

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra experimentální biologie rostlin



Wood Wide Web

aneb

myceliální propojení rostlin

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Tomáš Antl

Praha 2011

Vedoucí bakalářské práce: RNDr. Martin Vohník, Ph.D. (Katedra experimentální biologie rostlin PřF UK & Oddělení mykorhizních symbióz BÚ AVČR v.v.i.)

Konzultantka bakalářské práce: doc. RNDr. Jana Albrechtová, Ph.D. (Katedra experimentální biologie rostlin PřF UK & Oddělení mykorhizních symbióz BÚ AVČR v.v.i.)

Konzultant bakalářské práce: Bc. Petr Kohout (Katedra experimentální biologie rostlin PřF UK & Oddělení mykorhizních symbióz BÚ AVČR v.v.i.)

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně pod vedením Martina Vohníka a doc. Jany Albrechtové a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu. Souhlasím s jejím zveřejněním.

V Praze dne 5.5. 2011

Tomáš Antl

Použité zkratky

AM – arbuskulárně mykorhizní symbióza / arbuskulárně mykorhizní (dle kontextu)

CMN – common mycorrhizal network (sdílená síť mykorhizního mycelia)

EcM – ektomykorhizní symbióza / ektomykorhizní (dle kontextu)

ErM – erikoidně mykorhizní symbióza / erikoidně mykorhizní (dle kontextu)

ERM – mimokořenové (extraradikální) mycelium

MHT – mykoheterotrofie / mykoheterotrofni (dle kontextu)

OrM – orchideoidně mykorhizní symbióza / orchideoidně mykorhizní (dle kontextu)

T-RFLP – Terminal Restriction Fragment Length Polymorphism

WWW – Wood Wide Web – CMN v lesních ekosystémech mezi dřevinami a případně dalšími druhy lesních bylin

Děkuji svému školiteli Martinu Vohníkovi, konzultantce Janě Albrechtové a svému kamarádovi, kolegovi a konzultantovi Petru Kohoutovi za trpělivost, ochotu a konstruktivní připomínky k mé práci.

V neposlední řadě děkuji za podporu své přítelkyni Daniele.

Abstrakt

Mykorhizní mycelium může tvořit kontinuální síť (tzv. myceliální síť) a propojovat řadu rostlin nebo i celé společenstvo v daném ekosystému. Sdílené myceliální sítě mají v rostlinném světě řadu důležitých fyziologických a ekologických důsledků. Předkládaná práce si klade za cíl vytvořit přehled o současných poznatcích týkajících se myceliálního propojení rostlin. Dalším cílem je zhodnotit závěry jednotlivých pozorování a experimentů, které byly na toto téma uskutečněny. Úvodní kapitoly 1 a 2 popisují jednotlivé typy mykorhizních symbióz (arbuskulární, orchideoidní, ektomykorhiza, erikoidní a monotropoidní mykorhizní symbióza), jejich charakteristiky a schopnost tvořit myceliální propojení rostlin.

V následujících kapitolách 3 a 4 jsou popsány ekofyziologické důsledky myceliálního propojení rostlin, jako např. udržování stability rostlinných populací, parazitování invazních rostlin na CMN, hypotéza rostlinných společenstev a meta sítí. Skrze mycelium mykorhizních hub může docházet k přenosu různých látek mezi dvěma a více rostlinami. Jsou to jednak minerální látky (zejména dusík a fosfor), ale třeba i uhlíkaté organické látky, voda, signální látky apod. Myceliální sítě umožňují vznik ekologických fenoménů jako je mixotrofie a mykoheterotrofie, epiparazitizmus či efekt chůvy.

Poslední část práce shrnuje poznatky o CMN, pojednává o výhodách a nevýhodách různých experimentů atd. Poznatky o myceliálním propojení rostlin, které dosud máme, jsou zatím poměrně kusé a zabývají se vždy velmi specifickým problémem. Díky výzkumu myceliálního propojení rostlin poroste nejen poznání o rostlinách a houbách jako takových, ale také o procesech a dynamice ekosystémů a jejich vlivu na globální procesy.

Klíčová slova:

Mykorhizní symbióza, sdílené myceliální sítě, přenos látek mezi rostlinami, efekt chůvy, epiparazitizmus, mykoheterotrofie, mixotrofie.

Abstract

Mycorrhizal mycelium may form a continuous network (common mycorrhizal network - CMN) and connect a number of plants or even entire community in an ecosystem. In the Plant World, CMNs have a number of important physiological and ecological consequences. The present work aims to create a review on current knowledge of CMNs and the associated Wood Wide Web. The next objective is to evaluate the results of individual observations and experiments that have been made on this topic.

The introductory chapters 1 and 2 describe the various types of mycorrhizal symbioses (i.e., arbuscular mycorrhiza, orchid mycorrhiza, ectomycorrhiza, ericoid and monotropoid mycorrhiza), their characteristics and ability to create CMNs.

The following chapters 3 and 4 describe ecophysiological consequences of common mycorrhizal networks such as maintaining stability of plant populations, invasive plants which exploit CMNs, plant communities and the hypothesis of meta-networks.

Mycorrhizal mycelium allows transfer of various substances between two plants. The transferred substances include mineral nutrients (especially nitrogen and phosphorus), but also carbon organic compounds, water, signal substances, etc.

The last part summarizes the knowledge on CMN, discusses the advantages and disadvantages of different experimental designs, etc. Knowledge of CMN is still relatively fragmented and respective experiments always deal with very specific problems. The CMN research improves our knowledge not only on plants and fungi, but also on processes and dynamics of whole ecosystems and their impact on processes at the global scale.

Key words:

Mycorrhizal symbiosis, common mycorrhizal network, interplant nutrient transfer, Nurse effect, epiparasitism, mycoheterotrophy.

Obsah

Použité zkratky	3
Abstrakt	4
Klíčová slova:	4
Abstract.....	5
Key words:.....	5
Obsah	6
1. Úvod	7
2. Typy mykorhizních symbióz tvořících CMN.....	9
2.1 Arbuskulárně mykorhizní symbióza - AM.....	9
2.2 Orchideoidně mykorhizní symbióza - OrM	11
2.3 Ektomykorhizní symbióza - EcM.....	12
2.4 Erikoidně mykorhizní symbióza – ErM	14
2.5 Monotropoidně mykorhizní symbióza	15
3. Ekofyziologie myceliálního propojení a přenosu živin mezi rostlinami.....	16
3.1 Mykoheterotrofie a epiparazitismus.....	16
3.2 Mixotrofie u rostlin.....	19
3.3 Efekt chůvy neboli Nurse effect	20
3.4 Přenos dusíku mezi rostlinami skrze CMN	23
3.4.1 Přenos dusíku skrze AM síť	24
3.4.2 Přenos dusíku skrze EcM síť.....	26
3.5 Přenos fosforu mezi rostlinami skrze CMN	26
3.5.1 Přenos fosforu mezi rostlinami skrze AM síť	26
3.6 Přenos uhlíku mezi rostlinami skrze CMN	27
3.6.1 Přenos uhlíku mezi rostlinami skrze AM síť.....	28
3.6.2 Přenos uhlíku mezi rostlinami skrze EcM síť	29
3.7 Přenos ostatních látek mezi rostlinami skrze CMN	30
4. Ekologický význam myceliálního propojení rostlin.....	31
4.1 Invazní rostliny	31
4.2 Wood wide web	32
5. Závěr.....	33
Seznam použité literatury:	34

1. Úvod

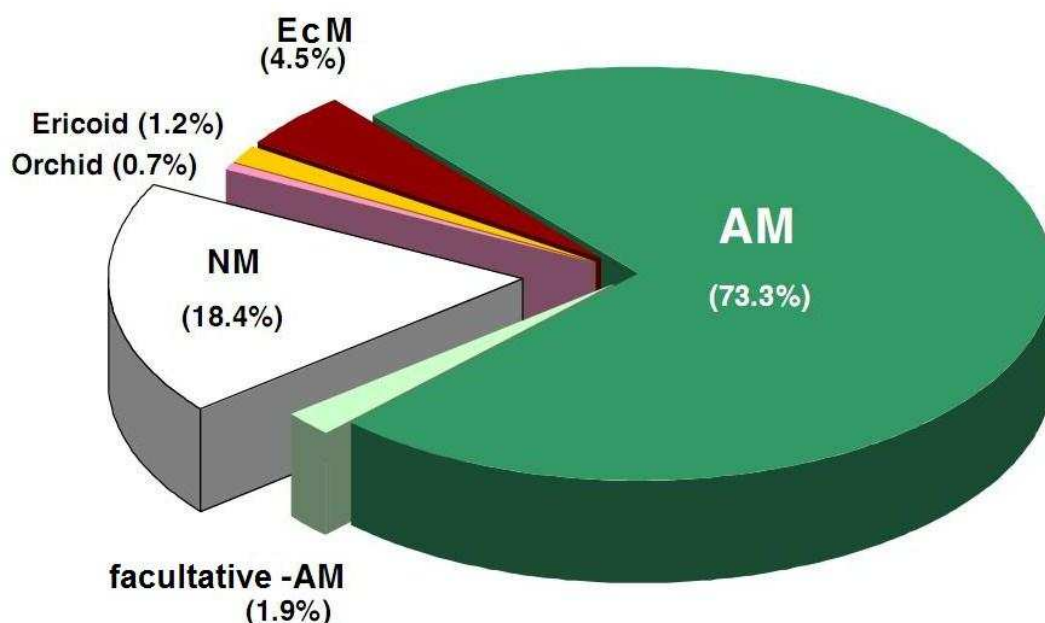
Cílem této práce je vytvořit přehled o současných poznatcích týkajících se myceliálního propojení rostlin a s ním spojeného fenoménu wood wide web, což je označení pro myceliální propojení lesních dřevin a případně dalších druhů lesních bylin. Dalším cílem je zhodnotit závěry jednotlivých pozorování a experimentů, které byly na toto téma uskutečněny. Tato literární rešerše bude podkladem pro mou budoucí diplomovou práci.

Myceliální sítě mají v rostlinném světě řadu důležitých fyziologických a ekologických důsledků a to jak pro jednotlivé rostliny, tak i pro celá společenstva. Dávají totiž vzniknout celé škále vnitro i mezidruhových vztahů mezi rostlinami – od symbióz až po parazitismus. Myšlenka, že myceliální propojení rostlin má pro rostliny funkční význam, je relativně nedávná (Helgason *et al.*, 1998, Simard & Durall, 2004; Southworth *et al.*, 2005; Selosse *et al.*, 2006;) a v současné době je intenzivně zkoumána na mnoha úrovních rostlinné biologie.

Dříve než zde bude probíráno myceliální propojení rostlin, je třeba vysvětlit pojem mykorhiza, jelikož je pro tuto problematiku klíčový. Mykorhiza je označení pro anatomicko-morfologickou strukturu (rostlinný kořen kolonizovaný houbovým symbiontem) nebo pro symbiotický vztah vyšších rostlin a určité skupiny půdních hub. Pojem mykorhiza pochází z řečtiny: mykés znamená houba a rhíza je kořen. Pro přehlednost bude v následujícím textu (Gryndler a kol. 2004) užíván pojem mykorhiza pro kořen rostliny kolonizovaný myceliem houby a spojení mykorhizní symbióza pro symbiotický vztah mezi rostlinou a houbou.

Symbióza s mykorhizními houbami je v přírodě velmi rozšířená (viz. obr. 1) - tvoří ji přes 80 % druhů vyšších rostlin (Brundrett, 2009). Existuje pouze několik čeledí rostlin, které mykorhizy nevytváří např. Chenopodiaceae, Brassicaceae atd. Mykorhizní houba svým extraradikálním myceliem (ERM) dosáhne dál než kořeny rostliny a zvětšuje tím objem půdy, ze kterého je možné čerpat živiny a vodu. Díky mykorhizám dokáže rostlina efektivněji získávat potřebné látky pro svou výživu (Marschner & Dell, 1994). Výměnou za minerální látky a vodu získává houba od rostliny organické uhlíkaté látky ve formě produktů fotosyntézy. Důkazy o existenci mykorhizních hub byly nalezeny již ve fosilních záznamech starých asi 460 milionů let (Redecker *et al.*, 2000). Tento fakt naznačuje, že už v období ordoviku existovala určitá forma symbiózy hub a rostlin. Vzhledem k tomu, že se mykorhizní symbióza udržela až do dnešní doby, je možné říci, že je evolučně velmi osvědčená. Podle mnohých autorů právě mykorhizní symbiózy pomohly rostlinám kolonizovat souš (tzv. terestrializace rostlin) a rozšířit se po celém světě (Selosse & Le Tacon, 1998).

Mykorhizy, které mají potenciál tvořit myceliální sítě jsou arbuskulární mykorhiza (AM), ektomykorhiza (EcM), orchideoidní mykorhiza (OrM), erikoidní mykorhiza (ErM), monotropodní mykorhiza a jejich charakteristiky budou probírány v následující kapitole. Mykorhizní mycelium tvoří kontinuální síť (tzv. myceliální síť) a propojuje navzájem několik rostlin nebo i celé společenstvo v daném ekosystému (Selosse *et al.*, 2006). V rámci takové myceliální sítě mohou rostliny komunikovat či sdílet různé látky. Myceliální síť vzniká tak, že jediná houba vytvoří mykorhizy s více rostlinami (van der Heijden & Horton, 2009) nebo dvě různé mykorhizní houby vytvoří tzv. anastomózy (anastomóza – srůst dvou houbových hyf) a propojí tak dohromady dva myceliální systémy (Giovannetti *et al.*, 2001). Díky mykorhizním symbiózám a myceliálnímu propojení rostlin vznikly speciální trofické vztahy jako je mykoheterotrofie, mixotrofie a epiparazitismus. Mykoheterotrofie a mixotrofie je způsob získávání živin od symbiotických mykorhizních hub. Epiparazité jsou rostliny, které získávají energeticky bohaté produkty fotosyntézy pro svou výživu, přestože nemají vlastní fotosyntetický aparát a parazitují na okolních rostlinách prostřednictvím jejich symbiotických hub.



