší pH, tím více narůstá biomasa hub a snižuje se biomasa bakterií. Zde hraje zároveň roli množství organické hmoty, neboť houby jsou schopné žít v nižším pH než houby, pokud je organické hmoty dostatek. Bakteriím nevyhovuje nízké pH ani v případě dostatku organické hmoty, naopak, čím více organické hmoty je dostupné, tím je bakteriální biomasa nižší. Množství organické hmoty také souvisí s pH půdy, na kyselých půdách se vyskytuje vegetace s hůře rozložitelným opadem. Pro množství biomasy hub je tedy určující spíše množství organické hmoty, zatímco pro bakterie je to pH. V případě diverzity hub se pH uplatňuje, ale mnohem slaběji než u bakterií. Nejvyšší diverzita hub je tedy také okolo středních hodnot pH, ale nárůst není tak výrazný (Frostegård a Bååth 1996; Read 1991, Rousk et al. 2010).

Mikroorganismy mohou ovlivňovat pH tím, že se účastní cyklu živin jako dekompozitoři opadu, kde se jejich působením uvolňuje NH_4^+ a NO_3^- , a zároveň se sami po odumření stávají součástí organické hmoty (Edwards et al. 2006). Jako symbionti urychlují uvolňování živin v půdách chudých na živiny (Hryniewicz et al. 2009). Mikroorganismy mohou přispět ke snížení pH respirací, avšak na toto téma není mnoho studií, a vylučováním organických kyselin (Hinsinger et al. 2003). Změnou pH v rhizosféře či okolní půdě mohou ovlivnit další mikroorganismy, neboť jim změna pH může ale nemusí vyhovovat. Mohou začít převládat např. patogenní bakterie, což nebude prospěšné pro rostliny, ale také se může zvýšit množství dekompozitorů nebo symbiontů a pro rostliny bude změna prospěšná. Změnou pH v rhizosféře se změní také dostupnost živin pro kořeny rostlin. Rostliny tedy může ze změny pH pomocí mikroorganismů těžit, ale také se jim mohou podmínky k růstu zhoršit.

3.1.2.2 Živiny

Pro rostliny je důležitý příjem minimálně 14 prvků. Prvky N, P, K, Ca, Mg a S potřebují rostliny ve větším množství, zatímco Cl, B, Fe, Mn, Cu, Zn, Ni a Mo jim stačí méně. Prospěch mohou mít i z příjmu Na, Se, Co, Si a Al. Všechny prvky mohou být od určité koncentrace pro rostliny toxické, avšak u prvků, které potřebují rostliny ve větším množství je tato hranice mnohem vyšší než u prvků, jichž je nutno méně. Významná je toxicita Al, Mn, B, Fe, Na, Cl, Cr, Co a Se, navíc se k tomu přidávají prvky dostávající se do půdy vlivem lidské aktivity jako Zn, Cu, Cd, Hg a Pb (White a Brown 2010). Rostliny samozřejmě potřebují i

uhlík, který přijímají jako atmosférický CO_2 . Uhlíkaté látky z rostlin se pak dostávají zpátky do půdy a tvoří významnou část půdní organické hmoty (SOM) (Ehrenfeld et al. 2005).

Pro rostliny jsou nejčastěji limitujícími živinami N a P. To, který z těchto prvků bude v daném prostředí limitující, záleží na několika faktorech. Záleží na zdroji živin - zdrojem P je matečná hornina, zdrojem N je ovzduší. V počátečních stádiích sukcese je v půdě nedostatek N a dostatek P, tím jak zvětrává hornina a je fixován N se postupně obě živiny dostávají do koloběhu a postupně se poměr obrací. Dalším faktorem je zvýšená mobilita dusíkatých látek v půdě a tím jeho větší vymývání oproti P a také to, že N se v půdě může vyskytovat v plynné fázi. Dále má vliv vazba N a P ve sloučeninách, kdy dusíkaté sloučeniny jsou hůře rozložitelné a dostupnost N je menší. Nezanedbatelné je také působení člověka – zvýšený obsah dusíkatých látek v atmosféře kvůli průmyslu, hnojení a vyčerpání živin zemědělstvím. Svou roli samozřejmě hraje i schopnost přijímat živiny rostlinami, ať samostatně nebo ve spolupráci se symbionty. Příjem a dostupnost živin je ovlivněn i klimatickými faktory a chemickými a fyzikálními vlastnostmi půdy (Aerts a Chapin 1999).

Rostliny jsou limitovány N nebo P podle toho, jaká je celková nabídka těchto živin. Méně jsou limitovány momentální dostupností živin. Je důležité v jakém poměru se dané prvky nabízí. Pokud je poměr N:P vyšší než 16, je limitující živinou P. Při poměru nižším než 14 je limitující N. Mezi těmito dvěma hodnotami jsou limitujícími obě živiny. Tento poměr ovšem neodpovídá poměru N:P v rostlinných tkáních, ten se liší jak mezi druhy na jednom stanovišti, tak i v rámci druhu na různých stanovištích (Koerselman a Meuleman 1996). Většina rostlin, které se nevyskytují v tropickém pásu, je limitována N (Aerts a Chapin 1999).

Příjem živin je spjatý s hodnotou půdního pH. Se změnou pH se mění rozpustnost živin nebo jejich koncentrace v půdním roztoku a tím jejich dostupnost. Příkladem příjmu dusíku může být studie Falkengren-Grerup (1995), která ve studii porovnávala 23 druhů rostlin a jejich preference anorganického N. Rostliny mohou preferovat jeden z typů příjmu N, což se liší mezi jednotlivými druhy rostlin. Na kyselé půdě s výrazně převažujícím podílem NH_4^+ neroste tolik druhů a jsou to druhy tolerantní k nižšímu pH. Při pokusu nebyla zjištěna kompetice mezi NH_4^+ a kationty Ca, Mg a K. Biomasa rostlin pěstovaných pouze s přidavkem NH_4^+ nebyla větší než u rostlin pěstovaných s přidavkem živin v kombinaci $\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$. Kombinaci obou forem dusíku preferovaly rostliny méně tolerantní k nižšímu pH.

Příkladem extrémního stanoviště s dusíkem jako limitujícím prvkem jsou boreální lesy. Nordin et al. (2001) zkoumali příjem různých forem dusíku v těchto lesích. Rozdělili si lesy na tři typy, podle převažujících druhů rostlin. Největší podíl na rozpustném N v půdě po celou dobu měření měly u prvního typu lesa aminokyseliny, u druhého NH_4^+ a u třetího NO_3^- . Po přidání označeného N, kdy byly všechny tři formy N zastoupené rovnoměrně se ukázalo, že rostliny preferují určitý typ N a to stejný, který převažoval v okolní půdě daného typu lesa. V případě stanovišť s nízkým pH a pomalou mineralizací jako jsou v tomto případě lesy s nízkými keři, je důležitá role organického N. V jeho příjmu pomáhají rostlinám erikoidně mykorhizní houby nebo ektomykorhizní houby. Tyto houby pomáhají s příjmem N v místech, kde roste převaha rostlin se špatně rozložitelným opadem (Read 1991). Symbionty se budou více zabývat v kapitole o biotě. V příjmu na místech chudých na N pomáhají i N-fixující bakterie, které přeměňují N_2 na NH_4^+ , který rostliny dokáží přijmout (Aerts a Chapin 1999).

Ve většině půd se P vyskytuje ve formě H_2PO_4^- nebo $\text{H}_2\text{PO}_4^{2-}$. V příliš kyselé půdě se tvoří nerozpustné fosfáty hliníku a železa, v příliš zásadité fosfáty vápníku a hořčíku. Jen malé procento z celkového množství fosforu v půdě je rostlinám dostupné. Rostliny dokáží čerpat fosfáty rychle nebo pomalu v závislosti na momentální dostupnosti. Také dokáží měnit dostupnost fosfátů tvorbou kořenových exsudátů. Exsudáty mohou rozpouštět jiné zdroje fosforu nebo např. vyvazovat kationty Ca a tím zvyšovat dostupnost fosfátů, nebo mohou snižovat dostupnost tím, že váží fosfáty samy. Příjem fosfátů může snížit i příjem N ve formě NH_4^+ , kdy pH rhizosféry klesá (Hinsinger 2001). Výrazný vliv na příjem P v prostředí na něho chudém mají mykorhizní houby. V prostředí s dostatkem P se biomasa mykorhizních hub snižuje (Aerts a Chapin 1999).

Rostliny vrací živiny do půdy hlavně opadem, v menším množství exsudáty nebo vymýváním živin z ještě rostoucích listů deštěm. Z opadu vzniká velké množství rozpustného organického C (*dissolved organic carbon*, DOC), N (DON) a P (DOP), které se dostávají do organického horizontu a posléze i do minerálních horizontů. V opadu probíhá mineralizace, kdy anorganické látky tvoří další část znovu použitelných živin. Dominantní druhy rostlin ve vegetaci mají největší dopad na složení opadu. Pokud jeden druh tvoří opadu více, může změnit poměr živin v půdě ke svému prospěchu. Rostliny tvořící větší množství opadu mívají nižší poměr C:N a méně ligninu v listech. Jejich opad je tak rychleji rozložitelný a proto mohou zvýšit koncentraci N v půdě, což rostlinám tvořícím méně opadu nevyhovuje. Tyto

rostliny naopak mají vyšší poměr C:N, více ligninu a jejich listy se tak déle rozkládají (Berendse 1998; Qualls et al. 1991).

