

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Renata Fričová

Životní strategie arbuskulárně mykorhizních hub
Life history strategies of arbuscular mycorrhizal fungi

Bakalářská práce

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

Praha, 2021

Poděkování

Ráda bych poděkovala zejména Mgr. Martině Janouškové, Ph.D. za kvalifikované vedení práce a její ochotu a trpělivost při konzultacích. Zároveň také děkuji prof. RNDr. Janě Albrechtové, Ph.D. za cenné rady a odborné připomínky k této bakalářské práci. Mé velké díky patří rovněž mému kamarádovi a kolegovi Mgr. Janu Štěpkovi za neobyčejnou morální podporu. V neposlední řadě děkuji svým rodičům za podporu v průběhu celého mého studia.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 6. 5. 2021

Renata Fričová

.....

Abstrakt

Arbuskulární mykorhiza je symbiotické soužití cévnatých rostlin a arbuskulárně mykorhizních (AM) hub z podkmene Glomeromycotina. Vzhledem k tomu, že v současné chvíli je jen málo známo o životních strategiích AM hub, je těžké predikovat jejich populační dynamiku ve společenstvech. Je však patrné, že AM houby se mezi sebou liší celou řadou znaků. Fyziologické a ekologické rozdíly hub mohou ovlivnit jak výsledky jejich vzájemné kompetice, tak kooperaci s rostlinami a sukcesní dynamiku celého společenstva hub. Abychom rozšířili své znalosti o životních strategiích AM hub, je nezbytné prohloubit naše porozumění znaků a faktorů ovlivňujících vztah obou symbiontů. Tato bakalářská práce je koncipována jako rešerše, jejímž cílem je shrnout poznatky o rozdílných vlastnostech AM hub a vlivu těchto vlastností na jejich životní strategie.

Klíčová slova: arbuskulárně mykorhizní houby, životní strategie, hostitelská rostlina, vlastnosti, mycelium, kolonizace, kompetice, společenstvo, sukcese

Abstract

Arbuscular mycorrhiza is a symbiotic interaction of vascular plants and arbuscular mycorrhizal (AM) fungi from subphylum Glomeromycotina. Currently, it is difficult to predict the population dynamics of AM fungal communities, mainly because little is known about their life-history strategies. However, it is clear that AM fungi differ in a range of traits. Physiological and ecological differences between AM fungi can affect the outcome of their competition as well as cooperation with the plant symbiont and the successional dynamics of the whole community. In order to advance our knowledge of AM fungal life-history strategies, it is crucial to deepen our understanding of the traits and factors that modify interactions between the symbionts. This bachelor thesis is designed as a literature survey aimed at summarizing knowledge about functional traits of AM fungi and the impact of these traits on their life-history strategies.

Key words: arbuscular mycorrhizal fungi, life-history strategies, host plant, traits, mycelium, colonization, competition, community, succession

Použité zkratky

AM – arbuskulárně mykorhizní

BAS – branched absorbing structures

CMNs – common mycelial networks

PSII – fotosystém II

VAM – vezikulo-arbuskulární mykorhiza

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Specifické znaky arbuskulárně mykorhizních hub.....	2
2.1 Struktury a životní cyklus arbuskulárně mykorhizních hub.....	2
2.2 Specifické znaky taxonomických skupin arbuskulárně mykorhizních hub	5
2.2.1 Glomerales	7
2.2.2 Diversisporales	7
2.2.3 Paraglomerales	8
2.2.4 Archaesporales	8
3. Interakce mezi hostitelskou rostlinou a arbuskulárně mykorhizní houbou	9
3.1 Příjem živin	9
3.2 Ochrana proti patogenům.....	10
3.3 Odolnost a tolerance fyzikálních a chemických stresorů	11
4. Životní strategie arbuskulárně mykorhizních hub.....	13
4.1 Rozrůznění životních strategií arbuskulárně mykorhizních hub	13
4.2 Kompetice mezi arbuskulárně mykorhizními houbami podmíněná jejich biochemickými a strukturálními znaky.....	18
4.3 Sukcese hub v ekosystémech	21
6. Závěr	24
7. Seznam literatury	26

1. Úvod

Mykorhizní symbióza je jedním z nejrozšířenějších mutualistických vztahů na zemi. Tento symbiotický vztah mezi houbami a suchozemskými rostlinami byl zřejmě účasten mnoha důležitých vývojových etap rostlinstva. Předpokládá se, že mykorhizní houby rostlinám usnadnily přechod z vodního prostředí na souš (Redecker *et al.*, 2000). Hlavním benefitem rostliny je usnadnění příjmu minerálních živin (zejména dusík a fosfor) a vody, za což houbu zásobuje uhlíkatými látkami vzniklými fotosyntézou (Ning & Cumming, 2001). Typů mykorhizní symbiózy je několik. Odlišují se svými specifickými morfologickými znaky, ale také zúčastněnými symbionty. Nejběžnějšími typy jsou arbuskulární mykorhiza a ektomykorhiza (Smith & Read, 2008).