Obrázek 1. - Výskyt různých typů mykorhizních symbióz u rostlin, literární analýza 128 publikací (Brundrett, 2009) zahrnující asi 8000 druhů rostlin, AM – arbuskulární mykorhizní, facultative-AM – fakultativně AM, EcM – ektomykorhizní, NM – nemykorhizní, Ericoid – ErM, Orchid – OrM.

2. Typy mykorhizních symbióz tvořících CMN

Mykorhizy se liší svou anatomicko-morfologickou stavbou a interakcí s kořeny rostlin. Lze je rozdělit do tří základních skupin a to na endomykorhizy, ektomykorhizy a kombinace obojího tzv. ektendomykorhizy. Mezi endomykorhizní symbiózy patří AM, OrM a ErM. Monotropoidně mykorhizní symbióza je ektendomykorhiza. Pro endomykorhizy je typické, že houba proniká skrz rostlinnou buněčnou stěnu do buněk primární kořenové kůry či rhizodermis a vytváří tam speciální struktury. Houbová hyfa sice penetruje buněčnou stěnu, ale buněčnou membránu neporuší. Ektomykorhiza - EcM je charakteristická tím, že houba neproniká skrz buněčnou stěnu do vnitrobuněčného prostoru rostliny. Hyfy EcM hub obalují povrch kořene a tvoří tzv. hyfový plášť. Pronikají také do intercelulárních prostor a tvoří kolem buněk tzv. Hartigovu síť. V následujících kapitolách budou popisovány základní charakteristiky jednotlivých typů mykorhizních symbióz a jejich schopnost utvářet myceliální propojení rostlin.

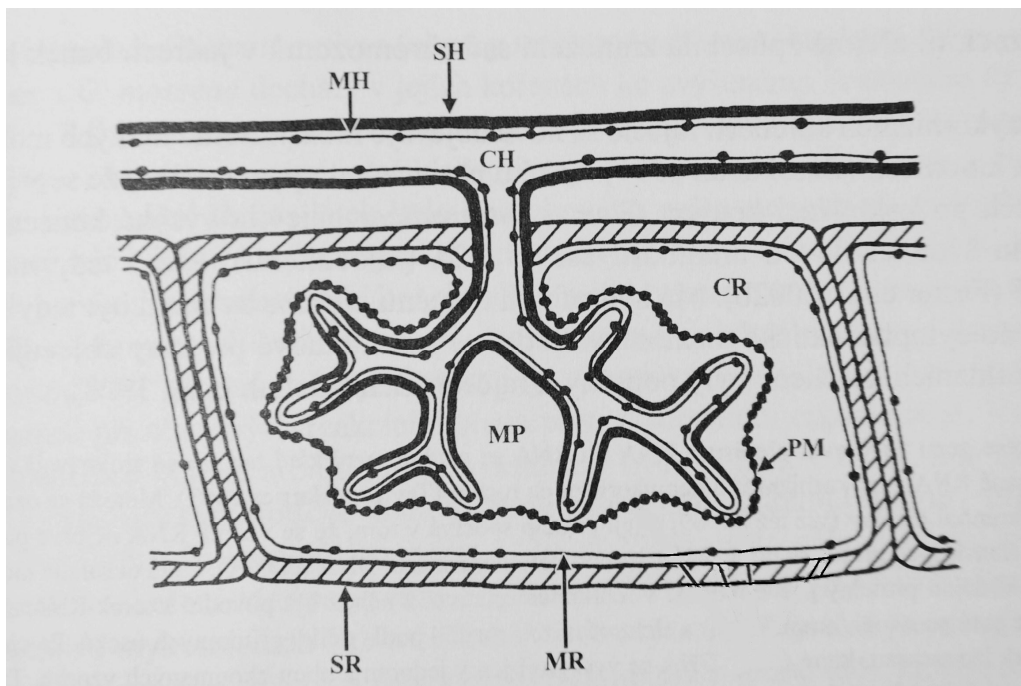
2.1 Arbuskulárně mykorhizní symbióza - AM

AM je nejrozšířenější typ mykorhizní symbiózy (viz obr. 1), vyskytuje se totiž u více než 70 % rostlinných druhů (Brundrett, 2009). Mykorhiza vzniká tak, že mycelium AM houby kolonizuje intracelulární prostory buněk primární kořenové kůry rostlin a tvoří v nich strukturu zvanou arbuskula (latinsky - keř). Arbuskula je zakončení hyfy, které je typicky keříčkovitě rozvětvené (viz obr. 2), čímž se zvětšuje kontaktní plocha mezi hyfou a cytoplasmatickou membránou rostliny. V prostoru mezi arbuskulou a cytoplasmatickou membránou rostliny dochází k výměně látek. AM houba dostává od rostliny pro svou výživu produkty fotosyntézy a za to jí dodává minerální látky, zejména fosfor (Ning & Cumming, 2001) a dusík (Bago *et al.*, 1996). Rostliny, které jsou v symbióze s AM houbami, mají zajištěný přísun minerálů a lépe prosperují (Fisher & Jayachandran, 2002).

Houby, které tvoří AM, spadají do kmene Glomeromycota, což je velmi starobylá skupina hub, která zřejmě vytvářela symbiózy s rostlinami už v období ordoviku (Redecker *et al.*, 2000). Nejvíce prozkoumané a jako modelové organismy používané jsou rody jako např. *Scutellospora*, *Gigaspora*, *Acaulospora* a *Glomus*. Glomeromycety jsou obligátní biotrofové a nedokážou tedy žít bez rostlinného hostitele. Mycelium glomeromycetů je coenocytické (nepřehrádkované) a díky tomu v něm proudí cytoplasma, ve které se volně pohybuje obrovské množství jader. Některé druhy AM hub jsou schopny tvořit hyfové spoje tzv.

anastomózy, které propojují jednotlivé větve mycelia. Pozitivně to ovlivňuje distribuci látek v rámci celého mycelia. Anastomózy se mohou utvářet i mezi různými jedinci téhož druhu, což umožňuje přenos a výměnu genetického materiálu mezi dvěma či více různými individui jako např. u druhu *Glomus mossae* T.H. Nicolson & Gerd. (Giovannetti *et al.*, 2001).

Symbióza s AM houbami je pro rostliny prospěšná v mnoha ohledech jako např. zlepšení příjmu minerálních živin, omezení kumulace těžkých kovů, zásobování vodou, rezistence proti patogenům atd. (Newsham *et al.*, 1995). AM je zřejmě zásadním faktorem, který ovlivňuje udržování stability, životaschopnosti a druhové variability populací suchozemských rostlin. Naznačují to experimenty, které ukazují, že variabilita a produktivita rostlinných společenstev je přímo úměrná druhové diverzitě přítomných symbiotických AM hub (van der Heijden *et al.*, 1998). Potenciál tvoření myceliálních sítí spočívá v tom, že AM houby jsou většinou generalisté (nespecializují se na užší skupinu rostlin), takže svým myceliem mohou propojovat celou řadu rostlinných druhů (Sanders, 2003).



Obrázek 2. Schéma arbuskuly: SR – buněčná stěna rostliny, MR – cytoplasmatická membrána rostlinné buňky, CR – cytoplasmata rostlinné buňky, CH – cytoplasmata houbové buňky, MH – cytoplasmatická membrána houbové buňky, SH – buněčná stěna houbové buňky, PM – periarbuskulární membrána (= vchlípená cytoplasmatická membrána rostlinné buňky), MP – mezilehlý prostor. Převzato z Gryndler a kol. 2004

2.2 Orchideoidně mykorhizní symbióza - OrM

OrM je soužití mezi mykorhizními houbami a rostlinami z čel. vstavačovitých (Orchideaceae). OrM houby stejně jako AM houby kolonizují intracelulární prostory kořenů symbiotických rostlin. Na rozdíl od AM hub vytvářejí v buňkách primární kůry kořene svých hostitelů smotky hyf tzv. pelotony. Mezi pelotony a rostlinnou cytoplasmatickou membránou vzniká prostředí, kde dochází k výměně látek. V některých případech orchidej hyfové smotky stráví a získá z nich potřebné živiny. Vztahy mezi orchidejemi a jejich symbiotickými houbami se zjevně pohybují od mutualismu až po parazitizmus. Čeleď vstavačovitých je velmi rozsáhlá, celosvětově rozšířená a ekonomicky významná. OrM má v životě všech orchidejí zcela nezastupitelnou úlohu. Předpokládá se totiž, že životní cyklus orchidejí je (zejména na počátku) zcela závislý na přítomnosti symbiotické houby v jejich pletivech (Arditti & Ghani, 2000).

Semena orchidejí mají obvykle hmotnost od jednoho do deseti mikrogramů a postrádají jakékoliv zásobní látky, které jsou nezbytným zdrojem energie pro klíčení a následný vývoj rostliny (Arditti & Ghani, 2000). Symbiotická houba kolonizuje toto mikroskopické semeno a dodává mu všechny energeticky bohaté živiny potřebné pro klíčení. Teprve v této chvíli nastává vývoj semene a vytváří se tzv. protokorm (protokorm - rané stádium orchidejového semenáčku). V této fázi vývoje je orchidej heterotrofní a v podstatě parazituje na mykorhizní houbě (Leake, 1994). U některých orchidejí tento způsob výživy přetrvává po celý život. Tento vztah mezi mykorhizní houbou a rostlinou se nazývá mykoheterotrofie. Mykoheterotrofii bude věnována jedna z následujících kapitol. Většina orchidejí si ale během svého ontogenetického vývoje vytvoří vlastní fotosyntetický aparát a jejich závislost na mykorhizní houbě potom není tak významná.

Houby tvořící OrM patří zpravidla mezi stopkovýtrusé (Basidiomycetes). OrM houby jsou schopné produkovat lytické enzymy (Hadley 1963), které pomáhají uvolňovat z půdy rozpustné organické látky. Ty pak stejně jako minerální látky vstřebávají a oboje transportují do kořene orchideje. ERM orchideoidně mykorhizních hub dokáže propojovat hostitelské orchideje s jinými rostlinami. Příkladem jsou nezelené orchideje a ektomykorhizní stromy, které jsou propojeny myceliem houby, co dokáže tvořit oba typy mykorhiz (McKendrick *et al.*, 2000).

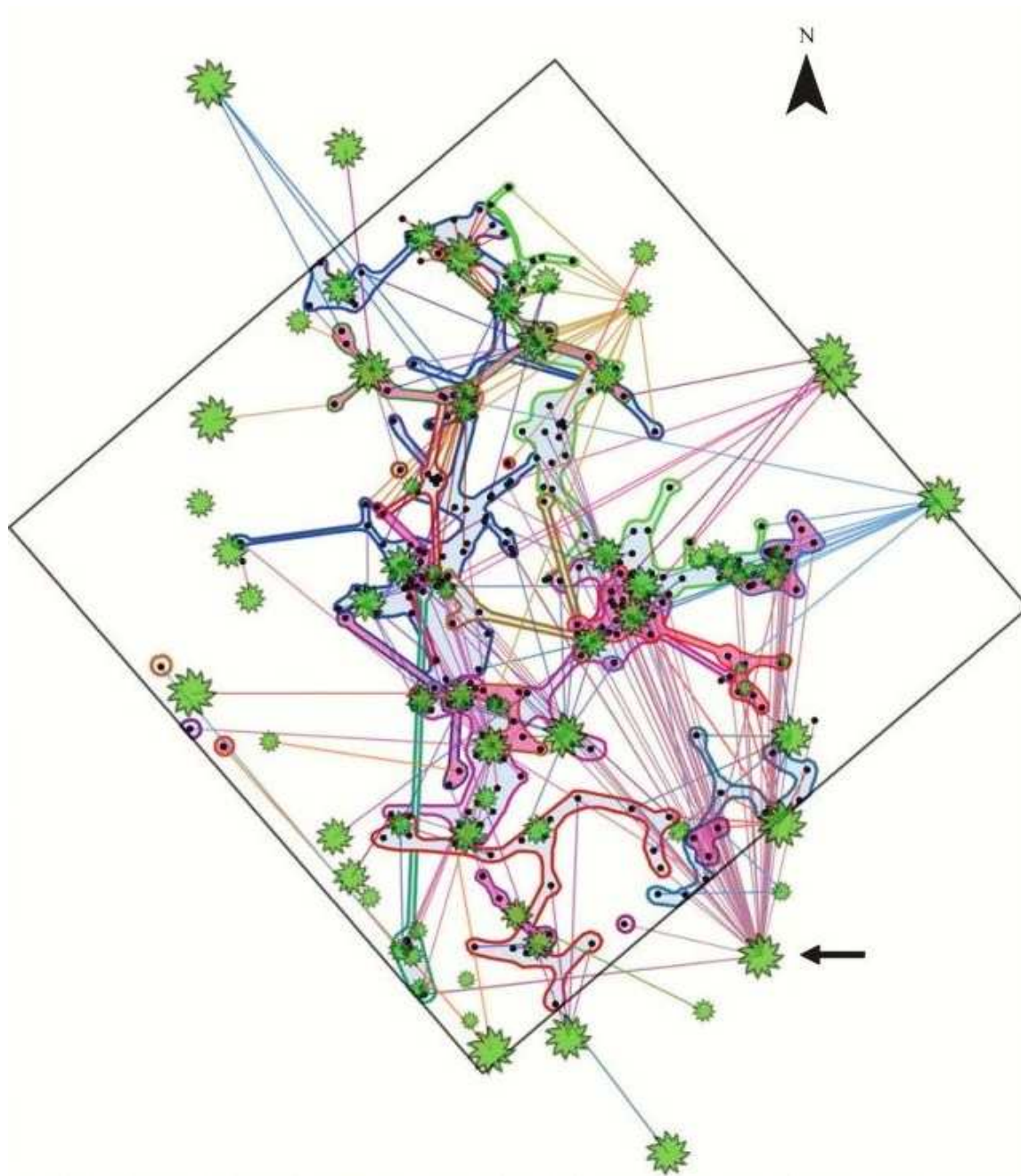
2.3 Ektomykorhizní symbióza - EcM

Ektomykorhizu tvoří v ekosystémech mírného, boreálního a tropického pásma asi 2000 rostlinných druhů a to zejména keřů a stromů (Smith, Read, 1997, Henkel *et al.*, 2002) spolu s asi 250 rody basidiomycetů, askomycetů a zygomycetů (Tedersoo *et al.*, 2010).