Pro dekompozici opadu je důležitá evapotranspirace stejně jako poměr živin. V tropech jsou pro dekompozici opadu důležité poměry lignin:N, lignin:P a C:P z důvodu nedostatku P v půdě. V jiných oblastech není obvykle poměr N:P tak vysoký jako v tropech, ale je zde hodně dekompozitorů, což přispívá ke zkrácení cyklu P a tím rychlejšímu využití rostlinami i toho malého množství P, které je dostupné (Aerts 1997). Dekompozitory se budu blíže zabývat v kapitole o biotické složce půdy.

3.1.2.3 Kořenové exsudáty

Rostliny vylučují do rhizosféry exsudáty, jež hrají důležitou roli v interakcích s dalšími rostlinami a podzemní biotou. Těmito látkami mohou být organické kyseliny, fenolické látky, proteiny, polysacharidy a další. Vylučování těchto látek může mít pro rostlinu pozitivní či negativní dopad. Pozitivní interakce mezi rostlinami navzájem v důsledku vylučování exsudátů jsou méně časté. Jedná se zde o odpuzování herbivorů exsudáty rostliny rostoucí v blízkosti rostliny jiné nebo lákání predátorů či parazitů proti herbivorům. Negativní interakcí mezi rostlinami navzájem je alelopatie, kdy rostliny exsudáty ovlivňují negativně růst jiných rostlin. Pozitivní i negativní efekt může být způsoben změnou dostupnosti živin vlivem exsudátů. Pozitivní interakcí s mikroorganismy je rozpoznání rostlinného hostitele symbionty díky kořenovým exsudátům. Následně mohou rostliny jinými exsudáty pomáhat v rychlejším růstu svým symbiontům. Také je možné přilákat bakterie pouze do rhizosféry a ony samy svými exsudáty pak zabraňují růstu jiných, patogenních, bakterií. Negativní interakcí je antibiotické působení exsudátů na mikroorganismy, což může být také považováno za alelopatické působení, a inhibice mikrobiálních signálů mezi sebou (Bais et al. 2006).

Z výše uvedených dějů bych se pozastavila u alelopatie. Při alelopatickém působení rostlina jednoho druhu produkcí chemických látek (fytotoxinů) potlačuje až zastavuje růst rostlin jiného druhu. V širším kontextu potlačuje růst čehokoliv, tedy i mikroorganismů. Ačkoliv zde mluvím o kořenových exsudátech, látky s alelopatickým působením se nachází kdekoliv v těle rostlin a mohou se tak do půdy dostat i s opadem, vymýváním opadu, nebo i vymýváním látek z rostlin při dešti (Rice 1979).

Kostrava (*Festuca idahoensis*) je dominantní rostlinou vegetace Palouse prairie v USA. Chrpa (*Centaurea maculosa*) introdukovaná z Eurasie ji začala vytlačovat. *C. maculosa* dokáže vytlačit v místě invaze všechny rostliny a růst v monokultuře. Ve skleníkovém pokusu chtěli Ridenour a Callaway (2001) dokázat, zda potlačení *F. idahoensis* je způsobeno alelopatickým působením exsudátů *C. maculosa* a to tím, že v části květináčů bylo přimícháno aktivní uhlí vázající kořenové exsudáty. Ukázalo se, že kořeny *F. idahoensis* dorůstaly kratších délek v přítomnosti *C. maculosa*, ať už byly v přímém kontaktu s jejími kořeny nebo ne. Ovšem kořeny *F. idahoensis* byly výrazně méně zpomalené v růstu při přidavku aktivního uhlí. To svědčí pro to, že při šíření *C. maculosa* je částečně využíváno alelopatie, ale nevysvětluje to celý úspěch invaze. Na této studii je tedy zároveň ukázáno, že invazní rostliny mohou působit na nativní rostliny alelopatickými látkami, což může přispívat k jejich úspěšnému šíření.

Jiným příkladem je alelopatické působení ořešáku (*Juglans nigra*). Zde je fytoxinem pouze jedna látka a to juglon, který je po zoxidování toxický. Do půdy se dostává kořenovými exsudáty, deštěm z listů a vymýváním opadu, byť exsudáty se do půdy dostává nejsnáze. Půda pod ořešáky je toxická pro část zemědělsky významných bylin i dřevin, proto je alelopatické působení ořešáku velmi zkoumané. Toxicita půdy navíc přetrvává ještě asi rok po přesazení nebo odumření *J. nigra* (Bertin et al. 2003).

3.2. Biotické složky půdy

Působení biotických složek v PSF shrnuje van der Putten et al. (2016) v podobě trojúhelníkového diagramu stojícího na špičce. V levém rohu jsou umístěni symbionti (mykorhizní houby, endofytické houby a bakterie, N- fixující bakterie a houby a bakterie v rhizosféře napomáhající růstu rostliny) napomáhající růstu, v pravém dekompozitoři (mikroorganismy rozkládající organickou hmotu) a ve spodním půdní nepřátelé (patogenní houby a bakterie, bezobratlí). Vevnitř trojúhelníku jsou umístěné rostliny. Jejich pozice je určena tím, jak silně na ně v součtu působí jednotlivé biotické složky. Rostliny zpětně ovlivňují sílu působení jednotlivých složek, čímž se posunují uvnitř diagramu. V trojúhelníku míří negativní PSF mezi rostlinou a biotou dolů a pozitivní PSF nahoru.

V této části práce se budu zabývat mikroorganismy. Různé typy mikroorganismů se mohou vyskytovat ve všech třech kategoriích zmíněného PSF-trojúhelníku. Na PSF se podílejí také další zástupci podzemní bioty jako prvoci, bezobratlí herbivoři jako například larvy hmyzu,

hlístice požírající mikroorganismy či žížaly rozkládající organickou hmotu, ale těmi se zde blíže zabývat nebudu (Ehrenfeld et al. 2005; van der Putten et al. 2016).

3.2.1. Houby

Rostliny a houby si mohou být navzájem prospěšné. Blízké soužití houby, jejíž hyfy kolonizují kořeny rostlin se nazývá mykorhizní symbióza. Houba pomáhá rostlinám s dodáváním živin v místech na ně chudých nebo hůře získatelných, rostlina posílá houbě asimiláty. Tento jev je v přírodě častý, většina rostlin žije v mykorhizní symbióze s houbami. Obvykle je toto soužití mutualistické, ale v některých případech může přecházet k parazitismu, ať z jedné nebo druhé strany (Gryndler et al. 2004). Wang a Qiu (2006) porovnávali 3617 suchozemských druhů rostlin. Někteří z forem mykorhizní symbiózy mělo 80 % druhů. U krytosemenných rostlin to bylo 85 % vybraných druhů, u nahosemenných všechny a navíc téměř všechny byly obligátně mykorhizní, u pteridofyt 52 % a u bryofyt 46 %. Některé druhy jsou schopné tvořit více typů mykorhiz, ale většina má jen jeden typ.

Mykorhizních symbióz je několik typů, které se rozlišují podle toho, jakým způsobem je kolonizován kořen hyfami hub. Hyfy kolonizují rhizodermis a primární kůru. Pokud se hyfy nachází pouze v mezibuněčných prostorech, jedná se o ektomykorhizní symbiózu (ECM). Pokud hyfy pronikají i do buněk, jedná se o endomykorhizní symbiózu. Endomykorhizních symbióz je několik typů – arbuskulární mykorhizní symbióza (AM), orchideoidní mykorhizní symbióza (OM) a erikoidní mykorhizní symbióza (EM). Tyto tři jmenované endomykorhizy se liší rozptěním hyf v mezibuněčném i buněčném prostoru. Ještě existují zvláštní typy mykorhizních symbióz, a to ektendomykorhizní, arbutoidní a monotropoidní, které mají znaky obou typů mykorhizních symbióz, endomykorhizní i ektomykorhizní (Gryndler et al. 2004). Dále se budu věnovat dvěma nejrozšířenějším typům mykorhiz – arbuskulární mykorhize a ektomykorhize, s důrazem na arbuskulární mykorhizu.

Nejstarším a nejrozšířenějším typem mykorhizy je arbuskulární mykorhiza. Rostliny tvoří symbiózu s houbami oddělení Glomeromycota, avšak ani ony ani houby obvykle nejsou specificky vyhraněné, s kým symbiózu tvoří. Tyto houby jsou obligátní biotrofové, tedy nedokáží dokončit vývojový cyklus bez hostitele. Rostliny pomáhají svými kořenovými exsudáty klíčení spor a růstu hyf. Hyfy hub prorůstají do kořene v mezibuněčných prostorech, poté se vtlačují do buňky a tvoří zde stromovitě rozvětvené útvary – arbuskuly (Parniske 2008). Ektomykorhiza je mladší a vznikla ve v evoluci několikrát. Hyfy se nachází pouze v mezibuněčných prostorech, kde tvoří Hartigovu síť a na povrchu kořene se vytváří hyfový

plášť. Houby tvořící tento typ mykorhizy patří do oddělení Basidiomycota, Ascomycota a Zygomycota a jsou specializovanějšími symbionty než AM houby. Jejich hostitely jsou stromy, převážně jehličnany, a keře (Gryndler et al. 2004).

V různých ekosystémech převažují jiné typy mykorhizy. Ektomykorhiza se vyskytuje v boreálních jehličnatých lesích a v temperátních lesích, velmi málo v tropických lesích. Erikoidní mykorhiza převažuje v arktické tundře. Arbuskulární mykorhiza se nachází v tropických lesích, temperátních stepích a pouštích, tropických savanách a pouštích. V mediteránu se vyskytují všechny tyto zmíněné mykorhizy (Read 1991). Orchideodní mykorhiza není častým typem, proto nepřevažuje v žádném biomu.