Arbuskulárně mykorhizní (AM) symbiózu tvoří houby z oddělení Glomeromycota s přibližně 80 % rostlinných druhů (Smith & Read, 2008), zejména bylin. Houboví symbionti jsou na vztahu s rostlinou obligátně závislí a bez její přítomnosti nemohou dokončit svůj životní cyklus. To v některých ohledech komplikuje experimentální práci. Hyfy symbiotických hub pronikají do primární kůry kořene, aniž by docházelo k porušení plazmatické membrány parenchymatických buněk primární kůry, a vytvářejí bohatě rozvětvené struktury – tzv. arbuskuly. Zde dochází k intenzivní výměně látek, energie a informací mezi houbou a hostitelskou buňkou. Další specifickou strukturou jsou vezikuly, které vytváří většina těchto symbiotických hub. Předpokládá se, že jejich funkce je zásobní (Gryndler *et al.*, 2004).

Koncept životních strategií („life-history strategies“) organismů se snaží vysvětlit, jak přirozený výběr a další evoluční síly formují organismy tak, aby optimalizovaly jejich přežití a reprodukci ve vztahu k ekologickým výzvám prostředí (Stearns, 1989). Životní strategie jsou vyjádřeny zejména životním cyklem příslušného druhu, tj. růstovými vzorci, diferenciací a reprodukcí (Begon *et al.*, 1997). Cílem životních strategií je vysvětlit, jakým způsobem organismy investují své zdroje v závislosti na kvalitě prostředí. Současné výzkumy naznačují, že druhy AM hub se mezi sebou liší v celé řadě vlastností, což jim umožňuje koexistovat v kořenových systémech rostlin (Maherali & Klironomos, 2007). V poslední době se tak objevují snahy o aplikaci životních strategií i na AM houby. Hlubší porozumění vlastnostem AM hub by nám umožnilo pochopit, jak se ustanovují společenstva AM hub. Cílem této bakalářské práce je shrnout morfologické vlastnosti jednotlivých čeledí AM hub, propojit tyto znalosti s fungováním mykorhizy a popsat důsledky různých životních strategií na kompetiční zdatnost hub a sukcesi houbového společenstva.

2. Specifické znaky arbuskulárně mykorhizních hub

Arbuskulárně mykorhizní (AM) houby tvoří symbiózu s většinou druhů rostlin a významně se podílí na dynamice rostlinných společenstev (Hart *et al.*, 2001). Nedávné výzkumy naznačují, že AM houby se liší ve znacích, které ovlivňují jejich funkci v ekosystémech. Různé druhy AM hub se mohou lišit například ve své poptávce po uhlíku z hostitelských rostlin, translokaci fosforu do kořenů, ukládání uhlíku či relativních investic do struktur (Chagnon *et al.*, 2015). Základem těchto funkčních odlišností jsou morfologické rozdíly, prostřednictvím nichž k tomuto rozrůznění dochází.

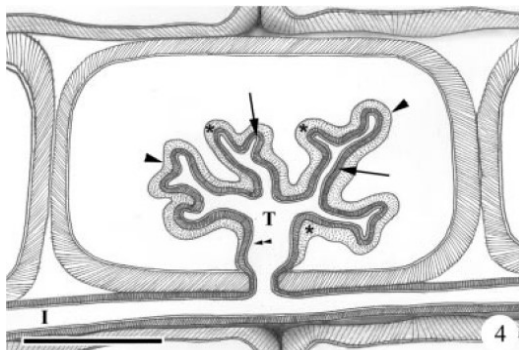
2.1 Struktury a životní cyklus arbuskulárně mykorhizních hub