Mycelium EcM hub obaluje kořeny stromů hyfovým pláštěm a kolonizuje intercelulární prostory rhizodermis a primární kořenové kůry, čímž vytváří strukturu zvanou Hartigova síť. Z hyfového pláště, který komunikuje s hyfami Hartigovy sítě, vyrůstá ERM a to prorůstá okolní půdu. Minerální živiny (Kottke & Oberwinkler, 1987) a voda (Duddridge *et al.*, 1980) tak mohou být prostřednictvím symbiotické houby přiváděny do kořene rostliny. Rostliny dodávají mykorhizním houbám na oplátku uhlíkaté látky (Nehls *et al.*, 2010). Odhaduje se, že rostliny investují do EcM hub až 20 % produktů fotosyntézy (Hobbie, 2006).

Mycelium EcM hub prorůstá značné množství substrátu. Na jednom hektaru se v půdě nachází kolem 800 kg mycelia (Wallander *et al.*, 2001). Tento fakt naznačuje, že přítomnost EcM hub je velmi podstatný faktor, jenž ovlivňuje ukládání uhlíku v ekosystému. EcM houby mají vliv na druhové složení lesního a půdního společenství. Tuto teorii podporuje experiment, který prokázal nepřímou úměru mezi hustotou EcM mycelií v půdě a rychlostí dekompozice a zároveň také obsahem vody v půdě (Koide & Wu, 2003).

Wood wide web vzniká tak, že jeden genet EcM houby (genet je jedno individuum houby, rozšířené svým geneticky homogenním myceliem na velké ploše) tvoří mykorhizy s několika stromy najednou (viz obr 3.). Podle výskytu a genetické analýzy nadzemních plodnic lze usuzovat, jak asi vypadá rozšíření genetů pod zemí (Zhou *et al.*, 2001). Další způsob, jak rozpoznat v podzemí jednotlivý genet, je molekulární analýza DNA mykorhizních hub (Beiler *et al.*, 2010). WWW většinou označuje EcM myceliální síť propojující dřeviny a byliny v lesních ekosystémech. Autorka studie Helgason 1998 ale použila termín WWW i pro myceliální síť tvořené AM houbami.



Obrázek 3. Pohled svrchu na plochu 30x30m: genety EcM houby z rodu *Rhizopogon* a douglasky tisolisté (*Pseudotsuga menziesii* Mirb.). Černé tečky znázorňují místa odběru analyzovaných EcM. *Rhizopogon vesiculosus* A.H. Sm. je vybarven modře a *Rhizopogon vinicolor* A.H. Sm. růžově. Jednotlivé genety jsou ohraničeny různými barvami. Úsečky znázorňují propojení stromů pomocí jejich EcM kořenových systémů. Šipka ukazuje na strom s nejvíce spojeními (tzv. Hub tree – viz kapitulu 3.3), který byl propojen pomocí osmi genetů *R. vesiculosus* se sedmačtyřiceti ostatními stromy. Převzato z (Beiler *et al.*, 2010)

2.4 Erikoidně mykorhizní symbióza – ErM

Erikoidně mykorhizní symbióza je soužití vřesovcovitých rostlin a jejich symbiotických hub. Pro ErM je typické, že se vyskytuje v chladných oblastech boreálního pásma, ale např. i v mediteránu. ErM může prosperovat na rašeliništích, kde jsou zpravidla půdy kyselé reakce i na stanovištích, kde jsou půdy chudé na živiny (dusík, fosfor) a špatně zadržují vodu. Rostliny, které tvoří ErM byly tradičně řazeny do čeledí Ericaceae, Empetraceae a Epacridaceae (Cairney & Meharg, 2003). Pomocí genetických analýz bylo zjištěno, že čeledi Empetraceae a Epacridaceae jsou podskupinami čeledi Ericaceae (Crayn & Quinn, 2000). ErM rostliny mají velmi jemné vlasovité terminální kořeny bez kořenových vlásků. Pod rhizodermis mají pouze jedinou vrstvu korových buněk, kterou kolonizují hyfy hub.

U ErM hub byla pozorována proteolytická aktivita. Díky tomu mohou z půdy získávat dusík, fosfor a organické uhlíkaté látky (Cairney, 1998). Tento fakt má pro ErM rostliny značný význam, protože jejich symbiotické houby jim mohou zprostředkovat živiny, které jsou pro ně jinak nedostupné. Kořenový systém ErM rostlin nemusí být kolonizován homogenně ani pouze jediným houbovým druhem. Vřesovcovité kořeny jsou většinou kolonizovány širokým spektrem různých mykobiontů, které mohou mít odlišné fyziologické účinky na hostitele (Perotto *et al.*, 2000).

Houby, které tvoří ErM, jsou zpravidla ascomyceti. Nejvíce prostudovaným zástupcem ErM hub je voskovička vřesovcová (*Rhizoscyphus ericae* D.J. Read), která někdy bývá pojmenována i jako *Hymenoscyphus ericae* D.J. Read (Hambleton & Sigler, 2005) a byla nejprve popsána jako *Pezizella ericae* D.J. Read. Tento tzv. agregátní druh je geneticky a morfologicky velmi variabilní. V jeho genomu dochází poměrně často k inzercím, což komplikuje molekulárně genetické metody určování identity jednotlivých izolátů (Perotto *et al.*, 2000). Do agregátu *Rhizoscyphus ericae* D.J. Read patří např. druh *Cadophora finlandica* C.J.K. Wang & H.E. Wilcox, která má potenciál vytvářet WWW. Dokáže totiž tvořit jak ErM s brusnicí borůvkou tak i EcM s borovicí lesní (*Pinus sylvestris* L.), navzájem je tím propojovat a pravděpodobně tak utvářet mezidruhové společenství (Vralstad, 2004).

2.5 Monotropoidně mykorhizní symbióza

Monotropoidní mykorhizy tvoří skupina nefotosyntetizujících rostlin z čeledi Ericaceae a podčeledi Monotropeoideae a řada (většinou EcM) bazidiomycetů (Bidartondo & Bruns, 2001). Symbiotické houby tvoří kolem rostlinných buněk hyfový plášť a Hartigovu síť. Monotropoidní mykorhizy jsou ektendomykorhizy. Hyfy pronikají i do intracelulárního prostoru krátkými výrůstky tzv. pegy, které se již dále nerozrůstají. Monotropoidní rostliny jako je např. u nás se vyskytující hnilák smrkový (*Monotropa hypopitys* L.) (viz obr. 3.1.) jsou mykoheterotrofní - uhlíkaté látky pro svou výživu získávají pomocí svých mykorhizních symbiontů. Mykoheterotrofii je věnována jedna z následujících kapitol.



Obrázek 3.1 Hnilák smrkový (*Monotropa hypopitys* L.). Převzato z <http://botanika.wendys.cz>

3. Ekofyziologie myceliálního propojení a přenosu živin mezi rostlinami

Myceliální propojení rostlin má řadu významných fyziologických a ekologických důsledků. Samotná mykorhizní symbióza má značný vliv na biologii rostlin a díky myceliálním sítím se tato problematika posunuje ještě o krok dále. Nabourává totiž obecně přijímané teorie o tom, jak fungují celá rostlinná společenstva. V minulosti možná převládala představa, že rostliny jsou pouze samostatně fungující oddělené entity, které jen vnímají rozdíly teplot, světla a tmy a téměř nevnímají dění okolo sebe.

Ukazuje se, že tomu tak v přírodě rozhodně není a že rostliny jsou díky myceliálním sítím mnohem dynamičtější a sofistikovanější organismy, než se původně předpokládalo. Pomocí myceliálních propojení může docházet k přenosu různých látek mezi dvěma rostlinami. Jsou to například minerální látky a ionty jako dusík, fosfor, ale třeba i uhlíkaté organické látky či voda, signální látky atd. Myceliální sítě umožňují vznik mixotrofie a mykoheterotrofie, ale také např. epiparazitizmu a efektu chůvy. Těmto fenoménům budou věnovány následující kapitoly. Kapitoly o ekologickém významu CMN pojednávají o vztazích mezi rostlinami kupříkladu o invazních druzích, druhové dominanci v ekosystému, rostlinných společenstvech atd.

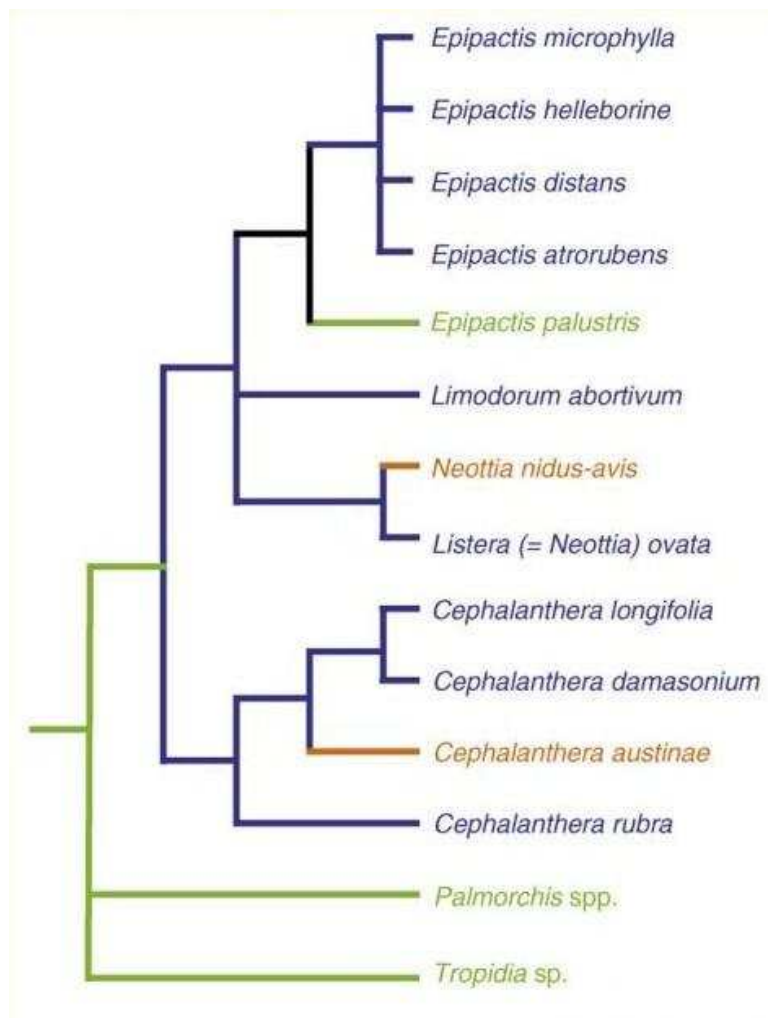
3.1 Mykoheterotrofie a epiparazitizmus

Během evoluce se u rostlin vyvinuly různé způsoby, jak získávat organické uhlíkaté látky. Rostliny si je mohou vytvořit samy pomocí fotosyntézy, nebo je získat z jiného zdroje tj. heterotrofně, tak jako je tomu např. v živočišné říši. Heterotrofové v říši rostlin se dají rozdělit na parazity a mykoheterotrofy (MHT). Parazitické rostliny ale nejsou tématem této práce, a proto je tato kapitola zaměřena na rostliny mykoheterotrofní. MHT rostlina nečerpá od své symbiotické houby pouze vodu či minerály, ale také organické látky, především cukry. Epiparazitické rostliny jsou rovněž mykoheterotrofní, navíc ale získávají produkty fotosyntézy jiných rostlin. Tuto schopnost si vytvořily různé druhy rostlin, které následně ztratily schopnost fotosyntézy a vyvinuly se v tzv. rostliny achlorofylní (nezelené). Velmi speciální typ MHT je vztah nezelené orchideje *Gastrodia confusa* Honda & Tuyama a saprotrofní houby z rodu *Mycena* (Ogura-Tsujita *et al.*, 2009).