Druhovú diverzitu hub a rostlin v jednotlivých biomech je značně odlišná. Ve společenstvích, kde se vyskytují arbuskulárně mykorhizní houby (AMF) není druhová bohatost AMF veliká, ovšem u rostlin je to naopak. V případě ektomykorhizy je druhová bohatost hub velká, ale rostlin malá. AMF nejsou moc specializovanými symbionty a mohou proto podporovat mnoho druhů rostlin. Oproti tomu ektomykorhizní houby jsou specializovanější a více druhů hub podporuje stejný druh rostlin. Je ovšem problematické zjistit, zda druhová diverzita rostlin je podmíněna diverzitou hub nebo naopak, ovlivňují se navzájem. Houby a rostliny mají jiné nároky na vlastnosti půdy a klima. Je tedy možné, že čím více je rostlina odkázaná na svého symbionta v nepříznivých podmínkách, tím více je druhová diverzita rostlin podmíněna přítomností hub (Allen et al. 1995). S touto hypotézou částečně souhlasí pokus provedený van der Heijden et al. (1998), kdy byly simulovány podmínky vápenaté stepi a rostliny pěstovány s jedním druhem AMF nebo se všemi 4 druhy hub zároveň. Na každý druh houby reagovaly jednotlivé druhy rostlin různým zvýšením biomasy, u dominantní rostliny ovšem zůstávala podobná bez ohledu na druh houby a i v kombinaci se nezměnila. Největší změna nastávala u subdominantních druhů rostlin. V kontrolním společenstvu bez hub rostly AM rostliny méně, zatímco nemykorhizní rostliny měly větší biomasu. V experimentálním společenstvu to bylo naopak. Houby tedy mohou mít vliv na složení společenstva.

AM rostliny rostou na půdách, kde je poměrně velká dostupnost anorganického N, ale malá dostupnost P, který je proto limitující živinou. Rostliny tak přijímají dostatek N a poměr C:N v listech je nižší. Opad se pak rozkládá rychleji a organické hmoty je v půdě méně. N se mineralizuje z velké části na NO_3^- , ačkoliv NH_4^+ je také přítomný, a tím se zvyšuje pH. Vyšší pH vede ke snížení rozpustnosti fosfátů a dalšímu nedostatku P (Read 1991). AM je proto pro rostliny důležitá při příjmu P, uplatňuje se však i při příjmu N. V porovnání

s nemykorhizními rostlinami mají AM rostliny podobný příjem N kořeny samotnými a příjem pomocí mykorhizy je tak navíc. AMF pomáhají přijímat i další prvky, jako K, Ca, S, Zn a Cu, ale ne v takové míře. Oproti nemykorhizním rostlinám mohou houby snižovat příjem Mn, B rostlinou a někdy také už zmíněný Zn a Cu, u kterých záleží na koncentraci v půdě (Mäder et al. 2000; Marschner a Dell 1994). Zde je dobré připomenout, že Zn a Cu jsou ve větším množství pro rostliny toxické a houba tím, že tyto prvky zadrží, ale dál nepředá, rostlině pomáhá. Zadržování toxických prvků, nejen těchto dvou, pomocí AMF však není tak zřejmé jako u ektomykorhizy a erikoidní mykorhizy. AM by tedy do jisté míry mohla přispět k toleranci rostlin na toxicitu půdy a rozšiřování areálu oproti rostlinám nemykorhizním (Leyval et al. 1997).

AM rostlina přijímá živiny svými kořeny a pomocí hyf, V případě fosforu se to, čím bude P přijímán více, liší podle druhu houby, některé dokáží předat P více jiné méně, někdy je příjem P celý zastoupen houbou a rostlina ztrácí transportéry P v kořenech. V případě, že rostlina dostává P málo a vydá více asimilátů houbě, může být růst rostliny zpomalen. Rostlina toto ovšem umí korigovat a houbě, která dodává málo P, začne dodávat nazpět méně asimilátů. Při nižší dostupnosti P půdě se mycelium rozrůstá. Pokud se příjem živin zvýší např. dodáním zvenčí, mycelium se redukuje (Bever et al. 2009; Smith et al. 2003; Treseder 2004).

Příkladem stanoviště s výskytem AMF je step. Dostálek et al. (2013) sledovali na suché vápenité stepi chudé na fosfor změnu pokryvnosti vegetace - dominantní válečky (*Brachypodium pinnatum*), vzácné hvězdnice (*Aster amellus*), travin (*Bromus erectus*, *Carex flacca*) a jiných vytrvalých bylin po použití fungicidu. *B. pinnatum* je slabě mykorhizní, zatímco *A. amellus* silně. Po použití fungicidu pokryvnost *A. amellus* a některých dalších bylin poklesla, pokryvnost travin *B. pinnatum*, *B. erectus* a *C. flacca* vzrostla, některé druhy rostlin úplně vymizely. Rostliny silněji mykorhizní neměly dostatek živin a ve společenstvu se mohly stát dominantními druhy méně závislé na AMF. Složení rostlinného společenstva je tedy silně ovlivněno přítomností AMF.

Grogan a Chapin (2000) prováděli studii vlivu AMF na produktivitu rostlin na Kalifornské stepi. Z dřívějších pokusů s doplňováním živin se dalo usuzovat, že zde byla limitace dusíkem. V pokusu byl také přidán N, na což rostliny reagovaly nárůstem nadzemní biomasy. Zatímco po přidání P se nadzemní biomasa zmenšila, neboť nedostatek N se ještě prohloubil zvýšením P. Při přidání obou prvků biomasa také narostla, ale ne tolik jako u samostatného N. Po použití fungicidu se situace změnila, biomasa vzrostla po přidání N, P i N+P.

Pro rostlinu se stal limitujícím N i P, proto se dostavil nárůst biomasy i po přidání samostatného P. AMF tedy mohou prohlubovat limitaci N a nemusí být vždy pouze prospěšné.

AMF mohou mít ještě další uplatnění, kromě zvýšení příjmu živin rostlině. Newsham et al. (1995) inokulovali semenáčky jednoleté trávy mrvky (*Vulpia ciliata* spp. *ambigua*) AMF z rodu *Glomus*, patogenní houbou *Fusarium oxysporum* a kombinací obou hub. Tato tráva není limitovaná P, proto se na ní dají dobře zkoumat další efekty AMF. Při infekci *F. oxysporum* byla kořenová i nadzemní biomasa nejmenší. Množství biomasy rostlin inokulovanými AMF, kombinací hub a u kontrolní neinokulované skupiny bylo mnohem větší a hodnoty se navzájem tolik nelišily. Zároveň u rostlin, které byly inokulované pouze AMF a pak přesazené do prostředí stepi, byla nižší infekce nejen *Fusariem* z půdy, ale i jiných septálních hub. To by ukazovalo na to, že AMF zde není výhodná pro příjem P, ale na obranu proti patogenům. Vzhledem k tomu, že *Fusarium* je kosmopolitní patogen, je možné, že je pro rostliny výhodné být kolonizovány AMF bez ohledu na příjem živin. To by mohlo přispívat k větší konkurenceschopnosti rostlin.

Další výhodou AMF pro rostliny je jejich schopnost čerpat vodu. Querejeta et al. (2003a) porovnávali středomořský strom a keř, olivovník (*Olea europaea*) a řešetlák (*Rhamnus lycioides*), inokulované stejnou AMF *Glomus intraradices* při nízké a vysoké vlhkosti. Oba druhy rostlin v kontrolní neinokulované skupině se moc nelišily ve využití vody. Inokulovaný olivovník se od neinokulovaného lišil v období sucha, kdy bylo využití vody lepší u inokulovaného. U řešetláku to bylo naopak a lepší využití vody bylo ve vlhčím období. Vyšší kolonizaci kořenů AMF měly obě rostliny v období lepšího využití vody, tedy pravděpodobně bylo lepší využití vody způsobeno houbou. Využití vody se navíc u obou inokulovaných druhů rostlin odlišovalo více než u kontrol mezi sebou. Autoři vysvětlují toto rozdílné chování rozdílnou životní strategií. Olivovník je stálezelený dlouhověký strom a řešetlák je opadavý keř s mnohem kratší délkou života - olivovník musí být lépe přizpůsobený na období sucha.

Hyfy hub napojených na povrchové kořeny rostlin se také účastní hydraulického zdvihu, kdy rozvádí vodu nasátou hlubšími kořeny a vydávanou povrchovějšími kořeny (Querejeta et al. 2003b). Mycelium AMF, ale hlavně ECM hub je velmi rozsáhlé a tím se může voda dostat dál od rostliny, než pouze kořeny. To by mohlo pomoci s dodáváním vody vegetaci rostoucí v okolí stromu i houbám samotným v sušším období roku a v aridnějších oblastech.

Ektomykorhiza se vyskytuje v boreálních a temperátních lesích na kyselějších půdách. Houby mají vazbu se stromy, které mají vyšší poměr C:N a více polyfenolů. Mineralizace opadu je pomalejší a dusík se stává limitujícím prvkem a opad dále okyseluje půdu. Půda se dále vyvíjí podle toho, zda má podrost AM nebo EM. Okyselování půdy může vést k vyšší dostupnosti iontů kovů a rostliny jsou ohroženy jejich toxickými účinky, jež ovšem umí ECM houby vázat (Read 1991). Extraradikální mycelium může mít velkou rozlohu, čímž se může dostat lépe ke zdroji P i N. Pokud má rostlina nedostatek živin, může houba nárůstem mycelia jejich příjem urychlit. Při nedostatku N se zvětšuje biomasa intraradikálního i extraradikálního mycelia, zatímco při jeho nadbytku se snižuje. Při nedostatku P a dostatku N se také zvyšuje biomasa mycelia, působení nedostatku P je silnější. Dusík umí ECM houby přijímat ve formě organické a NH_4^+ , jen v malé míře jako NO_3^- . Houby samozřejmě přijímají i P, hyfy dokáží erodovat minerály pomocí kyselin a tak může být fosfát přijímán i z hůře dostupných zdrojů oproti nemykorhizním rostlinám. Také erikoidní mykorhiza se uplatňuje při příjmu P i N jako organického N a NH_4^+ (Marschner a Dell 1994; Wallander 2000; Wallander a Nylund 1992).