Životní cyklus většiny arbuskulárně mykorhizních hub začíná klíčením spory (Gryndler *et al.*, 2004). Ty pro své vyklíčení často vyžadují chladovou dormanci, která obvykle trvá dva měsíce (Juge *et al.*, 2002). V průběhu tohoto období dochází k mobilizaci zásob energie, rozrušení buněčné stěny spory a k růstu klíční hyfy. Tím vzniká mycelium schopné kolonizace kořene rostliny. AM houby jsou schopny se šířit infekčními propagulemi, mezi něž patří spory, fragmenty extracelulárních hyf či infikované kořenové fragmenty (Smith & Read, 2008). Mimokořenové (extraradikální) mycelium arbuskulárně mykorhizních hub, je cenocytické a jeho hyfy žijí v průměru pouhých pět až šest dní (Staddon *et al.*, 2003). Expanze extraradikálních hyf je určena především půdními faktory, zejména pH (Ramos *et al.*, 2008) a dostupným fosforem (Smith & Read, 2008). Po vyklíčení spor jsou extraradikální hyfy schopny růst po povrchu kořenů hostitele. Pokud naleznou vhodného hostitele, může dojít k diferenciaci buněk apresoria, specializovaných struktur usnadňujících průnik hyfy do buňky rhizodermis a poté do parenchymatické buňky primární kůry kořene a vstupu do symbiotické fáze (Nagahashi & Douds, 1997). Po kolonizaci kořene mohou extraradikální hyfy produkovat nové spory, ať už na povrchu půdy (např. *Glomus macrocarpum*) či do půdních prostorů (např. *Funneliformis caledonium*), jednotlivě (např. *Gigaspora margarita*) (Souza, 2015) či ve shlucích (Becker & Hall, 1976), případně ve sporokarpech (např. *Sclerocystis coremioides*) (Souza, 2015). Jsou rovněž schopny v půdních pórech vytvářet větvené absorpční struktury („Branched Absorbing Structures“ – BAS), tedy struktury anatomicky podobné arbuskulím. Ty hrají klíčovou roli v příjmu živin a při tvorbě spor (Bago *et al.*, 1998b).

Intraradikální (vnitrokořenové) hyfy vznikají na začátku symbiotické fáze z buněk apresoria (Nagahashi & Douds, 1997) a vytváří tzv. běžící hyfy (anglicky „running

hyphae“). Ty proliferují a fungují jako vodivé kanály, které se dále dichotomicky dělí (Bago *et al.*, 1998a). Hyfy intraradikálního prostoru jsou svým složením podobné hyfám extraradikálním – morfologicky se liší pouze v šířce buněčné stěny (Souza, 2015). V oblasti primární kůry kořene se pak mohou diferencovat na vezikuly, arbuskuly či spory (Smith & Read, 2008).

Arbuskuly, tvořené v buňkách kořenové kůry, jsou místem nejintenzivnější výměny látek a informace mezi symbiotickými partnery (Gryndler *et al.*, 2004). Kmenová hyfa a větve z ní vzniklé jsou obaleny perifungální membránou (**Obrázek 1**), tedy cytoplazmatickou membránou hostitelské buňky. Mezi perifungální membránou a hyfou vzniká tzv. mezilehlý prostor (interfacial matrix), který je rovněž rostlinného původu. Tímto prostorem prochází všechny vyměňované látky mezi rostlinou a houbou a z hlediska látkového toku se tak jedná o významnou styčnou plochu obou symbiontů (Peterson & Massicotte, 2004). K tvorbě arbuskul dochází během 3 – 4 dnů po kolonizaci kořene (Brundrett *et al.*, 1985) a v podobě rozvětvených stromečků se mohou v závislosti na daném druhu AM houby v kořenech rostliny vyskytovat v různé míře (Smith & Read, 2008). Intenzita jejich tvorby je mimo jiné ovlivněna především množstvím dostupného fosforu, kdy v extrémně vysokých či nízkých koncentracích je jejich formace výrazně snížena (Smith & Read, 2008).



Obrázek 1. Schéma arbuskule ilustrující jednotlivé komponenty: buněčná stěna houby (šipka), plazmatická membrána AM houby (dvojitý hrot šipky), periarbuskulární membrána (hrot šipky), mezilehlý prostor (hvězdička), kmenová hyfa (písmeno T). Převzato z Peterson & Massicotte (2004).