Plně MHT (tzn. bez chloroplastů) je cca. 400 druhů rostlin (z 87 rodů) a částečně MHT (tzn. že chloroplasty mají, ale jen v omezené míře) neboli mixotrofních je cca. 20 000 druhů rostlin. MHT typ výživy vznikl nezávisle na sobě ve více než 40 případech u zástupců čeledí Burmanniaceae, Corsiaceae, Ericaceae, Gentianaceae, Iridaceae, Orchidaceae, Petrosaviaceae, Polygalaceae, Thismiaceae a Triuridaceae (Leake, 1994). Mykoheterotrofové mají velmi specifickou stavbu kořenů: nevětvené, značně krátké a ztlustlé orgány, které připomínají spíše hlízy. Jejich dosah v půdě je minimální a zřejmě neplní stejné funkce jako kořenové systémy autotrofních rostlin. Tyto speciální kořeny či rhizomy, které mají za úkol navázat spojení se symbiotickými houbami a případně tvořit struktury uchovávající uhlíkaté látky pro růst, kvetení či tvorbu semen (Leake, 1994). Rovněž fungují jako vegetativní rozmnožovací orgány (Klimesova, 2007).

Z hlediska MHT je nejčastěji zkoumaná čeleď Ericaceae, kam spadá rod *Monotropa* (Bidartondo & Bruns, 2002) a čeleď Orchidaceae, kam patří např. rod *Neottia* (viz obr. 3.2). MHT rostliny z rodů *Neottia* či *Monotropa* jsou epiparazité, kteří získávají díky svým mykorhizním houbám produkty fotosyntézy od okolních rostlin. Mykorhizní houby jsou totiž schopné propojit epiparazity spolu s autotrofními dřevinami (Roy *et al.*, 2009). Zástupcem epiparazita z čeledi Ericaceae je např. *M. hypopitys* (viz obr. 3.1), která podobně jako orchideje tvoří miniaturní prachová semena a úspěšné dokončení jejího životního cyklu je závislé na přítomnosti mykorhizního symbionta (Leake *et al.*, 2004). Specificita výběru houbového partnera je u rostlin z rodu *Monotropa* velmi vysoká. Např. *M. uniflora* tvoří mykorhizy výhradně s holubinkami (rod *Russula*) (Bidartondo & Bruns, 2001) a *M. hypopitys* zase s čirůvkami (rod *Tricholoma*), které jsou zároveň symbionty EcM dřevin z čel. Salicaceae a Pinaceae.

Epiparazitem z čel. Orchideaceae je např. hlístník hnízdák (*Neottia nidus-avis* L.), který je v symbióze se stopkovýtrusými houbami z rodu *Sebacina*, jež dokážou tvořit OrM, ale i EcM (Selosse *et al.*, 2002). Dalším příkladem epiparazita je orchidej *Corallorhiza trifida* Châtel., jejímž symbiontem je houba z rodu *Rhizoctonia*. Ta dokáže tvořit jak OrM, tak i EcM se zelenými stromy jako je bříza bělokorá (*Betula pendula* Roth.) nebo vrba plazivá (*Salix repens* L.) (McKendrick *et al.*, 2000). Míra mykoheterotrofie může být různá. Ve zmiňované orchideji *C. trifida* se nachází z asi 50 % dusík a ze 75 % uhlík získaný od symbiotické houby *Tomentella* z čeledi Thelephoraceae (Zimmer *et al.*, 2008). V tomto případě se jedná spíše o mixotrofii.

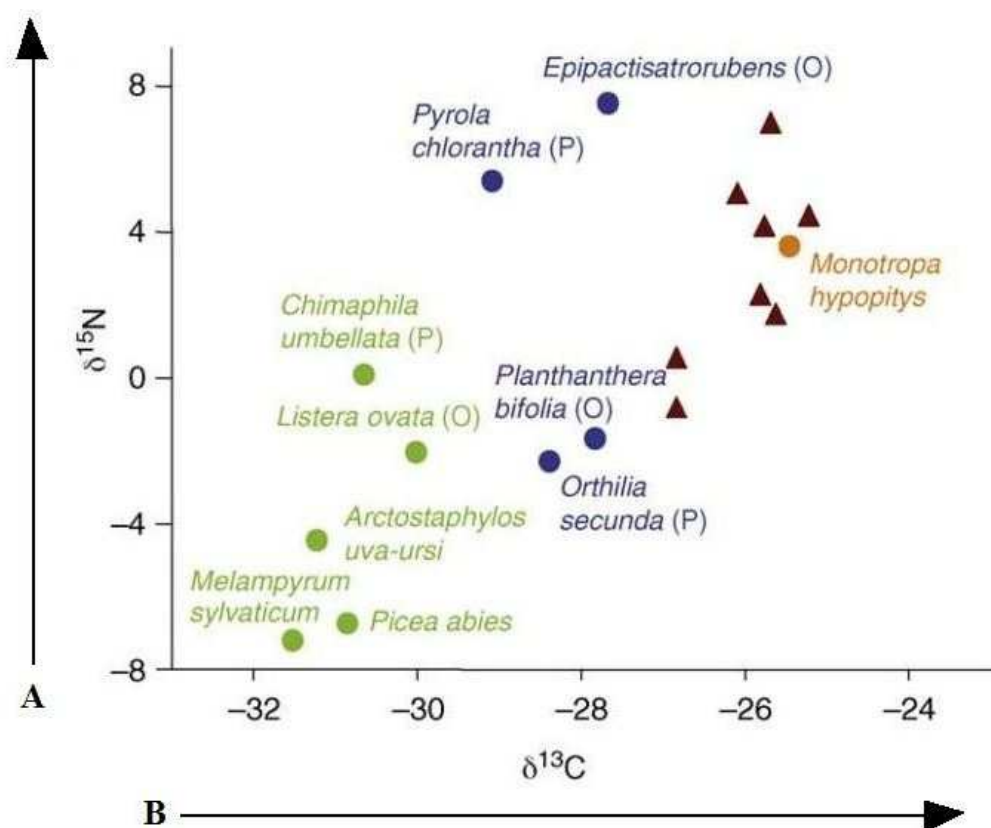


Obrázek 3.2 Fylogenetický strom skupiny orchidejí Neottieae. Zeleně jsou vyznačeni – autotrofové, modře – mixotrofové a hnědě – mykoheterotrofové. Převzato z Selosse a Roy, 2009

3.2 Mixotrofie u rostlin

Mixotrofie je způsob výživy, který kombinuje autotrofní i heterotrofní získávání uhlíku. Mixotrofně se vyživují skupiny organismů jako jsou např. Dinophyta, Ciliata, Haptophyta, Cryptophyta (Raven, 1997) a některé planktonní řasy (Jones, 2000). Mixotrofní suchozemské rostliny jsou např. poloparazitické jmelí (*Viscum album* L.), které od hostitele získává až 63 % svého uhlíku (Bannister & Strong, 2001). V určité míře jsou i některé masožravé rostliny schopné mixotrofie (Adamec, 1997).

Ukazuje se, že jistá forma mixotrofie existuje i u zelených mykorhizních rostlin (viz obr. 3.3). Příkladem jsou rostliny z rodů *Pyrola*, *Orthilia* a *Chimaphila* z čeledi Ericaceae a zelené orchideje rodu *Epipactis*, *Corallorhiza*, *Cephalanthera* a *Plantanthera*, které získávají uhlík a dusík od svých mykorhizních hub (Bidartondo *et al.*, 2004, McKendrick *et al.*, 2000 Selosse & Roy, 2009).

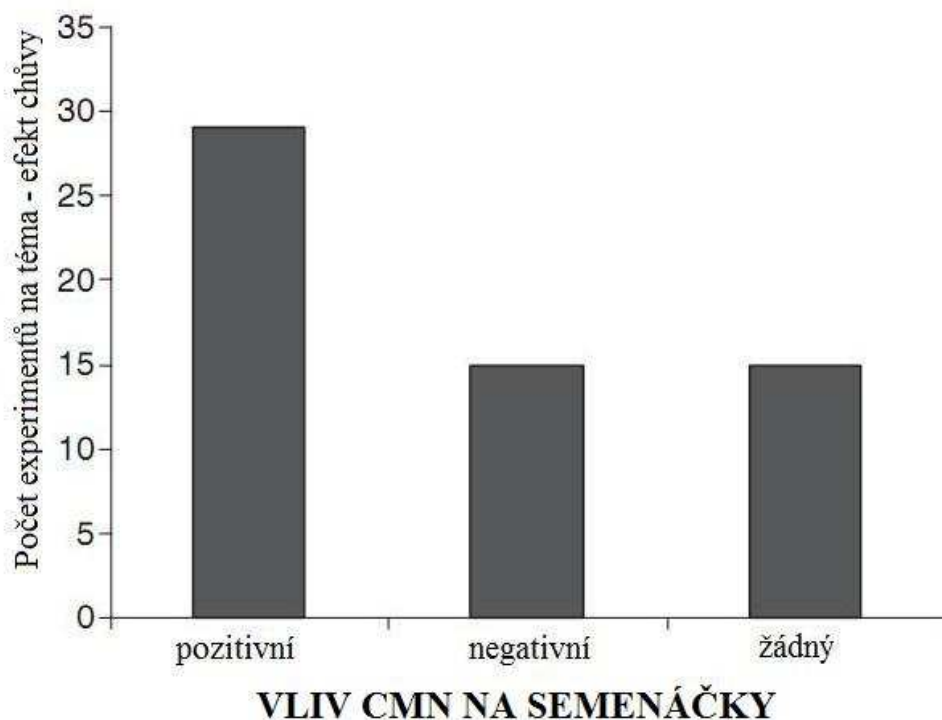


Obrázek 3.3 Znárodnění typu výživy různých rostlin. Šipka A ukazuje množství dusíku získaného od mykorhizního symbionta. Šipka B ukazuje množství uhlíku získaného od mykorhizního symbionta.

Zeleně jsou vyznačeny rostliny autotrofní, modře mixotrofní a hnědě MHT. O – orchideje, P - rod *Pyrola*. (Selosse a Roy, 2009)

3.3 Efekt chůvy neboli Nurse effect

EcM myceliální sítě umožňují spojení (viz obr. 5) mezi dospělými stromy a jejich semenáčky (Nara, 2006). Nurse effect (viz obr. 4) neboli efekt chůvy popisuje speciální vztah dospělých stromů k jejich semenáčkům. Míra přežívání a rychlost růstu semenáčků je často závislá na přítomnosti mykorhizních hub v jejich kořenech. Díky myceliálním sítím mají oproti jiným rostlinám semenáčky kompetiční výhodu, protože dostávají od dospělých stromů uhlíkaté látky (Simard *et al.*, 1997) a vodu (Warren *et al.*, 2008). Například v tropickém lese, kde je při zemi (díky zastínění velkými stromy) značný nedostatek světla, mohou být úspěšnější a lépe přežívat ty semenáčky, které jsou mykorhizní a jsou napojení na myceliální síť (McGuire, 2007).



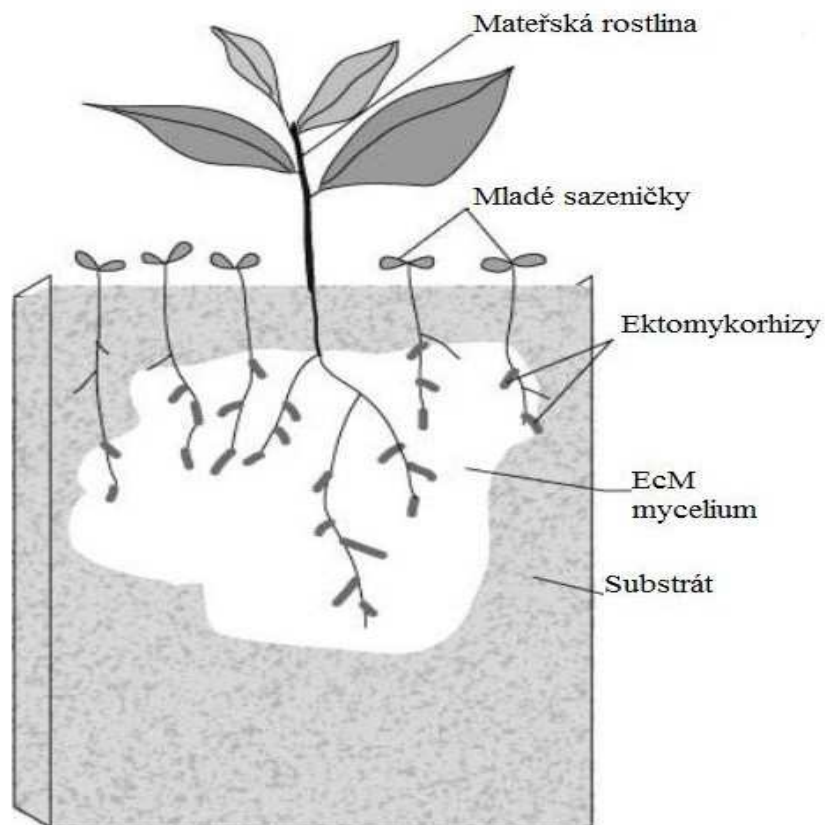
Obrázek 4. Vliv společné myceliální sítě (CMN) s dospělým stromem na vývoj semenáčků. Pozitivní vliv odpovídá jevu „efekt chůvy“. Literární analýza experimentů týkajících se efektu chůvy. (van der Heijden & Horton, 2009)

Vznik efektu chůvy umožňují EcM houby jako např. *Rhizopogon vesiculosus* A.H. Sm. a *Rhizopogon vinicolor* A.H. Sm., které v lesním ekosystému navzájem propojují douglasky tisolisté (*Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* Beissn). V takové komunitě se vyskytují vzrostlé a věkovité stromy, které jsou pro komunitu nosné. Vytvářejí totiž vhodné lokální podmínky pro vývoj semenáčků a jsou zásadní pro utváření celého společenství. Takovéto velké stromy se v angličtině nazývají „Hub trees“ a jsou definovány tím, že od nich vede nejvíce spojení k ostatním stromům (viz obr. 3.), zatímco od „řadového“ člena sítě vede např. pouze jedno spojení (Simard, 2009).