Bennett et al. (2017) porovnával vazbu mezi AM, ECM a diverzitou rostlin v temperátním lese. Temperátní lesy mají limitující živinou dusík a ECM houby ho umí lépe čerpat. Nicméně ve studii se tento vliv neověřil, ale autoři ho úplně nezamítají. Ve studii se ovšem ukázalo, že semenáčky rostlin asociované s AMF mají mnohem více lézí na kořincích, když jsou pěstovány v půdě obsahující AMF než v půdě obsahující ECM houby. U semenáčků rostlin asociovaných s ECM houbami přitom bylo poškození v půdě s EMC houbami menší než v půdě s AMF. U semenáčků rostlin asociovaných s ECM houbami nehrálo při množství poškození kořínků roli, jak daleko rostou od mateřského stromu, zatímco u rostlin asociovaných s AMF bylo poškození větší, čím byly stromu blíže. Je zde tedy představa, že ECM houby omezují působení patogenů okolo mateřského stromu a rostliny s nimi asociované mají výhodu, že v blízkosti mateřského stromu zahyne menší množství semenáčků. Ve srovnání těchto dvou typů mykorhiz pak tvoří AMF negativní intraspecifický PSF, zatímco ECM houby pozitivní. Díky tomu se může stát, že ačkoliv je jinak poměr stromů s AM a ECM v lese vyrovnaný nebo i převládají rostliny s AM, tak časem lokálně začnou dominovat rostliny s ECM díky vyššímu množství vyrostlých semenáčků a diverzita vegetace se na daném stanovišti sníží.

Některé druhy hub patří mezi půdní patogeny. Příkladem může být už výše zmíněné *Fusarium*. V mnoha studiích jsou popisovány půdní patogeny bez rozlišení o jaké

mikroorganismy se jedná. Obecně patogeny způsobují negativní vazbu. Jedná se především o negativní intraspecifický PSF, neboť interspecificky mohou působit i pozitivně, pokud je jeden druh rostliny poškozován do té míry, že druhý rostlinný druh z toho má užitek. Druhý druh může být tolerantnější na patogeny, nebo na něj působí jiné, slabší, či je působení patogenů vyváženo např. mykorhizními houbami jako v příkladu s *Fusarium* (Bever 2003).

Jiným příkladem působení patogenů je pokus se stepními druhy rostlin – vytrvalou trávou *Andropogon gerardii* a jednoletou rostlinou z čeledi Fabaceae *Chamaecrista fasciculata*. Rostliny byly pěstované každá ve své půdě nesterilní i tepelně sterilizované a v půdě druhého druhu nesterilní i sterilní. *A. gerardii* nejlépe rostl ve své sterilní půdě a nejhůře v nesterilní půdě druhého druhu. *C. fasciculata* rostla lépe ve vlastní půdě a hůře v cizí, bez ohledu na sterilizaci. Houby byly identifikovány, u *A. gerardii* byly houby specifičtější a nacházely se u něj i mykorhizní houby. I po smíchání půd vykazoval *A. gerardii* známky toho, že na něj působí patogeny druhého druhu silněji a efekt mykorhizních hub nebyl tak silný, aby působení vyrovnal. U *C. fasciculata* by se mohly jakožto u rostliny z čeledi Fabaceae uplatňovat také N- fixující bakterie a proto roste lépe ve své půdě. Zde se tedy projevuje negativní interspecifický PSF způsobený patogeny u *A. gerardii*, zatímco *C. fasciculata* má pozitivní intraspecifický PSF (Holah a Alexander 1999).

Poslední skupinou, v které se houby nacházejí jsou dekompozitoři. Při dekompozici čerstvého opadu i dále organické hmoty se účastní houby, bakterie, prvoci a bezobratlí, např. žížaly, hlístice, členovci. To, jak snadno bude opad rozložitelný, záleží na složení opadu, zda jsou tam listy snadno rozložitelné (nižší C:N, méně ligninu) nebo hůře. Dále záleží na pH půdy, teplotě a srážkách, světle a druhovém složení bioty. Opad se snadněji rozkládá pod rostlinou, z které pochází, než na jiném místě protože je na daném místě přizpůsobená biota. Tato biota pak umí listy lépe rozkládat i využívat živiny z těchto listů (Ayres et al. 2009). Z lepšího stupně rozkladu pak může těžit nadzemní i podzemní biota, neboť má větší přísun živin. Na cizím místě naopak cizí opad může společenstvo narušit, protože při nedostatku vhodných rozkladačů je živin nedostatek a také může být změněno pH půdy, což opět narušuje místní společenstvo. Ve studii Ingham et al. (1989) houby převažovaly ve společenstvu dekompozitorů v lese, zatímco ve stepi a na louce převažovaly bakterie. Složení dekompozitorů bylo následováno složením konzumentů bakterií a hub. Podle převahy dekompozitorů, byl v lese N uvolněný hlavně v podobě NH_4^+ , zatímco na louce bylo více NO_3^- ; ve stepi se uvolňovaly oba v podobném množství. Zde by se tedy dalo mluvit o PSF, kdy

složení opadu ovlivňuje složení dekompozitorů, dekompozitoři pak mineralizují N více v určité podobě a rostliny mají zpětně preferenci v jaké ho přijímají.

3.2.2. Bakterie

Do skupiny symbiontů patří N-fixující bakterie. Tyto bakterie, převážně z rodu *Rhizobium*, tvoří hlízky na kořenech rostlin ze skupiny Fabales, Fagales, Rosales a Cucurbitales. Dusík fixující je také aktinomyceta *Frankia* (Svistoonoff et al. 2013). Dusík fixují také volně žijící bakterie, které se nachází v půdě, opadu i v koruně stromů, přičemž se mění jejich druhové složení podle místa výskytu (Reed et al. 2008). Některé z volně žijících bakterií mohou mít poměrně těsný vztah s kořeny rostlin. Bakterie mají afinitu k některým kořenovým exsudátům a žijí pak v rhizosféře, na povrchu kořene i uvnitř buněk kořene, ale hlízky se nevytváří. Tyto bakterie pak dodávají N rostlině, která tak nemusí hledat zdroj N ve větší vzdálenosti, a berou si uhlíkaté látky z kořenových exsudátů nebo z buněk. Mohou také podporovat růst rostliny vypouštěním hormonů, které zvyšují příjem živin. Všechny N-fixující bakterie přeměňují vzdušný N_2 na NH_3 a poté NH_4^+ (Steenhoudt a Vanderleyden 2000). Symbiotické bakterie čerpají od rostliny uhlíkaté látky a poskytují N. Pokud nedodávají dostatečné množství N, může rostlina výdej asimilátů do hlízky omezit (Kiers et al. 2003).

V pokusu simulujícím stepní podmínky (dune grassland) byl zkoumán vliv N-fixujících symbiotických bakterií na rostlinné společenstvo. Ve společenstvu se nacházely druhy rostlin z čeledi Fabaceae, trávy a byliny z ostatních čeledí. V půdě inokulované bakteriemi z rodu *Rhizobium* zvýšily N-fixující rostliny (rostliny mající N-fixující bakterie) nadzemní biomasu a koncentraci N v nadzemní biomase, zatímco na ostatní rostliny to vliv nemělo. V dlouhodobém experimentu žily N-fixující rostliny výrazně déle než v kontrolní skupině, což může mít vliv na fungování společenstva. N-fixující a N-nefixující rostliny si také rozdělily zdroje N, kdy první skupina využívala převážně vzdušný N místo anorganického N v půdě (Van Der Heijden et al. 2006). Ve studii Høgh-Jensen a Schjoerring (2000) osázely pole stepní směsí a pozorovaly, že N může být transportován mezi N-fixujícími a N-nefixujícími rostlinami a to oběma směry. Jedním z možných vysvětlení tohoto jevu je propojení hyfami. Toto bylo pozorováno na sóje (*Glycine max*) a kukuřici (*Zea mays*), kdy jiné spojení než hyfami nebylo umožněno (Bethlenfalvay et al. 1991).

Bakterie jsou také patogeny a dekompozitory. Patogenně působí na stejném principu negativního PSF jako houby. Bakterie nebývají častými půdními patogeny, většinou převažují houby, protože velká část bakterií nesporuluje a tak nemůže v půdě přežít. Bakterie pak

mohou žít spíše v tkáních a způsobovat infekce. Pro funkci bakterií jako dekompozitorů platí něco podobného, a to že houby jsou častějšími dekompozitory než bakterie (Raaijmakers et al. 2009). Častější výskyt hub v lese jako dekompozitorů, by mohl být vysvětlený tím, že houby jsou častějšími dekompozitory celulózy a ligninu než bakterie. Zatímco houby dokáží štěpit celulózu v opadu aerobně a toto dokáže jen málo bakterií, tak bakterie štěpí celulózu anaerobně, což neumí mnoho hub. Vzhledem k tomu, že se funkce částečně překrývají, je možné, že spolu houby a bakterie o celulózu soutěží. V případě ligninu jsou mnohem lepšími rozkladači houby než bakterie. Bakterie ovšem výrazně přispívají k rozkladu kořenových exsudátů (Boer et al. 2005). Dále je významnou úlohou bakterií nitrifikace (Ingham et al. 1989). Tato úloha je velmi důležitá, neboť se účastní koloběhu N, který je pro rostliny důležitý a často limitující živinou. Některé bakterie žijící volně v půdě ale i v rhizosféře dokáží rozpouštět fosfáty a podporují tak také růst rostlin (Rodríguez a Fraga 1999). Jak už bylo výše zmíněné, společenstvo rozkladačů je přizpůsobeno na vlastnosti opadu místní vegetace. Bakterie se tak účastní koloběhu živin mezi půdou a rostlinou daného místa a tím přispívají k intra- a interspecifickému PSF.