V rámci AM symbiózy rozeznáváme dva morfologické typy kolonizace, *Arum* a *Paris*, které poprvé popsal Gallaud (1905). Zatímco typ *Arum* se vyznačuje rychlým longitudinálním šířením houby apoplastickými prostory v hostitelově primární kořenové kůře, typ *Paris* se pletivem šíří symplasticky a v kořenové kůře vytváří mnoho vnitrobuněčných hyfových závitů (Gryndler *et al.*, 2004). Podle Smitha & Reada (2008) arbuskuly typu *Paris* často vycházejí z vícero míst na smyčce hyfy. Typ *Arum* se ukázal

hojným zejména v polních plodinách, zatímco typ *Paris* lze nalézt spíše v ekosystémech přírodních. Přestože na určení vzorce růstu houby zřejmě působí mnoho faktorů, zdá se, že tyto morfotypy nejsou vlastností samotné houby, nýbrž jsou ovlivněny druhem rostliny, která tak do značné míry určuje výslednou podobu mykorhizy (Kubota *et al.*, 2005).

Vezikuly obsahují vysoké hladiny lipidů a glykogenu a hrají tak zřejmě klíčovou roli při ukládání živin (Cooper & Lösel, 1977). Frekvence, míra i poloha vezikul závisí na druhu AM houby (Smith & Read, 2008). Po vytvoření mohou v kořenech zůstat řádově i několik měsíců či let (Fester *et al.*, 1999). Významným faktorem je rovněž dostupnost fosforu, která ovlivňuje tvorbu vezikul podobným způsobem jako formaci arbuskul (Smith & Read, 2008). Ne všechny AM houby vytváří vezikuly, například některé druhy řádu Diversisporales, jako je *Gigaspora* či *Scutellospora* (Smith & Read, 2008).

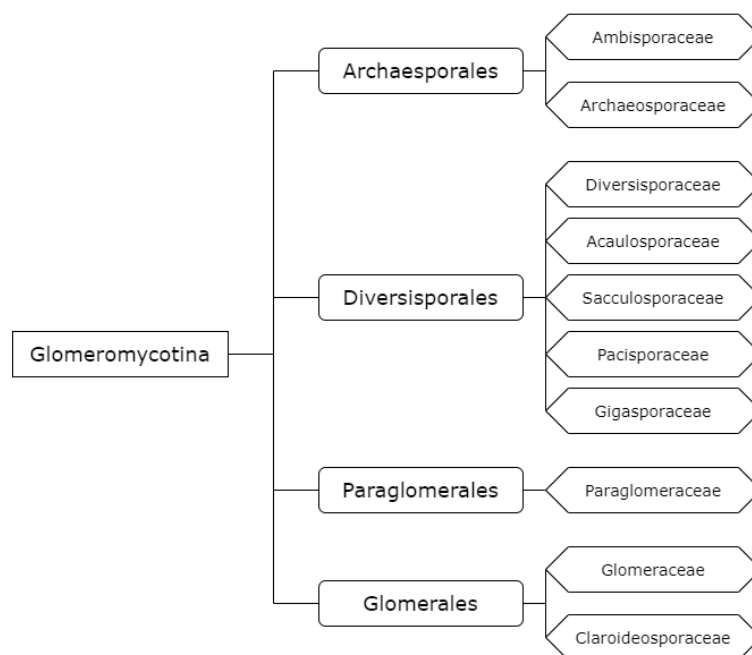
Z extracelulárních hyf se někdy formují rovněž tzv. pomocné buňky („auxiliary cells“). Tyto struktury se nachází pouze u některých druhů řádu Diversisporales (de Souza & Declerck, 2003). Z toho důvodu se upustilo od dřívějšího názvu pro arbuskulární mykorhizu – vezikulo-arbuskulární mykorhiza. V organismu zastupují zejména zásobní funkci (de Souza & Declerck, 2003). Jedná se o struktury s tenkou stěnou (Becard *et al.*, 1992), která je často poseta trny, např. v případě *Glomus monosporus* (Souza, 2015), či hrbolky, např. *Scutellospora nodosa* (Blaszkowski, 1991).