Jeden z experimentů týkajících se efektu chůvy byl prováděn taktéž s douglaskami tisolistými. Tyto stromy tvoří ektomykorhizy s houbami *Wilcoxina rehmi* Chin S. Yang & Korf, *R. vinicolor*, *Russula brevipes* P., *Cenococcum geophilum* Fr. a *Amphinema byssoides* Pers.. Experiment sledoval vliv přítomnosti mykorhiz (napojení na CMN) na fyziologické procesy malých semenáčků. Ukázalo se, že semenáčky napojené na EcM sítě vykazovaly (v porovnání s kontrolními, nenapojenými semenáčky) nejvyšší efektivitu využití vody, vyšší hodnoty asimilace CO₂, vyšší obsah dusíku v listech a nejvyšší hodnoty přeneseného uhlíku ¹³C (od vzrostlých stromů) obsaženého v kořenech a nadzemních pletivech (Teste *et al.*, 2009).

Vliv efektu chůvy na vývoj skladby lesního ekosystému byl pozorován v následující studii. V monodominantním lese kde převládá druh *Pinus radiata* D. Don, byly porovnávány semenáčky napojené na CMN spolu se semenáčky kontrolními (bez mykorhiz). Zároveň byl pozorován vliv kořenů okolních vzrostlých stromů na semenáčky. Jedna skupina semenáčků byla napojena na CMN a současně byla v blízkosti kořenů vzrostlých stromů. Druhá skupina nebyla napojena na CMN a ani nebyla blízko kořenů vzrostlých stromů. Ukázalo se, že semenáčky, které byly daleko od kořenů dospělých stromů a byly napojeny na CMN, byly stejně velké jako ty nenapojené a vykazovaly větší míru přežívání, ale jejich nadzemní biomasa byla nižší než u nenapojených. U semenáčků, které byly v blízkosti kořenů okolních vzrostlých stromů a zároveň s nimi propojených mykorhizní sítí, byly výsledky následující: v porovnání s těmi, kteří nebyly v blízkosti kořenů a neměly přístup k CMN, byly menšího vzrůstu, měly o polovinu nižší nadzemní biomasu a ještě vykazovaly nižší míru přežívání (Booth & Hoeksema, 2010). To by mohlo znamenat, že vzrostlé stromy podporují své semenáčky za pomoci CMN pouze tehdy, když nejsou příliš blízko jejich kořenů. Tuto hypotézu podporuje ještě jiný experiment, jenž ukázal, že i semenáčky *Pseudotsuga menziesii* Mirbel. nejvíce prosperují ve vzdálenosti 2,5 až 5m od mateřského stromu a naopak nejméně se daří semenáčkům vzdálených 0,5 m (Teste & Simard, 2008).

Příkladem určité formy efektu chůvy by mohl být vztah k semenáčkům u *Salix reinii* Franch. et Sav., která žije na lávových polích sopky Fuji. Ranně sukcesní *S. reinii* roste a prosperuje zejména díky svým EcM symbiontům. Její semenáčky nejsou schopné bez pomoci mateřské rostliny EcM symbiózu vytvořit. Ukázali to kontrolní jedinci, kteří byli v blízkosti nemykorhizního stromku a kteří byli následně výrazně slabší a měli méně listových pupenů. Dokázali si ji ale vytvořit, pokud byli nablízku (v dosahu EcM mycelia) své mateřské rostliny (viz obr 5.). Fakt, že je při vytvoření sítě zapojeno pouze jedno houbové individuum, byl ověřen T-RFLP analýzou (Nara, 2006).



Obrázek 5. Schéma propojení semenáčků a mateřské rostliny. (Nara, 2006)

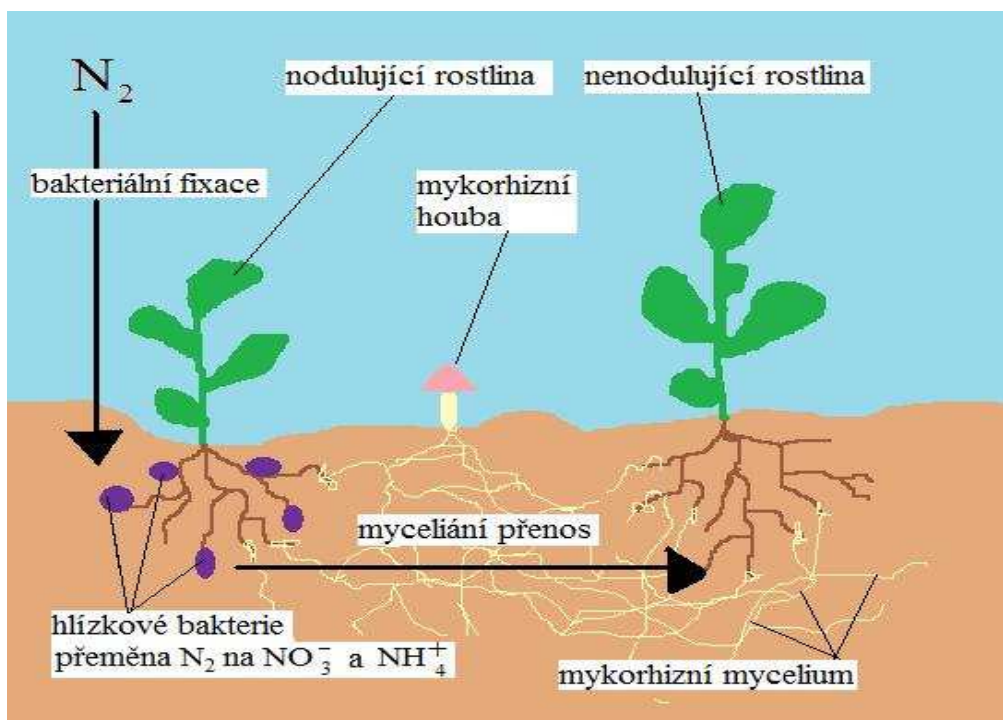
3.4 Přenos dusíku mezi rostlinami skrze CMN

Dusík je jeden z makrobiogenních prvků nezbytných pro růst a vývoj rostlin. Jeho dostupnost má vliv na produkci biomasy, ontogenetický vývoj, rychlost fotosyntézy, hormonální rovnováhu atd. I když je tento prvek zastoupený v atmosféře 78 %, je pro mnohé rostliny nedostupný. Jsou ale takové, které dokážou vzdušný dusík zužitkovat. Jsou to např. rostliny z čel. bobovitých, jež mají v kořenech symbiotické nitrifikační bakterie. Hlízkové bakterie z rodu *Azorhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Mesorhizobium*, *Rhizobium*, *Frankia* nebo *Sinorhizobium* mají ve svém fyziologickém aparátu enzym nitrogenázu, díky níž dokážou přetvořit dusík na amonný iont (NH_4^+) (Engel *et al.*, 2010). Ve formě NH_4^+ je už dusík pro rostliny snadno dostupný.

Rostliny s hlízkovými bakteriemi, neboli N_2 fixující rostliny hrají velmi důležitou roli v koloběhu dusíku v rostlinném ekosystému. Dokážou totiž ostatním rostlinám vzdušný dusík zprostředkovat v dostupné formě NH_4^+ a NO_3^- . Tento přenos se uskutečňuje buď cestou nepřímou a to tak, že N_2 fixující rostliny obohatí okolní půdu dostupnými formami dusíku, nebo přímou cestou (viz obr. 6) - pomocí myceliálních sítí mykorhizních hub (He *et al.*, 2003).

Myšlenku, že myceliální sítě mohou zprostředkovat přenos dusíku mezi rostlinami, podporují experimenty založené na metodě tzv. těžkých izotopů. Tato metoda spočívá v tom, že dusík má (mimo jiné) dva stabilní izotopy ^{14}N a ^{15}N . Izotop ^{14}N je zastoupen v atmosféře 99.6337 % a izotop ^{15}N zbývajícími 0.3663 % (http://en.wikipedia.org/wiki/Isotopes_of_nitrogen). Všechny biochemické a fyziologické procesy znevýhodňují ^{15}N oproti ^{14}N kvůli jeho vyšší atomové hmotnosti. Důvodem je vyšší spotřeba energie při přítomnosti těžšího izotopu v reakcích.

Přenos dusíku mezi rostlinami je pozorovatelný u rostlin fixujících N_2 a rostlin, co dusík fixovat nedokážou. Je to proto, že rostliny nefixující N_2 mají vyšší hodnoty $\Delta^{15}\text{N}$ než rostliny, které N_2 fixovat dokážou. Hodnoty $\Delta^{15}\text{N}$ v listové biomase mykorhizních rostlin se pohybují v následujícím pořadí (od nejnižších): nemykorhizní rostliny / AM rostliny – EcM rostliny – ErM rostliny. Výskyt izotopu ^{15}N v přírodě je minimální a rozdíly v hodnotách $\Delta^{15}\text{N}$ proto mohou dávat informaci o přenosu dusíku mezi rostlinami (He *et al.*, 2003).



Obrázek 6. Schéma fixace vzdušného dusíku a přenosu skrze CMN. Poznámka: Ne všechny mykorhizní houby tvoří nadzemní plodnice.

3.4.1 Přenos dusíku skrze AM síť

AM myceliální sítě mohou zprostředkovat přenos dusíku mezi rostlinami. Jako příklad lze uvést experiment, který byl prováděn v laboratorních podmínkách. Jako modelový organismus byl použit (N_2 fixující) nodulující hrách (*Pisum sativum* L.) jako dárce N a ječmenem (*Hordeum vulgare* L.) coby příjemce. Bylo zjištěno, že mezi těmito rostlinami dochází k obousměrnému přenosu dusíku. Ovšem množství dusíku přenesené skrze AM mycelia z ječmene do pletiv hrachu bylo zanedbatelné. AM houba, jejíž mycelium přenos zprostředkovalo, byla *Glomus intraradices* N.C. Schenck & G. S. Sm. Přenos dusíku se znatelně zvýšil (z 0,6 mg na 2,6 mg) po odštíhnutí části (asi 40 %) dárcovské rostliny (Johansen & Jensen, 1996). Toto pozorování lze vysvětlit tak, že po oddělení části těla, rostlina zmobilizovala síly a zvýšila tím tok dusíku z kořenů. Množství dusíku přeneseného mezi těmito dvěma rostlinami je poměrně malé a tento pokus ukazuje to, že AM houby mohou zprostředkovat je přenos mezi dvěma rostlinami.

K přenosu dusíku skrze mycelium AM hub dochází také mezi sveřepem měkkým (*Bromus hordeaceus* L.), tolicí mnohotvárnou, (*Medicago polymorpha* L.) a révou vinnou (*Vitis vinifera* L.). Rostliny jako je sveřep a tolice bývají pěstovány jako krycí podrost na

vinohradech, aby zamezili erozi, obohacovali půdu a zlepšili strukturu zeminy. Laboratorní experiment ukázal, že pomocí mycelia AM hub může docházet k přenosu dusíku mezi krycími plodinami a révou vinnou. V jejích listech byl detekován dusík, který pocházel z tolíce a sveřepu. Měření byla prováděna 5 a 10 dní po tom, co byly tyto krycí plodiny označeny dusíkem ^{15}N (Cheng & Baumgartner, 2004).

I některé polní experimenty ukázaly, že k přenosu dusíku mezi rostlinami dochází a dokonce i ve značném množství. Např. pokusy, kde byly jako modelové organismy použity kultivary sójy (*Glycine max* L.) fixující N_2 a kultivary, které nebyly schopné tvořit N_2 fixující hlízky. Nodulující a nenodulující rostliny byly propojeny myceliální sítí AM hub. Pomocí metody označování dusíkem ^{15}N bylo prokázáno, že nenodulující jedinci získávali dusík od jedinců, kteří fixovali dusík. Množství přeneseného dusíku (za jeden rok) od N_2 fixujících jedinců bylo až 41,2 kg/ha, což odpovídá 41-48 % celkového N v nenodulujících rostlinách (Moyer-Henry *et al.*, 2006).