4. Navazující diplomová práce

V navazující diplomové práci se budu zkoumat vliv půdních složek na rostliny a zpětnému ovlivnění těchto složek půdy rostlinami.

Hlavními otázkami bude:

- 1) Způsobují rostliny změny ve vlastnostech abiotické a biotické složky?
- 2) Pokud působí změny, jaké jsou to změny?
- 3) Projevuje se změna půdních vlastností na interakci rostlin a půdy v takto ovlivněné půdě?

Tyto změny budu zkoumat na dvojicích druhů rostlin, z nichž jeden druh je nativní a druhý invazní. Nativní druhy jsou v porostu dominantní, aby mohly být porovnány s invazními druhy, které mohou vytvořit také dominantní porost. Z toho plyne poslední otázka:

- 4) Liší se nativní a invazní druhy rostlin mezi sebou v působení na půdu?

Pokus má dvě fáze – kultivační a feedbackovou. Před první fází se odeberou vzorky půdy na chemickou analýzu (pH, N, P, K, Ca, Mg), určení obsahu mastných kyselin (PLFA a NLFA) a na studium MPN (přítomnost hub v různém ředění nesterilního inokulátu ve sterilní půdě) a MIP (kolonizace kořenů AMF v procentech). Poté bude půda v polovině nádob kultivována rostlinami, druhá polovina zůstane nekultivovaná. Po skončení této fáze budou opět odebrány vzorky půdy od každého druhu rostliny na chemickou analýzu a určení obsahu mastných kyselin. Z půdy od každého druhu rostliny a z půdy nekultivované budou odebrány vzorky. U těchto vzorků se budou hodnotit stejné vlastnosti a opět část půdy se odebere na studium MPN a MIP. U pokusných rostlin bude hodnoceno procento kolonizace kořínků houbami. MPN a MIP se bude stanovovat na kořenech kukuřice.

V druhé fázi se zasadí stejné druhy rostlin do půdy kultivované a nekultivované. V každém typu půdy bude 6 variant, které pokryjí rozlišení vlivu abiotické složky, a u biotické odliší vliv hub od bakterií. U těchto rostlin bude opět hodnoceno procento kolonizace kořenů. Hodnocení vlastností rostlin nebude mou náplní práce a tato data převezmu ze souběžně probíhající práce.

5. Závěr

Zpětnovazebné interakce mezi rostlinami a půdou hrají v přírodě velkou roli. Zpětnovazebných interakcí se účastní všechny abiotické i biotické složky půdy a rostliny v dané půdě žijící (Bezemer et al. 2006). Zpětnovazebné interakce mezi rostlinou a půdou jsou proto důležitým dějem při utváření rostlinného společenstva tím, že rostliny ovlivňují své okolí, a tyto zpětnovazebné interakce pak nabývají na významu i v rámci celého ekosystému.

Jednotlivé složky půdy působí ve vzájemné součinnosti. Půda má původ v matečné hornině, která podmiňuje její fyzikální a chemické vlastnosti. Na formování půdy se podílí půdní i nadzemní biota, které vyhovují určité půdní podmínky, ale zároveň tyto podmínky svou přítomností a působením dále mění (Jastrow a Miller 1991). Rostliny tak nehrají pouze roli konzumenta živin a vody, ale aktivně mění abiotické faktory půdy a interagují s půdní biotou. Tím mění každá jednotlivá rostlina životní podmínky nejen sobě, ale i všem rostlinám a podzemní biotě ve svém okolí.

Nejdůležitějšími abiotickými vlastnostmi půdy ovlivňujícími PSF jsou její struktura, vlhkost, teplota, pH a dostupnost živin. Struktura půdy určuje množství vody a živin, voda zpětně formuje strukturu. Teplota půdy ovlivňuje strukturu a také množství živin, neboť mineralizace živin závisí na teplotě. Hodnota pH je daná půdním typem a tím i její strukturou. Zároveň pH ovlivňuje dostupnost živin. Živiny uvolněné při dekompozici ovlivňují zpětně pH. Všechny tyto faktory mají vliv na biotickou složku půdy mezi kterou mají velkou úlohu půdní mikroorganismy. Mikroorganismy žijící v půdních pórech, daných strukturou půdy, potřebují ke svému životu vodu, živiny, přiměřenou teplotu a pH. Mikroorganismy se podílí zpětně na formování struktury půdy a jako dekompozitoři ovlivňují pH mineralizací a uvolňováním živin z organických látek ať už z opadu nebo mrtvých těl půdní a nadzemní bioty.

Rostliny potřebují k životu určité abiotické vlastnosti a spolupracují s půdní biotou. Půdní biota může mít na rostliny pozitivní i negativní vliv. Rostlinu ovlivňují symbionti a patogeni, kteří interagují také spolu navzájem. Rostlina ovlivňuje podmínky k jejich životu příjmem živin a vody, tvorbou opadu, z kterého se uvolňují živiny a mění pH půdy nebo vylučováním chemických látek kořeny, které ovlivňují půdní biotu i jiné rostliny.

PSF je tedy složitě provázaný proces, kde má každý účastník se faktor svojí úlohu a ovlivňuje všechny ostatní faktory a tím zpětně sebe.

6. Seznam použité literatury

AERTS, Rien, 1997. Climate, Leaf Litter Chemistry and Leaf Litter Decomposition in Terrestrial Ecosystems: A Triangular Relationship. *Oikos* [online]. **79**(3), 439–449. ISSN 0030-1299. Dostupné z: doi:10.2307/3546886

AERTS, R. a F. S. CHAPIN, 1999. The Mineral Nutrition of Wild Plants Revisited: A Re-evaluation of Processes and Patterns. *Advances in Ecological Research* [online]. **30**, 1–67. ISSN 0065-2504. Dostupné z: doi:10.1016/S0065-2504(08)60016-1

ALEXANDER, K. G. a M. H. MILLER, 1991. The effect of soil aggregate size on early growth and shoot-root ratio of maize (*Zea mays* L.). *Plant and Soil* [online]. **138**(2), 189–194. ISSN 0032-079X, 1573-5036. Dostupné z: doi:10.1007/BF00012245

ALLEN, Edith B., Michael F. ALLEN, Dot J. HELM, James M. TRAPPE, Randy MOLINA a Emmanuel RINCON, 1995. Patterns and regulation of mycorrhizal plant and fungal diversity. *Plant and Soil* [online]. **170**(1), 47–62. ISSN 0032-079X, 1573-5036. Dostupné z: doi:10.1007/BF02183054

AL-KARAKI, Ghazi, B. MCMICHAEL a John ZAK, 2004. Field response of wheat to arbuscular mycorrhizal fungi and drought stress. *Mycorrhiza* [online]. **14**(4), 263–269. ISSN 0940-6360, 1432-1890. Dostupné z: doi:10.1007/s00572-003-0265-2

AYRES, Edward, Heidi STELTZER, Breana L. SIMMONS, Rodney T. SIMPSON, J. Megan STEINWEG, Matthew D. WALLENSTEIN, Nate MELLOR, William J. PARTON, John C. MOORE a Diana H. WALL, 2009. Home-field advantage accelerates leaf litter decomposition in forests. *Soil Biology and Biochemistry* [online]. **41**(3), 606–610. ISSN 0038-0717. Dostupné z: doi:10.1016/j.soilbio.2008.12.022

BAIS, Harsh P., Tiffany L. WEIR, Laura G. PERRY, Simon GILROY a Jorge M. VIVANCO, 2006. The Role of Root Exudates in Rhizosphere Interactions with Plants and Other Organisms. *Annual Review of Plant Biology* [online]. **57**(1), 233–266. Dostupné z: doi:10.1146/annurev.arplant.57.032905.105159

BELSKY, A. Joy, 1994. Influences of Trees on Savanna Productivity: Tests of Shade, Nutrients, and Tree-Grass Competition. *Ecology* [online]. **75**(4), 922–932. ISSN 0012-9658. Dostupné z: doi:10.2307/1939416

BENGOUGH, A. G., C. CROSER a J. PRITCHARD, 1997. A biophysical analysis of root growth under mechanical stress. *Plant and Soil* [online]. **189**(1), 155–164. ISSN 0032-079X, 1573-5036. Dostupné z: doi:10.1023/A:1004240706284

BENNETT, Jonathan A., Hafiz MAHERALI, Kurt O. REINHART, Ylva LEKBERG, Miranda M. HART a John KLIRONOMOS, 2017. Plant-soil feedbacks and mycorrhizal type influence temperate forest population dynamics. *Science* [online]. **355**(6321), 181–184. ISSN 0036-8075, 1095-9203. Dostupné z: doi:10.1126/science.aai8212

- BERENDSE, Frank, 1998. Effects of Dominant Plant Species on Soils during Succession in Nutrient-poor Ecosystems. *Biogeochemistry* [online]. **42**(1–2), 73–88. ISSN 0168-2563, 1573-515X. Dostupné z: doi:10.1023/A:1005935823525
- BERTIN, Cecile, Xiaohan YANG a Leslie A. WESTON, 2003. The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere. *Plant and Soil* [online]. **256**(1), 67–83. ISSN 0032-079X, 1573-5036. Dostupné z: doi:10.1023/A:1026290508166
- BETHLENFALVAY, Gabor J., Maria G. REYES-SOLIS, Susan B. CAMEL a Ronald FERRERA-CERRATO, 1991. Nutrient transfer between the root zones of soybean and maize plants connected by a common mycorrhizal mycelium. *Physiologia Plantarum* [online]. **82**(3), 423–432. ISSN 1399-3054. Dostupné z: doi:10.1111/j.1399-3054.1991.tb02928.x
- BEVER, James D., 1994. Feedback Between Plants and Their Soil Community in an Old Field Community. *Ecology* [online]. **75**(7), 1965–1977. Dostupné z: doi:10.2307/1941601
- BEVER, James D., 2003. Soil community feedback and the coexistence of competitors: conceptual frameworks and empirical tests. *New Phytologist* [online]. **157**(3), 465–473. ISSN 1469-8137. Dostupné z: doi:10.1046/j.1469-8137.2003.00714.x
- BEVER, James D., Sarah C. RICHARDSON, Brandy M. LAWRENCE, Jonathan HOLMES a Maxine WATSON, 2009. Preferential allocation to beneficial symbiont with spatial structure maintains mycorrhizal mutualism. *Ecology Letters* [online]. **12**(1), 13–21. ISSN 1461-0248. Dostupné z: doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01254.x
- BEVER, James D., Kristi M. WESTOVER, a Janis ANTONOVICS, 1997. Incorporating the Soil Community into Plant Population Dynamics: The Utility of the Feedback Approach. *Journal of Ecology* [online]. **85**(5), 561–573. ISSN 0022-0477. Dostupné z: doi:10.2307/2960528
- BEZEMER, T. Martijn, Clare S. LAWSON, Katarina HEDLUND, Andrew R. EDWARDS, Alex J. BROOK, José M. IGUAL, Simon R. MORTIMER a Wim 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* [online]. **94**(5), 893–904. ISSN 1365-2745. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-2745.2006.01158.x
- BOER, Wietse de, Larissa B. FOLMAN, Richard C. SUMMERBELL a Lynne BODDY, 2005. Living in a fungal world: impact of fungi on soil bacterial niche development. *FEMS Microbiology Reviews* [online]. **29**(4), 795–811. ISSN 0168-6445. Dostupné z: doi:10.1016/j.femsre.2004.11.005
- BREEMEN, N. van, J. MULDER a C. T. DRISCOLL, 1983. Acidification and alkalization of soils. *Plant and Soil* [online]. **75**(3), 283–308. ISSN 0032-079X, 1573-5036. Dostupné z: doi:10.1007/BF02369968
- BURGESS, Stephen S. O., Mark A. ADAMS, Neil C. TURNER a Chin K. ONG, 1998. The redistribution of soil water by tree root systems. *Oecologia* [online]. **115**(3), 306–311. ISSN 0029-8549, 1432-1939. Dostupné z: doi:10.1007/s004420050521

CORTOIS, Roeland, Thomas SCHRÖDER-GEORGI, Alexandra WEIGELT, Wim H. VAN DER PUTTEN a Gerlinde B. DE DEYN, 2016. Plant–soil feedbacks: role of plant functional group and plant traits. *Journal of Ecology* [online]. **104**(6), 1608–1617. ISSN 1365-2745. Dostupné z: doi:10.1111/1365-2745.12643

DAVIDSON, Eric A., Louis V. VERCHOT, J. Henrique CATTÂNIO, Ilse L. ACKERMAN a J. E. M. CARVALHO, 2000. Effects of soil water content on soil respiration in forests and cattle pastures of eastern Amazonia. *Biogeochemistry* [online]. **48**(1), 53–69. ISSN 0168-2563, 1573-515X. Dostupné z: doi:10.1023/A:1006204113917

DAWSON, Todd E., 1993. Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia* [online]. **95**(4), 565–574. ISSN 0029-8549, 1432-1939. Dostupné z: doi:10.1007/BF00317442

D'ODORICO, Paolo, Kelly CAYLOR, Gregory S. OKIN a Todd M. SCANLON, 2007. On soil moisture–vegetation feedbacks and their possible effects on the dynamics of dryland ecosystems. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* [online]. **112**(G4), G04010. ISSN 2156-2202. Dostupné z: doi:10.1029/2006JG000379

DOSTÁLEK, Tomáš, Hana PÁNKOVÁ, Zuzana MÜNZBERGOVÁ a Jana RYDLOVÁ, 2013. The effect of AMF suppression on plant species composition in a nutrient-poor dry grassland., The Effect of AMF Suppression on Plant Species Composition in a Nutrient-Poor Dry Grassland. *PLoS ONE* [online]. **8**, **8**(11, 11), e80535–e80535. ISSN 1932-6203. Dostupné z: doi:10.1371/journal.pone.0080535, 10.1371/journal.pone.0080535

EDWARDS, A. P. a J. M. BREMNER, 1967. Microaggregates in Soils. *Journal of Soil Science* [online]. **18**(1), 64–73. ISSN 1365-2389. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-2389.1967.tb01488.x

EDWARDS, Kate A., Jennifer MCCULLOCH, G. PETER KERSHAW a Robert L. JEFFERIES, 2006. Soil microbial and nutrient dynamics in a wet Arctic sedge meadow in late winter and early spring. *Soil Biology and Biochemistry* [online]. **38**(9), 2843–2851. ISSN 0038-0717. Dostupné z: doi:10.1016/j.soilbio.2006.04.042

EHRENFELD, Joan G., Beth RAVIT a Kenneth ELGERSMA, 2005. Feedback in the Plant-Soil System. *Annual Review of Environment and Resources* [online]. **30**(1), 75–115. Dostupné z: doi:10.1146/annurev.energy.30.050504.144212

FALKENGREN-GRERUP, Ursula, 1995. Interspecies differences in the preference of ammonium and nitrate in vascular plants. *Oecologia* [online]. **102**(3), 305–311. ISSN 0029-8549, 1432-1939. Dostupné z: doi:10.1007/BF00329797

FIERER, Noah a Robert B. JACKSON, 2006. The diversity and biogeography of soil bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* [online]. **103**(3), 626–631. ISSN 0027-8424, 1091-6490. Dostupné z: doi:10.1073/pnas.0507535103

FINZI, Adrien C., Charles D. CANHAM a Nico VAN BREEMEN, 1998. Canopy Tree-Soil Interactions within Temperate Forests: Species Effects on pH and Cations. *Ecological Applications* [online]. **8**(2), 447–454. ISSN 1051-0761. Dostupné z: doi:10.2307/2641084

FROSTEGÅRD, A. a E. BÅÅTH, 1996. The use of phospholipid fatty acid analysis to estimate bacterial and fungal biomass in soil. *Biology and Fertility of Soils* [online]. **22**(1–2), 59–65. ISSN 0178-2762, 1432-0789. Dostupné z: doi:10.1007/BF00384433

GROGAN, P. a F. S. CHAPIN, 2000. Nitrogen limitation of production in a Californian annual grassland: The contribution of arbuscularmycorrhizae. *Biogeochemistry* [online]. **49**(1), 37–51. ISSN 0168-2563, 1573-515X. Dostupné z: doi:10.1023/A:1006282803693

GRYNDLER, Milan, Milan BALÁŽ, Hana HRŠLOVÁ, Jan JANSKA a Miroslav VOSÁTKA, 2004. *Mykorrhizní symbióza, O soužití hub s kořeny rostlin*. Praha: Academia. ISBN 80-200-1240-0.

HARRISON, Kathryn A. a Richard D. BARDGETT, 2010. Influence of plant species and soil conditions on plant–soil feedback in mixed grassland communities. *Journal of Ecology* [online]. **98**(2), 384–395. ISSN 1365-2745. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-2745.2009.01614.x

HENDRIKS, Marloes, Liesje MOMMER, Hannie DE CALUWE, Annemiek E. SMIT-TIEKSTRA, Wim H. VAN DER PUTTEN a Hans DE KROON, 2013. Independent variations of plant and soil mixtures reveal soil feedback effects on plant community overyielding. *Journal of Ecology* [online]. **101**(2), 287–297. ISSN 1365-2745. Dostupné z: doi:10.1111/1365-2745.12032

HINSINGER, Philippe, 2001. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. *Plant and Soil* [online]. **237**(2), 173–195. ISSN 0032-079X, 1573-5036. Dostupné z: doi:10.1023/A:1013351617532

HINSINGER, Philippe, Claude PLASSARD, Caixian TANG a Benoît JAILLARD, 2003. Origins of root-mediated pH changes in the rhizosphere and their responses to environmental constraints: A review. *Plant and Soil* [online]. **248**(1–2), 43–59. ISSN 0032-079X, 1573-5036. Dostupné z: doi:10.1023/A:1022371130939

HØGH-JENSEN, Henning a Jan K. SCHJOERRING, 2000. Below-ground nitrogen transfer between different grassland species: Direct quantification by ¹⁵N leaf feeding compared with indirect dilution of soil ¹⁵N. *Plant and Soil* [online]. **227**(1–2), 171–183. ISSN 0032-079X, 1573-5036. Dostupné z: doi:10.1023/A:1026535401773