Ve stejném experimentu bylo také zkoumáno, zda dochází k přenosu dusíku mezidruhově a to mezi sójou (*G. max*) či podzemnicí olejnou (*Arachis apogea* L.) a rostlinami *Sida spinosa* L. z čeledi *Malvaceae* a *Senna obtusifolia* L. z čeledi *Fabaceae*. Pro porovnání byly použity ještě rostliny *Cyperus esculentus* L. a *Amaranthus palmeri* S., o kterých je známo, že netvoří symbiózy s AM houbami. Pokusné rostliny, které nejsou schopné fixovat vzdušný dusík, byly zasazeny do půdy spolu s N_2 fixující sójou (*G. max*) a podzemnicí olejnou (*Arachis apogea* L.) a po 60 dnech byly sklizeny. Analýza listových pletiv ukázala, že hodnota $\Delta^{15}\text{N}$ (v porovnání s nodulujícími rostlinami) byla menší než v okolní půdě. To poukazuje na přenos dusíku z nodulujících rostlin.

U rostliny *Sida spinosa* L., která byla pomocí mykorhizního mycelia propojená s N_2 fixující podzemnicí (*A. apogea*), byla provedena prvková analýza jejích pletiv. Ukázalo se, že 83 % jejího celkového obsahu dusíku, pocházelo z procesu fixace vzdušného N_2 . Jelikož *S. spinosa* vzdušný dusík fixovat nedovede, znamená to, že ho získala od N_2 fixující podzemnice. Podobně u rostliny *Senna obtusifolia* L. to bylo až 60 % dusíku, co pocházel od N_2 fixující podzemnice a sóji. U nemykorhizních rostlin *Cyperus esculentus* L. a *Amaranthus palmeri* S. pěstovaných spolu s N_2 fixující podzemnicí a sójou nebyl nalezen žádný značný rozdíl v porovnání s kontrolou, kde byly tyto rostliny pěstovány samostatně.

Zdá se, že k přenosu dusíkatých látek mezi rostlinami dochází. Jaký vliv má tento přenos na rostlinná společenstva, není známo. Stejně tak jako faktory, které mohou tento přenos ovlivňovat.

3.4.2 Přenos dusíku skrze EcM sítě

K přenosu dusíku dochází i v rámci EcM sítí. Příkladem je studie (He *et al.*, 2005), která uvádí jak je mezi australským stromem *Casuarina cunninghamiana* Miq. z řádu Fagales a blahovičnickem (*Eucalyptus maculata* Hooker) transportován dusík skrze mycelium houby z rodu *Pisolithus*. V tomto případě je přenos obousměrný. Rostliny byly rozděleny na kontrolu (bez mykorhizy) a na mykorhizní dárce a příjemce. Dárce byl měsíc před měřením živěn ^{15}N obohaceným hnojivem, zatímco příjemce pouze standardním ^{14}N . Výpočtem bylo eliminováno množství přirozeného ^{15}N , které by se mohlo do příjemce dostat jinudy, než přes mykorhizní mycelium.

Jelikož je *C. cunninghamiana* sama schopna fixovat vzdušný dusík (díky hlízkovým bakteriím), zdálo by se, že to bude ona, kdo bude jeho výraznějším dárce. Opak je však pravdou. Měření přeneseného dusíku ^{15}N ukázala, že více dusíku dostávala právě *Casuarina*. Je to zřejmě proto, že má vyšší nároky na příjem dusíku (He *et al.*, 2005).

3.5 Přenos fosforu mezi rostlinami skrze CMN

Fosfor je součástí mnoha významných sloučenin v rostlinných pletivech. Jsou to zejména fosfolipidy jako složky membrán, RNA, DNA, NAD^+ , NADP^+ , ATP atd. To vypovídá o všudypřítomnosti fosforu v rostlinném těle a jeho podílu na mnoha zásadních metabolických procesech. Následující kapitola pojednává o přenosu fosforu mezi rostlinami díky jejich propojení mykorhizními mycelii.

3.5.1 Přenos fosforu mezi rostlinami skrze AM sítě

Podzemní sítě mykorhizních hub zprostředkovávají přenos fosforu mezi rostlinami. Např. studie (Malcova *et al.*, 1999) uvádí experiment, který prokázal přenos fosforu mezi rostlinami *Calamagrostis villosa* (Chaix) J.F. Gmelin a *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. skrze mycelium *Glomus mosseae*. Jako další příklad může být laboratorní experiment, který sledoval přenos ^{32}P mezi dvěma rostlinami skrze sdílené mycelium AM hub. Jako modelové organismy zde byly použity hospodářsky významné druhy: hrách setý (*Pisum sativum* L.) a ječmen obecný (*Hordeum vulgare* L.) a jejich AM symbiont *Glomus intraradices*. Pokus prokázal, že hrách je donorem fosforu a ječmen jeho akceptorem (Johansen & Jensen, 1996). Množství fosforu přeneseného do kořenů ječmene, čítalo 0,2 % jeho celkového P v pletivech.

To odpovídá 1,3 % celkového množství P v kořenech hrachu. V případě, že byla odstraněna nadzemní část dárcovské rostliny, se množství přeneseného P zvýšilo až na 7 % (kořenového fosforu hrachu), což je přibližně 0,1 mg.

Mezidruhový přenos fosforu ^{32}P skrze mycelia AM hub *Gigaspora rosea* N.C. Schenck & G. S. Sm. a *Glomus mossae* probíhá také mezi rychle rostoucími travinami v podrostu a semenáčky stromů tvořících arbuskulární mykorhizy (Enkhtuya & Vosatka, 2005). Tuto myšlenku potvrzuje laboratorní experiment, který použil jako modelové organismy psineček z čeledě *Poaceae* a sazenice javoru (*Acer pseudoplatanus* L.), vrby (*Salix purpurea* L.), olše (*Alnus glutinosa* L. Gaerth). Psineček a jednotlivé semenáčky byly pěstovány v růstových komorách v 80 ml rhizoboxech a byly propojeny ERM mykorhizních hub. V tomto případě byl donorem fosforu psineček, od kterého putoval skrze mycelia AM hub směrem k semenáčkům.

3.6 Přenos uhlíku mezi rostlinami skrze CMN

Přenos uhlíku byl zmíněn již v některých předchozích kapitolách. Šlo zde o poměrně speciální příklady jako je MHT, mixotrofie a efekt chůvy. Tyto jevy mají většinou celkem uspokojivé vysvětlení – MHT a mixotrofie, jako zvláštní forma výživy či parazitizmu nebo efekt chůvy jako způsob zvýšení inkluzivní fitness podporou svých potomků. Následující kapitoly jsou odlišné v tom, že se věnují mezidruhovému myceliálnímu přenosu uhlíku mezi autotrofními rostlinami (Simard *et al.*, 1997). Proč k něčemu takovému dochází, není zatím vůbec známo.

Metoda, pomocí které se přenos uhlíku mezi rostlinami detekuje, je založená na označení dárcovské rostliny izotopem uhlíku ^{13}C nebo ^{14}C . Stabilní izotop uhlíku ^{13}C je v přírodě zastoupen 1,109 % a radioaktivní izotop ^{14}C pouze 0,000000001 %. (http://en.wikipedia.org/wiki/Isotopes_of_carbon). Takto označený uhlík lze detekovat a následně posoudit, zda došlo k jeho přenesení mezi rostlinami pomocí mykorhizních mycelií. V experimentech, které sledují myceliální přenos, se chovají izotopy ^{13}C a ^{14}C odlišně a každý z nich se více či méně hodí pro jiný účel. Izotop ^{13}C je používán častěji, protože jeho aplikace, bezpečné skladování a likvidace je v porovnání s radioaktivním ^{14}C mnohem jednodušší (Philip & Simard, 2008).

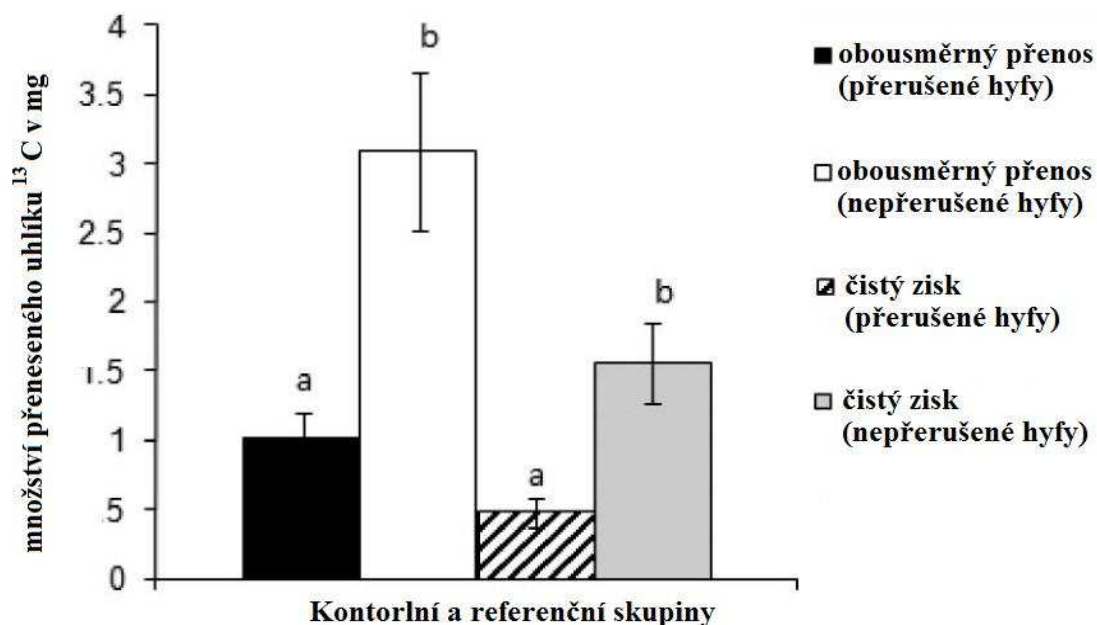
3.6.1 Přenos uhlíku mezi rostlinami skrze AM síť

AM houby jsou schopné zprostředkovat přenos uhlíku mezi rostlinami. Prokazuje to studie (Watkins *et al.*, 1996). Experiment byl proveden v laboratorních podmínkách, jako modelové organismy byly použity jitrocel kopinatý (*Plantago lanceolata* L.) a troskut prstnatý (*Cynodon dactylon* L.). Pomocí metody označování izotopem uhlíku ^{13}C bylo zjištěno, že k přenosu uhlíku mezi těmito rostlinami došlo, ale ve velmi malém proměnlivém množství. K přenosu uhlíku skrze mycelia AM hub dochází také mezi javorem cukrovým (*Acer saccharum* Marsh.) a bylinou kandíkem americkým (*Erythronium americanum* Ker Gawl.). V této studii byl pro označení použit radioaktivní izotop ^{14}C (Lerat *et al.*, 2002). Další příklad přenosu uhlíku skrze mycelia AM hub uvádí studie (Carey *et al.*, 2004a). Metodou označování izotopem uhlíku ^{13}C bylo zjištěno, že chrpa *Centaurea maculosa* Lam. získává pomocí propojení AM houbami uhlík od *Festuca idahoensis* Elmer. Díky tomu má značnou kompetiční výhodu (viz kapitolu 4).

Fakt, že byl zaznamenán přenos uhlíku z AM houby do rostlinného hostitele, ovšem neznamená, že to tak musí být vždy. Pravděpodobně velmi záleží na zvolených modelových druzích. Studie (Pfeffer *et al.*, 2004) např. říká, že rostlinný symbiont nezískává od své AM houby žádný uhlík. Jako modelové organismy byly v tomto experimentu použity mrkev obecná (Pfeffer *et al.*, 2004) a její symbiotická AM houba *Glomus intraradices*. Metodou označování izotopy ^{13}C a ^{14}C byl sledován pohyb uhlíku z živného media do houbových pletiv. Ukázalo se, že uhlík přechází z ERM do vnitro-kořenového mycelia, ale do rostlinných pletiv už ne. K podobnému závěru došel i autor studie (Voets *et al.*, 2008), který prováděl experiment s rostlinami vojtěšky (Bonfante & Anca, 2009) propojenými AM houbou *G. intraradices*. K přenosu uhlíku mezi rostlinami - dárce (označenými izotopem uhlíku ^{13}C) a rostlinami - příjemci sice došlo, ale přenesený uhlík zůstal ve vnitro-kořenovém myceliu a do rostlinných pletiv se nedostal.

3.6.2 Přenos uhlíku mezi rostlinami skrze EcM sítě

Poznatků o tom, že mezi rostlinami dochází k mezidruhovému přenosu uhlíku skrze mycelia EcM hub, zatím není mnoho. EcM houby jsou schopné tento přenos zprostředkovat. Příkladem je studie (Philip *et al.*, 2010). V experimentu, který byl proveden v laboratorních podmínkách, byly jako modelové organismy použity semenáčky břízy papírovité (*Betula papyrifera*) a douglasky tisolisté (*Pseudotsuga menziesii*). Semenáčky byly pěstovány po osm měsíců ve skleníku a během té doby měli dostatečný přísun označeného CO₂. U kontrolní skupiny semenáčků byla pravidelně přerušována hyfová spojení mezi jednotlivými rostlinami, zatímco u referenční skupiny nikoliv. Cílem experimentu bylo ověřit, zda je přenos mezi semenáčky břízy a douglasky obousměrný, zda jeden z druhů vykazuje čistý zisk uhlíku a zda dochází ve větší míře k přenosu pomocí myceliálního propojení nebo skrze půdní prostředí. Výsledky ukázaly, že přenos byl obousměrný, přičemž u semenáčků douglasky byl zisk vyšší. Čistý zisk uhlíku přeneseného do pletiv douglasky byl 2-3 % (viz obr. 7). K přenosu uhlíku docházelo i půdním prostředím, ale v mnohem menší míře, než u přenosu myceliálního. Analýza mykorhizních kořenů semenáčků ukázala, že EcM houby, které přenos zprostředkovaly, byly z rodů: *Wilcoxina*, *Hebeloma*, *Rhizopogon* a *Tomentella*.