HOLAH, Jenny C. a Helen M. ALEXANDER, 1999. Soil pathogenic fungi have the potential to affect the co-existence of two tallgrass prairie species. *Journal of Ecology* [online]. **87**(4), 598–608. ISSN 1365-2745. Dostupné z: doi:10.1046/j.1365-2745.1999.00383.x

HRYNKIEWICZ, Katarzyna, Christel BAUM a Peter LEINWEBER, 2009. Mycorrhizal community structure, microbial biomass P and phosphatase activities under *Salix polaris* as influenced by nutrient availability. *European Journal of Soil Biology* [online]. **45**(2), 168–175. ISSN 1164-5563. Dostupné z: doi:10.1016/j.ejsobi.2008.09.008

CHAPIN, F. S. Iii, G. R. SHAVER, A. E. GIBLIN, K. J. NADELHOFFER a J. A. LAUNDRE, 1995. Responses of Arctic Tundra to Experimental and Observed Changes in Climate. *Ecology* [online]. **76**(3) [vid. 2017-08-12]. Dostupné z: <https://www.osti.gov/scitech/biblio/75828>

CHRISTENSEN, Bent T., 2001. Physical fractionation of soil and structural and functional complexity in organic matter turnover. *European Journal of Soil Science* [online]. **52**(3), 345–353. ISSN 1365-2389. Dostupné z: doi:10.1046/j.1365-2389.2001.00417.x

INGHAM, E. R., D. C. COLEMAN a J. C. MOORE, 1989. An analysis of food-web structure and function in a shortgrass prairie, a mountain meadow, and a lodgepole pine forest. *Biology and Fertility of Soils* [online]. **8**(1), 29–37. ISSN 0178-2762, 1432-0789. Dostupné z: doi:10.1007/BF00260513

JASTROW, Julie D. a R. Michael MILLER, 1991. Methods for assessing the effects of biota on soil structure. *Agriculture, Ecosystems & Environment* [online]. **34**(1), Proceedings of the International Workshop on Modern Techniques in Soil Ecology Relevant to Organic Matter Breakdown, Nutrient Cycling and Soil Biological Processes, 279–303. ISSN 0167-8809. Dostupné z: doi:10.1016/0167-8809(91)90115-E

KIEM, R. a E. KANDELER, 1997. Stabilization of aggregates by the microbial biomass as affected by soil texture and type. *Applied Soil Ecology* [online]. **5**(3), 221–230. ISSN 0929-1393. Dostupné z: doi:10.1016/S0929-1393(96)00132-1

KIERS, E. Toby, Robert A. ROUSSEAU, Stuart A. WEST a R. Ford DENISON, 2003. Host sanctions and the legume–rhizobium mutualism. *Nature* [online]. **425**(6953), 78–81. ISSN 0028-0836. Dostupné z: doi:10.1038/nature01931

KIRKBY, Ernest A. a Alistair H. KNIGHT, 1977. Influence of the Level of Nitrate Nutrition on Ion Uptake and Assimilation, Organic Acid Accumulation, and Cation-Anion Balance in Whole Tomato Plants. *Plant Physiology* [online]. **60**(3), 349–353. ISSN 0032-0889, 1532-2548. Dostupné z: doi:10.1104/pp.60.3.349

KLIRONOMOS, John N., 2002. Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. *Nature* [online]. **417**(6884), 67–70. ISSN 0028-0836. Dostupné z: doi:10.1038/417067a

KOERSELMAN, Willem a Arthur F. M. MEULEMAN, 1996. The Vegetation N:P Ratio: a New Tool to Detect the Nature of Nutrient Limitation. *Journal of Applied Ecology* [online]. **33**(6), 1441–1450. ISSN 0021-8901. Dostupné z: doi:10.2307/2404783

LEAKE, J. R. a D. J. READ, 1990. The effects of phenolic compounds on nitrogen mobilisation by ericoid mycorrhizal systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* [online]. **29**(1), Ecological and Applied Aspects of Ecto- and Endomycorrhizal Associations, 225–236. ISSN 0167-8809. Dostupné z: doi:10.1016/0167-8809(90)90281-H

LOGANATHAN, Paripurnanda, 1987. *Soil quality considerations in the selection of sites for aquaculture* [online] [vid. 2017-07-21]. Dostupné z: <http://www.fao.org/3/contents/8e585b48-fb3e-5d1a-8786-0f802540cb47/AC172E00.htm>

MÄDER, P., H. VIERHEILIG, R. STREITWOLF-ENGEL, T. BOLLER, B. FREY, P. CHRISTIE a A. WIEMKEN, 2000. Transport of ¹⁵N from a soil compartment separated by a

polytetrafluoroethylene membrane to plant roots via the hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* [online]. **146**(1), 155–161. ISSN 1469-8137. Dostupné z: doi:10.1046/j.1469-8137.2000.00615.x

MARSCHNER, H. a B. DELL, 1994. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil* [online]. **159**(1), 89–102. ISSN 0032-079X, 1573-5036. Dostupné z: doi:10.1007/BF00000098

MARSCHNER, H., V. RÖMHELD a H. OSSENBERG-NEUHAUS, 1982. Rapid Method for Measuring Changes in pH and Reducing Processes Along Roots of Intact Plants. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie* [online]. **105**(5), 407–416. ISSN 0044-328X. Dostupné z: doi:10.1016/S0044-328X(82)80038-X

MASLE, J. a J. B. PASSIOURA, 1987. The effect of soil strength on the growth of young wheat plants. *Australian journal of plant physiology* [online]. **14**(6), 643–656. ISSN 0310-7841. Dostupné z: doi:10.1071/PP9870643

NEWSHAM, K. K., A. H. FITTER a A. R. WATKINSON, 1995. Arbuscular Mycorrhiza Protect an Annual Grass from Root Pathogenic Fungi in the Field. *Journal of Ecology* [online]. **83**(6), 991–1000. ISSN 0022-0477. Dostupné z: doi:10.2307/2261180

NORDIN, Annika, Peter HÖGBERG a Torgny NÄSHOLM, 2001. Soil nitrogen form and plant nitrogen uptake along a boreal forest productivity gradient. *Oecologia* [online]. **129**(1), 125–132. ISSN 0029-8549, 1432-1939. Dostupné z: doi:10.1007/s004420100698

NORTHUP, Robert R., Randy A. DAHLGREN a Zengshou YU, 1995. Intraspecific variation of conifer phenolic concentration on a marine terrace soil acidity gradient; a new interpretation. *Plant and Soil* [online]. **171**(2), 255–262. ISSN 0032-079X, 1573-5036. Dostupné z: doi:10.1007/BF00010279

OADES, J. Malcolm, 1993. The role of biology in the formation, stabilization and degradation of soil structure. *Geoderma* [online]. **56**(1), International Workshop on Methods of Research on Soil Structure/Soil Biota Interrelationships, 377–400. ISSN 0016-7061. Dostupné z: doi:10.1016/0016-7061(93)90123-3

PARNISKE, Martin, 2008. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nature Reviews Microbiology* [online]. **6**(10), 763–775. ISSN 1740-1526. Dostupné z: doi:10.1038/nrmicro1987

PÄRTEL, Meelis, 2002. Local Plant Diversity Patterns and Evolutionary History at the Regional Scale. *Ecology* [online]. **83**(9), 2361–2366. ISSN 1939-9170. Dostupné z: doi:10.1890/0012-9658(2002)083[2361:LDPDAE]2.0.CO;2

QUALLS, Robert G., Bruce L. HAINES a Wayne T. SWANK, 1991. Fluxes of Dissolved Organic Nutrients and Humic Substances in a Deciduous Forest. *Ecology* [online]. **72**(1), 254–266. ISSN 0012-9658. Dostupné z: doi:10.2307/1938919

QUEREJETA, José Ignacio, José Miguel BAREA, Michael F. ALLEN, Fuensanta CARAVACA a Antonio ROLDÁN, 2003a. Differential response of $\delta^{13}\text{C}$ and water use efficiency to arbuscular

mycorrhizal infection in two aridland woody plant species. *Oecologia* [online]. **135**(4), 510–515. ISSN 0029-8549, 1432-1939. Dostupné z: doi:10.1007/s00442-003-1209-4

QUEREJETA, José Ignacio, Louise M. EGERTON-WARBURTON a Michael F. ALLEN, 2003b. Direct nocturnal water transfer from oaks to their mycorrhizal symbionts during severe soil drying. *Oecologia* [online]. **134**(1), 55–64. ISSN 0029-8549. Dostupné z: doi:10.1007/s00442-002-1078-2

RAAIJMAKERS, Jos M., Timothy C. PAULITZ, Christian STEINBERG, Claude ALABOUVETTE a Yvan MOËNNE-LOCCOZ, 2009. The rhizosphere: a playground and battlefield for soilborne pathogens and beneficial microorganisms. *Plant and Soil* [online]. **321**(1–2), 341–361. ISSN 0032-079X, 1573-5036. Dostupné z: doi:10.1007/s11104-008-9568-6

READ, D. J., 1991. Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia* [online]. **47**(4), 376–391. ISSN 0014-4754, 1420-9071. Dostupné z: doi:10.1007/BF01972080

REED, Sasha C., Cory C. CLEVELAND a Alan R. TOWNSEND, 2008. Tree Species Control Rates of Free-Living Nitrogen Fixation in a Tropical Rain Forest. *Ecology* [online]. **89**(10), 2924–2934. ISSN 1939-9170. Dostupné z: doi:10.1890/07-1430.1

REICH, Peter B. a Jacek OLEKSYN, 2004. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* [online]. **101**(30), 11001–11006. ISSN 0027-8424, 1091-6490. Dostupné z: doi:10.1073/pnas.0403588101

REICH, Peter B., Jacek OLEKSYN, Jerzy MODRZYNSKI, Pawel MROZINSKI, Sarah E. HOBBIE, David M. EISSENSTAT, Jon CHOROVER, Oliver A. CHADWICK, Cynthia M. HALE a Mark G. TJOELKER, 2005. Linking litter calcium, earthworms and soil properties: a common garden test with 14 tree species. *Ecology Letters* [online]. **8**(8), 811–818. ISSN 1461-0248. Dostupné z: doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00779.x

REINHART, Kurt O. a Ragan M. CALLAWAY, 2006. Soil biota and invasive plants. *New Phytologist* [online]. **170**(3), 445–457. ISSN 1469-8137. Dostupné z: doi:10.1111/j.1469-8137.2006.01715.x

RICE, Elroy L., 1979. Allelopathy—An update. *The Botanical Review* [online]. **45**(1), 15–109. ISSN 0006-8101, 1874-9372. Dostupné z: doi:10.1007/BF02869951

RIDENOUR, Wendy M. a Ragan M. CALLAWAY, 2001. The relative importance of allelopathy in interference: the effects of an invasive weed on a native bunchgrass. *Oecologia* [online]. **126**(3), 444–450. ISSN 0029-8549, 1432-1939. Dostupné z: doi:10.1007/s004420000533

RICHARDS, J. H. a M. M. CALDWELL, 1987. Hydraulic lift: Substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots. *Oecologia* [online]. **73**(4), 486–489. ISSN 0029-8549, 1432-1939. Dostupné z: doi:10.1007/BF00379405

RODRÍGUEZ, Hilda a Reynaldo FRAGA, 1999. Phosphate solubilizing bacteria and their role in plant growth promotion. *Biotechnology Advances* [online]. **17**(4), 319–339. ISSN 0734-9750. Dostupné z: doi:10.1016/S0734-9750(99)00014-2

- ROUSK, Johannes, Erland BÅÅTH, Philip C. BROOKES, Christian L. LAUBER, Catherine LOZUPONE, J. Gregory CAPORASO, Rob KNIGHT a Noah FIERER, 2010. Soil bacterial and fungal communities across a pH gradient in an arable soil. *The ISME Journal* [online]. **4**(10), 1340–1351. ISSN 1751-7362. Dostupné z: doi:10.1038/ismej.2010.58
- SERRAJ, R., T. R. SINCLAIR a L. C. PURCELL, 1999. Symbiotic N₂ fixation response to drought. *Journal of experimental botany* [online]. **50**(331), 143–155. ISSN 0022-0957. Dostupné z: doi:10.1093/jxb/50.331.143
- SCHULZE, E.-D., H. A. MOONEY, O. E. SALA, E. JOBBAGY, N. BUCHMANN, G. BAUER, J. CANADELL, R. B. JACKSON, J. LORETI, M. OESTERHELD a J. R. EHLERINGER, 1996. Rooting depth, water availability, and vegetation cover along an aridity gradient in Patagonia. *Oecologia* [online]. **108**(3), 503–511. ISSN 0029-8549, 1432-1939. Dostupné z: doi:10.1007/BF00333727
- SCHUUR, Edward A. a Pamela A. MATSON, 2001. Net primary productivity and nutrient cycling across a mesic to wet precipitation gradient in Hawaiian montane forest. *Oecologia* [online]. **128**(3), 431–442. ISSN 0029-8549, 1432-1939. Dostupné z: doi:10.1007/s004420100671
- SMITH, Sally E., F. Andrew SMITH a Iver JAKOBSEN, 2003. Mycorrhizal Fungi Can Dominate Phosphate Supply to Plants Irrespective of Growth Responses. *Plant Physiology* [online]. **133**(1), 16–20. ISSN 0032-0889, 1532-2548. Dostupné z: doi:10.1104/pp.103.024380
- SOUZILOVSKAIA, Nadejda A., Jacob C. DOUMA, Asem A. AKHMETZHANOVA, Peter M. VAN BODEGOM, William K. CORNWELL, Esther J. MOENS, Kathleen K. TRESEDER, Mark TIBBETT, Ying-Ping WANG a Johannes H. C. CORNELISSEN, 2015. Global patterns of plant root colonization intensity by mycorrhizal fungi explained by climate and soil chemistry. *Global Ecology and Biogeography* [online]. **24**(3), 371–382. ISSN 1466-8238. Dostupné z: doi:10.1111/geb.12272
- STEENHOUDT, Oda a Jos VANDERLEYDEN, 2000. Azospirillum, a free-living nitrogen-fixing bacterium closely associated with grasses: genetic, biochemical and ecological aspects. *FEMS Microbiology Reviews* [online]. **24**(4), 487–506. ISSN 0168-6445. Dostupné z: doi:10.1111/j.1574-6976.2000.tb00552.x
- STIRZAKER, R. J., J. B. PASSIOURA a Y. WILMS, 1996. Soil structure and plant growth: Impact of bulk density and biopores. *Plant and Soil* [online]. **185**(1), 151–162. ISSN 0032-079X, 1573-5036. Dostupné z: doi:10.1007/BF02257571
- SVISTOONOFF, Sergio, Faiza Meriem BENABDOUN, Mathish NAMBIAR-VEETIL, Leandro IMANISHI, Virginie VAISSAYRE, Stella CESARI, Nathalie DIAGNE, Valérie HOCHER, Françoise de BILLY, Jocelyne BONNEAU, Luis WALL, Nadia YKHLEF, Charles ROSENBERG, Didier BOGUSZ, Claudine FRANCHE a Hassen GHERBI, 2013. The Independent Acquisition of Plant Root Nitrogen-Fixing Symbiosis in Fabids Recruited the Same Genetic Pathway for Nodule Organogenesis. *PLOS ONE* [online]. **8**(5), e64515. ISSN 1932-6203. Dostupné z: doi:10.1371/journal.pone.0064515
- TISDALL, Judith M. a J. Malcolm OADES, 1982. Organic matter and water-stable aggregates in soils. *Journal of Soil Science* [online]. **33**(2), 141–163. ISSN 1365-2389. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-2389.1982.tb01755.x

- TRESEDER, Kathleen K., 2004. A meta-analysis of mycorrhizal responses to nitrogen, phosphorus, and atmospheric CO₂ in field studies. *New Phytologist* [online]. **164**(2), 347–355. ISSN 1469-8137. Dostupné z: doi:10.1111/j.1469-8137.2004.01159.x
- VAN DER HEIJDEN, Marcel G.A., Roy BAKKER, Joost VERWAAL, Tanja R. SCHEUBLIN, Matthy RUTTEN, Richard VAN LOGTESTIJN a Christian STAEHELIN, 2006. Symbiotic bacteria as a determinant of plant community structure and plant productivity in dune grassland. *FEMS Microbiology Ecology* [online]. **56**(2), 178–187. ISSN 1574-6941. Dostupné z: doi:10.1111/j.1574-6941.2006.00086.x
- VAN DER HEIJDEN, Marcel G. A., John N. KLIRONOMOS, Margot URSIC, Peter MOUTOGLIS, Ruth STREITWOLF-ENGEL, Thomas BOLLER, Andres WIEMKEN a Ian R. SANDERS, 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* [online]. **396**(6706), 69–72. ISSN 0028-0836. Dostupné z: doi:10.1038/23932
- VAN DER PUTTEN, Wim H., Mark A. BRADFORD, E. PERNILLA BRINKMAN, Tess F. J. VAN DE VOORDE a Ciska G. F. VEEN, 2016. Where, when and how plant–soil feedback matters in a changing world. *Functional Ecology* [online]. **30**(7), 1109–1121. ISSN 1365-2435. Dostupné z: doi:10.1111/1365-2435.12657
- VAN DE VOORDE, Tess F. J., Wim H. VAN DER PUTTEN a T. MARTIJN BEZEMER, 2011. Intra- and interspecific plant–soil interactions, soil legacies and priority effects during old-field succession. *Journal of Ecology* [online]. **99**(4), 945–953. ISSN 1365-2745. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-2745.2011.01815.x
- WALLANDER, Håkan, 2000. Uptake of P from apatite by *Pinus sylvestris* seedlings colonised by different ectomycorrhizal fungi. *Plant and Soil* [online]. **218**(1–2), 249–256. ISSN 0032-079X, 1573-5036. Dostupné z: doi:10.1023/A:1014936217105
- WALLANDER, H. a J.-E. NYLUND, 1992. Effects of excess nitrogen and phosphorus starvation on the extramatrical mycelium of ectomycorrhizas of *Pinus sylvestris* L. *New Phytologist* [online]. **120**(4), 495–503. ISSN 1469-8137. Dostupné z: doi:10.1111/j.1469-8137.1992.tb01798.x
- WANG, B. a Y.-L. QIU, 2006. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza* [online]. **16**(5), 299–363. ISSN 0940-6360, 1432-1890. Dostupné z: doi:10.1007/s00572-005-0033-6
- WHITE, P. J. a P. H. BROWN, 2010. Plant nutrition for sustainable development and global health. *Annals of Botany* [online]. **105**(7), 1073–1080. ISSN 0305-7364. Dostupné z: doi:10.1093/aob/mcq085
- ZHANG, W., K. M. PARKER, Y. LUO, S. WAN, L. L. WALLACE a S. HU, 2005. Soil microbial responses to experimental warming and clipping in a tallgrass prairie. *Global Change Biology* [online]. **11**(2), 266–277. ISSN 1365-2486. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-2486.2005.00902.x