Obrázek 7. Množství přeneseného uhlíku jak obousměrně, tak i od břízy do douglasky (čistý zisk). Vysvětlivky: a) kontrolní skupina b) referenční skupina. (Philip *et al.*, 2010)

3.7 Přenos ostatních látek mezi rostlinami skrze CMN

Díky myceliálním sítím mohou rostliny sdílet nejen minerální živiny, ale i mnoho jiných látek. Příkladem jsou následující studie.

a) Voda – Mykorrhizní houby mohou zprostředkovat přenos vody mezi rostlinami (Plamboeck *et al.*, 2007). K přenosu vody skrze myceliální sítě dochází např. u semenáčků dubu *Quercus agrifolia*, propojených navzájem EcM a AM houbami. Dalším příkladem jsou byliny *Eriogonum fasciculatum*, Benth., *Salvia mellifera* Greene, *Keckiella antirrhinoides* Benth. propojené se semenáčky *Quercus agrifolia* myceliem AM hub (Egerton-Warburton *et al.*, 2007). Experimenty, které přinesly důkazy o přenosu vody skrze myceliální propojení, byly prováděny v laboratorních podmínkách. Rostliny byly rozděleny na dárce, kteří byli zaliti označenou vodou, a příjemce, kteří byli vystaveni dlouhodobému nedostatku vody. Pro označení a detekci přenesené vody, byly použity dvě metody. V prvním případě byly rostliny zality těžkou vodou (D₂O) a v druhém případě byla voda označena fluorescenční barvou. Houby, které přenos zprostředkovaly, byly: EcM (basidiomycety - *Cortinarius evernius* F., *Boletus amygdalinus* T., *Pisolithus tinctorius* P. a ascoycet - *Cenococcum geophilum* Fr.) a glomeromycety (rody *Scutellospora*, *Gigaspora*, *Acaulospora* a *Glomus*).

b) signální látky – Rostliny si mohou skrze mycelium mykorrhizních hub posílat mimo jiné i výstražné signály. Laboratorní experiment, který podporuje tuto myšlenku (Song *et al.*, 2010), použil jako modelové organismy lilek rajče (*Lycopersicon esculentum* Mill.) a jeho symbiotickou AM houbou *Glomus moseae*. Rajčata byla pěstována v oddělených květináčích a jediné spojení mezi nimi bylo skrze AM mycelium. Z této propojené dvojice byla vždy jedna rostlina infikována patogenní houbou *Alternaria solani* Sorauer. Aby bylo zamezeno přenosu volatilních signálů, byla infikovaná rostlina překryta vzduchotěsným obalem. Už osmnáct hodin po infekci listů patogenem se spustila v nenapadené rostlině exprese genů pro produkci obranných látek! Tato studie jako první ukazuje, že rostliny si mohou předávat výstražné látky skrze mycelium mykorrhizních hub.

4. Ekologický význam myceliálního propojení rostlin

Mykorrhizní sítě zřejmě pomáhají udržovat rostlinné populace v určité stabilitě. Příkladem může být tropický lesní ekosystém ve střední Guyaně. Druhá diverzita místního klimaxového systému je většinou obrovská. Existují ovšem plochy, které jsou pokryté stromy *Dicymbe corymbosa* Benth. z čel. Caesalpiniaceae, kde je diverzita mnohem nižší. Zápoj tohoto jediného druhu tam čítá od 50 do 90 % plochy. Tento strom v určitém období vypustí tisíce svých semen, které díky okolním podmínkám okamžitě po dopadu na zem klíčí. V tomto biotopu tvoří 98 % rostlin AM symbiózy, ale *D. corymbosa* tvoří EcM symbiózu. Sítě EcM hub zřejmě pomáhají jejím semenáčkům v růstu, což jim umožňuje ovládnout okolní stanoviště a vytvořit monodominantní pokryv. Tuto hypotézu ověřoval experiment (McGuire, 2007). Mykorrhizní semenáčky byly porovnávány s nemykorrhizní kontrolou. Po roce byly výsledky následující: semenáčky s přístupem s EcM sítím měli vyšší míru přežití, větší biomasu a větší počty listů. Zdá se, že právě mykorrhizní sítě značnou měrou pomáhají vytvořit rostlině *D. corymbosa* monodominantní postavení na svém stanovišti.

4.1 Invazní rostliny

Některé invazní rostliny možná mají proti domácím druhům kompetiční výhodu proto, že parazitují na myceliálních sítích. Příkladem může být chrpa původem z Evropy (*Centaurea maculosa* Lam.), která se v severní Americe už od konce 19. století šíří v ekosystému travnatých prérií. Své konkurenty vytlačuje zřejmě tím, že využívá AM sítí okolních rostlin. Invazivní *C. maculosa* se připojí k AM sítím nativních travin *Festuca idahoensis* Elmer. a odebírá z nich uhlíkaté látky. Bylo to experimentálně ověřeno v laboratorních podmínkách. Výsledky ukázaly, že rostliny *C. maculosa*, které byly pěstovány v přítomnosti AM hub, měly v porovnání s kontrolními jedinci (bez AM hub) o 87-168 % větší biomasu. Biomasa u rostlin *C. maculosa*, které byly pěstovány s AM houbami v půdě a zároveň společně s *F. idahoensis*, byla v porovnání s těmi, co byly pěstovány samy, výrazně vyšší. Stejně tomu bylo i u rostlin *C. maculosa*, které měli díky zastínění o 14 % nižší hodnoty fotosyntézy. V porovnání s jedinci bez mykorrhizy pěstovanými spolu s *F. idahoensis* měli vyšší hodnoty biomasy. To naznačuje, že invazivní chrpa *C. maculosa* získala uhlíkaté látky od nativní rostliny *F. idahoensis*. Mohlo by to být asi 15 % celkového nadzemního uhlíku, který by jinak získala *F. idahoensis* (Carey *et al.*, 2004b). I když je tento případ velmi speciální, je možné, že některé invazivní druhy rostlin tímto způsobem vyřadí své soupeře ze hry.

4.2 Wood wide web

Mykorhizní sítě v mnohém připomínají sociální sítě v lidské společnosti. Aby byl nějaký systém označený jako síť, musí obsahovat uzlové body a spojky. Příklady vidíme třeba v dopravě, v počítačové technice nebo u sociálních sítí. Pohled na mykorhizní sítě nabízí dvě možnosti. Jednak fytoцентрический (Philip *et al.*, 2010), tzn. že uzlové body tvoří rostliny a houby jsou jejich spojky a jednak mykocentrický (Lekberg *et al.*, 2010), tzn. že houby tvoří uzlové body a rostliny jsou jejich spojkami. Dosud není známo, která z možností je správná, neboť vztahy mezi rostlinami a houbami u mykorhizních symbióz jsou velmi různorodé. Existuje také myšlenka, že mykorhizní sítě by mohly být kombinací obojího, tzn. jakási sdružená síť. Sdružená síť by měla jako uzlové body jak rostliny, tak i houby. Stromy by mohly zařizovat nadzemní komunikaci (výměna plynů, volatilní signály) a houby by mohly být uzly pro podzemní interakce (kompetice o zdroje a vodu atd.) (Southworth *et al.*, 2005).

Teorie o meta-sítích naznačuje, že jednotlivé sítě by mohly interagovat ještě mezi sebou. V takovém modelovém lese pak např. jedle douglasky (*P. menziesii*) tvoří jednu síť díky ektomykorhizním spojením, kterou se zase prolínají AM sítě propojující luční byliny zejména čel. Poaceae (Simard, 2009). V takovéto meta-síti pak probíhají celá spektra interakcí od mutualismu přes neutrální symbiózy až po parazitizmus. Do těchto meta-sítí by mohli také pozitivně zasahovat např. různí živočichové jako roznašeči inokula, či negativně jako faktory poškozující síť okusem atd.

5. Závěr

Předkládaná bakalářská práce uvádí četně experimenty, které prokazují, že rostliny mohou díky myceliálnímu propojení sdílet dusík, fosfor, uhlíkaté látky, vodu a signální látky. O působení faktorů, které ovlivňuje přenos látek mezi rostlinami, jako je např. roční doba, stáří rostlin, kontaminace půdy a průměrná roční teplota, není známo téměř nic. Většina zmiňovaných pokusů byla prováděna v laboratorním prostředí a v umělých mikrokosmech. Zjednodušuje to sice práci a odfiltruje se tím mnoho nežádoucích jevů jako je např. disturbance přírodními živly, vliv jiných organismů atd.. Zkoumané organismy se tím vytrhnou z jejich přirozených podmínek a vznikají tak mnohé jiné nepříznivé vlivy.

Mnohé experimenty naznačují, že CMN má vliv na raný vývoj rostlin. Semenáčky mají díky efektu chůvy mnoho výhod jako např. rychlejší kolonizace mykorhizními houbami a možnost napojit se na myceliální síť, pomocí níž mohou čerpat vodu či živiny atd. Díky CMN klesá kompetice a roste diverzita, protože uhlíkaté látky a ostatní živiny mohou proudit mezi prosperujícími a méně vitálními rostlinami. Díky CMN roste stabilita, udržitelnost a produktivita ekosystémů a klesají energetické ztráty v ekosystému, protože živiny zůstávají v živé biomase (Simard & Durall, 2004).

Myceliální propojení rostlin má zjevně značný vliv na vývoj ekosystémů a na vztahy jak mezi rostlinami a houbami tak i mezi rostlinami navzájem. Poznatky o myceliálním propojení rostlin, které jsou dosud k dispozici, jsou zatím poměrně kusé a zabývají se vždy velmi specifickým problémem. Díky výzkumu myceliálního propojení rostlin poroste nejen poznání o rostlinách a houbách jako takových, ale také o procesech a dynamice ekosystémů a jejich vlivu na globální procesy.

Seznam použité literatury:

- Adamec L. 1997.** Mineral nutrition of carnivorous plants: A review. *Botanical Review* **63**: 273-299.
- Arditti J, Ghani AKA. 2000.** Tansley review No. 110 - Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications. *New Phytologist* **145**: 367-421.
- Bago B, Vierheilig H, Piche Y, AzconAguilar C. 1996.** Nitrate depletion and pH changes induced by the extraradical mycelium of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* grown in monoxenic culture BAGO1996. *New Phytologist* **133**: 273-280.
- Bannister P, Strong GL. 2001.** Carbon and nitrogen isotope ratios, nitrogen content and heterotrophy in New Zealand mistletoes. *Oecologia* **126**: 10-20.
- Beiler KJ, Durall DM, Simard SW, Maxwell SA, Kretzer AM. 2010.** Architecture of the wood-wide web: *Rhizopogon* spp. genets link multiple Douglas-fir cohorts. *New Phytologist* **185**: 543-553.
- Bidartondo MI, Bruns TD. 2001.** Extreme specificity in epiparasitic Monotropoideae (Ericaceae): widespread phylogenetic and geographical structure. *Molecular Ecology* **10**: 2285-2295.
- Bidartondo MI, Bruns TD. 2002.** Fine-level mycorrhizal specificity in the Monotropoideae (Ericaceae): specificity for fungal species groups. *Molecular Ecology* **11**: 557-569.
- Bidartondo MI, Burghardt B, Gebauer G, Bruns TD, Read DJ. 2004.** Changing partners in the dark: isotopic and molecular evidence of ectomycorrhizal liaisons between forest orchids and trees. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **271**: 1799-1806.
- Bonfante P, Anca IA. 2009.** Plants, Mycorrhizal Fungi, and Bacteria: A Network of Interactions. *Annual Review of Microbiology* **63**: 363-383.
- Booth MG, Hoeksema JD. 2010.** Mycorrhizal networks counteract competitive effects of canopy trees on seedling survival. *Ecology* **91**: 2294-2302.
- Brundrett MC. 2009.** Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant and Soil* **320**: 37-77.
- Cairney, J.W.G. & Burke, R.M. 1998.** Extracellular enzyme activities of the ericoid mycorrhizal endophyte *Hymenoscyphus ericae* (Read) Korf & Kernan: their likely roles in decomposition of dead plant tissue in soil. *Plant and Soil*, 205, 181-192.
- Cairney JWG, Meharg AA. 2003.** Ericoid mycorrhiza: a partnership that exploits harsh edaphic conditions. *European Journal of Soil Science* **54**: 735-740.

- Carey EV, Marler MJ, Callaway RM. 2004a.** Mycorrhizae transfer carbon from a native grass to an invasive weed: evidence from stable isotopes and physiology. *Plant Ecology* **172**: 133-141.
- Carey EV, Marler MJ, Callaway RM. 2004b.** Mycorrhizae transfer carbon from a native grass to an invasive weed: evidence from stable isotopes and physiology. *Plant Ecology* **172**: 133-141.
- Cheng XM, Baumgartner K. 2004.** Arbuscular mycorrhizal fungi-mediated nitrogen transfer from vineyard cover crops to grapevines. *Biology and Fertility of Soils* **40**: 406-412.
- Crayn DM, Quinn CJ. 2000.** The evolution of the atp beta-rbcL intergenic spacer in the epacrids (Ericales) and its systematic and evolutionary implications. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **16**: 238-252.
- Duddridge JA, Malibari A, Read DJ. 1980.** Structure and Function of Mycorrhizal Rhizomorphs with Special Reference to Their Role in Water Transport. *Nature* **287**: 834-836.
- Egerton-Warburton LM, Querejeta JI, Allen MF. 2007.** Common mycorrhizal networks provide a potential pathway for the transfer of hydraulically lifted water between plants (vol 58, pg 1473, 2007). *Journal of Experimental Botany* **58**: 3484.
- Engel R, Liang DL, Wallander R, Bembenek A. 2010.** Influence of Urea Fertilizer Placement on Nitrous Oxide Production from a Silt Loam Soil. *Journal of Environmental Quality* **39**: 115-125.
- Enkhtuya B, Vosatka M. 2005.** Interaction between grass and trees mediated by extraradical mycelium of symbiotic arbuscular mycorrhizal fungi. *Symbiosis* **38**: 261-276.
- Fisher JB, Jayachandran K. 2002.** Arbuscular mycorrhizal fungi enhance seedling growth in two endangered plant species from South Florida. *International Journal of Plant Sciences* **163**: 559-566.
- Giovannetti M, Fortuna P, Citernes AS, Morini S, Nuti MP. 2001.** The occurrence of anastomosis formation and nuclear exchange in intact arbuscular mycorrhizal networks. *New Phytologist* **151**: 717-724.
- Gryndler M, Baláž M, Hřelová H, Jansa J, Vosátka M 2004.** Mykorrhizní symbióza, O soužití hub s kořeny rostlin. Prague: Academia Publishing House of the Academy of Sciences of the Czech Republic.
- Hadley G, PEROMBEL.M. 1963.** Production of Pectic Enzymes by Rhizoctonia Solani and Orchid Endophytes. *Nature* **200**: 1337-&.
- Hambleton S, Sigler L. 2005.** Meliniomyces, anew anamorph genus for root-associated fungi with phylogenetic affinities to Rhizoscyphus ericae (Hymenoscyphus ericae), Leotiomyces. *Studies in Mycology*1-27
- He XH, Critchley C, Bledsoe C. 2003.** Nitrogen transfer within and between plants through common mycorrhizal networks (CMNs). *Critical Reviews in Plant Sciences* **22**: 531-567.

- He XH, Critchley C, Ng H, Bledsoe C. 2005.** Nodulated N-2-fixing *Casuarina cunninghamiana* is the sink for net N transfer from non-N-2-fixing *Eucalyptus maculata* via an ectomycorrhizal fungus *Pisolithus* sp using (NH₄⁺)-N-15 or (NO₃⁻)-N-15 supplied as ammonium nitrate. *New Phytologist* **167**: 897-912.
- Helgason T, Daniell TJ, Husband R, Fitter AH, Young JPW. 1998.** Ploughing up the wood-wide web? *Nature* **394**: 431.
- Henkel TW, Terborgh J, Vilgalys RJ. 2002.** Ectomycorrhizal fungi and their leguminous hosts in the Pakaraima Mountains of Guyana. *Mycological Research* **106**: 515-531.
- Hobbie EA. 2006.** Carbon allocation to ectomycorrhizal fungi correlates with belowground allocation in culture studies. *Ecology* **87**: 563-569.
- Johansen A, Jensen ES. 1996.** Transfer of N and P from intact or decomposing roots of pea to barley interconnected by an arbuscular mycorrhizal fungus. *Soil Biology & Biochemistry* **28**: 73-81.
- Jones RI. 2000.** Mixotrophy in planktonic protists: an overview. *Freshwater Biology* **45**: 219-226.
- Klimesova J. 2007.** Root-sprouting in myco-heterotrophic plants: prepackaged symbioses or overcoming meristem limitation? *New Phytologist* **173**: 8-10.
- Koide RT, Wu T. 2003.** Ectomycorrhizas and retarded decomposition in a *Pinus resinosa* plantation. *New Phytologist* **158**: 401-407.
- Kottke I, Oberwinkler F. 1987.** The Cellular Structure of the Hartig Net - Coenocytic and Transfer Cell-Like Organization. *Nordic Journal of Botany* **7**: 85-95.
- Leake JR. 1994.** The Biology of Myco-Heterotrophic (Saprophytic) Plants. *New Phytologist* **127**: 171-216.
- Leake JR, McKendrick SL, Bidartondo M, Read DJ. 2004.** Symbiotic germination and development of the myco-heterotroph *Monotropa hypopitys* in nature and its requirement for locally distributed *Tricholoma* spp. *New Phytologist* **163**: 405-423.
- Lekberg Y, Hammer EC, Olsson PA. 2010.** Plants as resource islands and storage units - adopting the myco-centric view of arbuscular mycorrhizal networks. *Fems Microbiology Ecology* **74**: 336-345.
- Lerat S, Gauci R, Catford JG, Vierheilig H, Piche Y, Lapointe L. 2002.** C-14 transfer between the spring ephemeral *Erythronium americanum* and sugar maple saplings via arbuscular mycorrhizal fungi in natural stands. *Oecologia* **132**: 181-187.
- Malcova R, Vosatka M, Albrechtova J. 1999.** Influence of arbuscular mycorrhizal fungi and simulated acid rain on the growth and coexistence of the grasses *Calamagrostis villosa* and *Deschampsia flexuosa*. *Plant and Soil* **207**: 45-57.
- Marschner H, Dell B. 1994.** Nutrient-Uptake in Mycorrhizal Symbiosis. *Plant and Soil* **159**: 89-102.

- McGuire KL. 2007.** Common ectomycorrhizal networks may maintain monodominance in a tropical rain forest. *Ecology* **88**: 567-574.
- McKendrick SL, Leake JR, Read DJ. 2000.** Symbiotic germination and development of myco-heterotrophic plants in nature: transfer of carbon from ectomycorrhizal *Salix repens* and *Betula pendula* to the orchid *Corallorhiza trifida* through shared hyphal connections. *New Phytologist* **145**: 539-548.
- Moyer-Henry KA, Burton JW, Israel D, Rufty T. 2006.** Nitrogen transfer between plants: A N-15 natural abundance study with crop and weed species. *Plant and Soil* **282**: 7-20.
- Nara K. 2006.** Ectomycorrhizal networks and seedling establishment during early primary succession. *New Phytologist* **169**: 169-178.
- Nehls U, Gohringer F, Wittulsky S, Dietz S. 2010.** Fungal carbohydrate support in the ectomycorrhizal symbiosis: a review. *Plant Biology* **12**: 292-301.
- Newsham KK, Fitter AH, Watkinson AR. 1995.** Multi-Functionality and Biodiversity in Arbuscular Mycorrhizas. *Trends in Ecology & Evolution* **10**: 407-411.
- Ning JC, Cumming JR. 2001.** Arbuscular mycorrhizal fungi alter phosphorus relations of broomsedge (*Andropogon virginicus* L.) plants. *Journal of Experimental Botany* **52**: 1883-1891.
- Ogura-Tsujita Y, Gebauer G, Hashimoto T, Umata H, Yukawa T. 2009.** Evidence for novel and specialized mycorrhizal parasitism: the orchid *Gastrodia confusa* gains carbon from saprotrophic *Mycena*. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **276**: 761-767.
- Perotto S, Nepote-Fus P, Saletta L, Bandi C, Young JPW. 2000.** A diverse population of introns in the nuclear ribosomal genes of ericoid mycorrhizal fungi includes elements with sequence similarity to endonuclease-coding genes. *Molecular Biology and Evolution* **17**: 44-59.
- Pfeffer PE, Douds DD, Bucking H, Schwartz DP, Shachar-Hill Y. 2004.** The fungus does not transfer carbon to or between roots in an arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist* **163**: 617-627.
- Philip L, Simard S, Jones M. 2010.** Pathways for below-ground carbon transfer between paper birch and Douglas-fir seedlings. *Plant Ecology & Diversity* **3**: 221-233.
- Philip LJ, Simard SW. 2008.** Minimum pulses of stable and radioactive carbon isotopes to detect belowground carbon transfer between plants. *Plant and Soil* **308**: 23-35.
- Plamboeck AH, Dawson TE, Egerton-Warburton LM, North M, Bruns TD, Querejeta JI. 2007.** Water transfer via ectomycorrhizal fungal hyphae to conifer seedlings. *Mycorrhiza* **17**: 439-447.
- Raven JA. 1997.** Phagotrophy in phototrophs. *Limnology and Oceanography* **42**: 198-205.
- Redecker D, Kodner R, Graham LE. 2000.** Glomalean fungi from the Ordovician. *Science* **289**: 1920-1921.

- Roy M, Watthana S, Stier A, Richard F, Vessabutr S, Selosse MA. 2009.** Two mycoheterotrophic orchids from Thailand tropical dipterocarpacean forests associate with a broad diversity of ectomycorrhizal fungi. *Bmc Biology* **7**.
- Sanders IR. 2003.** Preference, specificity and cheating in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Trends in Plant Science* **8**: 143-145.
- Scheublin TR, Van Logtestijn RSP, van der Heijden MGA. 2007.** Presence and identity of arbuscular mycorrhizal fungi influence competitive interactions between plant species. *Journal of Ecology* **95**: 631-638.
- Selosse MA, Le Tacon F. 1998.** The land flora: a phototroph-fungus partnership? *Trends in Ecology & Evolution* **13**: 15-20.
- Selosse MA, Richard F, He XH, Simard SW. 2006.** Mycorrhizal networks: des liaisons dangereuses? *Trends in Ecology & Evolution* **21**: 621-628.
- Selosse MA, Roy M. 2009.** Green plants that feed on fungi: facts and questions about mixotrophy. *Trends in Plant Science* **14**: 64-70.
- Selosse MA, Weiss M, Jany JL, Tillier A. 2002.** Communities and populations of sebacinoid basidiomycetes associated with the achlorophyllous orchid *Neottia nidus-avis* (L.) LCM Rich. and neighbouring tree ectomycorrhizae. *Molecular Ecology* **11**: 1831-1844.
- Simard SW. 2009.** The foundational role of mycorrhizal networks in self-organization of interior Douglas-fir forests. *Forest Ecology and Management* **258**: S95-S107.
- Simard SW, Durall DM. 2004.** Mycorrhizal networks: a review of their extent, function, and importance. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne de Botanique* **82**: 1140-1165.
- Simard SW, Perry DA, Jones MD, Myrold DD, Durall DM, Molina R. 1997.** Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field. *Nature* **388**: 579-582.
- Smith SA, Read DJ 1997.** Mycorrhizal symbiosis. San Diego: Academic Press
- Song YAYA, Zeng RS, Xu JAF, Li J, Shen XA, Yihdego WG. 2010.** Interplant Communication of Tomato Plants through Underground Common Mycorrhizal Networks. *Plos One* **5**.
- Southworth D, He XH, Swenson W, Bledsoe CS, Horwath WR. 2005.** Application of network theory to potential mycorrhizal networks. *Mycorrhiza* **15**: 589-595.
- Tedersoo L, May TW, Smith ME. 2010.** Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: global diversity, distribution, and evolution of phylogenetic lineages. *Mycorrhiza* **20**: 217-263.
- Teste FP, Simard SW. 2008.** Mycorrhizal networks and distance from mature trees alter patterns of competition and facilitation in dry Douglas-fir forests. *Oecologia* **158**: 193-203.
- Teste FP, Simard SW, Durall DM, Guy RD, Jones MD, Schoonmaker AL. 2009.** Access to mycorrhizal networks and roots of trees: importance for seedling survival and resource transfer. *Ecology* **90**: 2808-2822.

van der Heijden MGA, Horton TR. 2009. Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems. *Journal of Ecology* **97**: 1139-1150.

van der Heijden MGA, Klironomos JN, Ursic M, Moutoglis P, Streitwolf-Engel R, Boller T, Wiemken A, Sanders IR. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* **396**: 69-72.

Voets L, Goubau I, Olsson PA, Merckx R, Declerck S. 2008. Absence of carbon transfer between *Medicago truncatula* plants linked by a mycorrhizal network, demonstrated in an experimental microcosm. *Fems Microbiology Ecology* **65**: 350-360.

Vralstad T. 2004. Are ericoid and ectomycorrhizal fungi part of a common guild? *New Phytologist* **164**: 7-10.

Wallander H, Nilsson LO, Hagerberg D, Baath E. 2001. Estimation of the biomass and seasonal growth of external mycelium of ectomycorrhizal fungi in the field. *New Phytologist* **151**: 753-760.

Warren JM, Brooks JR, Meinzer FC, Eberhart JL. 2008. Hydraulic redistribution of water from *Pinus ponderosa* trees to seedlings: evidence for an ectomycorrhizal pathway. *New Phytologist* **178**: 382-394.

Watkins NK, Fitter AH, Graves JD, Robinson D. 1996. Carbon transfer between C-3 and C-4 plants linked by a common mycorrhizal network, quantified using stable carbon isotopes. *Soil Biology & Biochemistry* **28**: 471-477.

Zhou ZH, Miwa M, Matsuda Y, Hogetsu T. 2001. Spatial distribution of the subterranean mycelia and ectomycorrhizae of *Suillus grevillei* genets. *Journal of Plant Research* **114**: 179-185.

Zimmer K, Meyer C, Gebauer G. 2008. The ectomycorrhizal specialist orchid *Corallorhiza trifida* is a partial myco-heterotroph. *New Phytologist* **178**: 395-400.