Spory AM hub jsou mnohojaderné, tlustostěnné a jejich metabolismus je regulován abiotickými i biotickými podmínkami (Gryndler *et al.*, 2004). Jsou relativně velké, v průměru asi 1000x větší než spory Ascomycot (Aguilar-Trigueros *et al.*, 2019). S přihlédnutím k relativně chudé druhové bohatosti AM hub však disponují poměrně velkou morfologickou diverzitou (Nielsen *et al.*, 2016), která dříve sloužila k rozeznávání druhů AM hub. Jedná se o nepohlavní struktury fungující jako propagule (Smith & Read, 2008), jež se liší tvarem, barvou i velikostí (Oehl *et al.*, 2011; Redecker *et al.*, 2013). Morfologie spor je jedním z důležitých znaků ve vztahu k disperzi, což je jeden z atributů klíčových pro definování životní strategie AM hub. Navzdory tomu, že kvůli svým rozměrům jsou spory AM hub přenášeny především zoochorií (Allen, 1987), byly v různé míře pozorovány i ve vzduchu, a to zejména v aridních oblastech (Egan *et al.*, 2014). Chaudhary *et al.* (2020) tvrdí, že spory těch druhů, které jsou přítomny ve vzduchu jsou menší, než je průměrná velikost spor napříč druhy AM hub. Jiné vlastnosti spor, jako je barva či povrchová ornamentace, mohou rovněž ovlivnit disperzi hub ve vzduchu. Je možné, že druhově specifické prolákliny či výstupky ovlivňují odpor tekutin (Roper *et al.*, 2008), zatímco rozdíly ve stupni

melanizace spor by mohly souviset s tolerancí vůči vysokým teplotám, enzymatické lýzi a UV záření (Deveautour *et al.*, 2019).

2.2 Specifické znaky taxonomických skupin arbuskulárně mykorhizních hub

Tradiční taxonomie arbuskulárně mykorhizních hub je založena zejména na morfologických a cytochemických vlastnostech spor, později přispěla systematice také genetická analýza (Gryndler *et al.*, 2004). V rámci podkmene Glomeromycotina rozlišujeme čtyři velké řády – Archaeosporales, Diversisporales, Paraglomerales a Glomerales (**Obrázek 2**), které se dále větví na řadu čeledí (Spathafora *et al.*, 2016). Některé čeledi jsou velmi málo prozkoumány. Mnoho druhů se zatím nepodařilo kultivovat a kultivace řady jiných je značně obtížná. Molekulárně genetické metody odhalují určitou „skrytou diverzitu“ AM hub, která naznačuje, že rozmanitost AM hub je daleko větší, než se dosud soudilo (Helgason *et al.*, 2007). Tyto organismy nesporulují a nejsou proto jako samostatné druhy popsány, ačkoliv odlišnosti v sekvencích DNA naznačují, že jimi jsou (Öpik *et al.*, 2009).



Obrázek 2. Taxonomická klasifikace AM hub, zahrnující pouze čeledě tvořící mykorhizní symbiózu s kořeny rostlin. Převzato a upraveno z Redecker *et al.* (2013).

O jednotlivých řádech je pojednáno v pořadí dle jejich hojnosti ve společenstvech (Davison *et al.*, 2015), četnosti v experimentech a samotné kultivovatelnosti (Velázquez & Cabello, 2011).

	<i>Arbuskuly</i>	<i>Vezikuly</i>	<i>Sporulace</i>	<i>Intraradikální hyfy</i>	<i>Extraradikální hyfy</i>
<i>Glomeraceae</i>	úzké, barví se tmavě	přítomny, zpravidla eliptický tvar	variabilní	hojně distribuované, rovné intercelulární hyfy větvené do tvaru písmene "H"	tenké, hladké, rychle se šířící, anastomózy mezi různými hyfovými vlákny
<i>Claroideoglomeraceae</i>	široké, barví se tmavě	zřídka přítomny	jednotlivě či po malých shlucích, spíše v půdě	zřejmě podobné druhům v čeledi Glomeraceae	zřejmě podobné druhům v čeledi Glomeraceae
<i>Gigasporaceae</i>	široké, barví se tmavě	nepřítomny	velké spory, jednotlivě, častěji v půdě	větvené nepravidelně	široké, hrubé, šíření individuálních hyf spojených anastomózami
<i>Acaulosporaceae</i>	úzké, barví se světle	přítomny nepravidelně	variabilní, spíše jednotlivě, častěji v půdě	větvené nepravidelně, málo smyček	tenké, bohatě stáčené, hojně distribuované pouze kolem kořenů
<i>Diversisporaceae</i>	hojně větvené, barví se tmavě	přítomny bohatě	variabilní	bohatě větvené, mnoho smyček	bohatě stáčené, hojně distribuované
<i>Pacisporaceae</i>	nedostatek dat	přítomny, barví se tmavě	malé spory, jednotlivě	rovné, anastomózy ve tvaru písmene "H" nebo "Y"	nedostatek dat
<i>Sacculosporaceae</i>	barví se světle	nebyly pozorovány, nedostatek dat	nedostatek dat	barví se velmi světle, nedostatek dat	kolem kořenů distribuovány velmi nerovnoměrně
<i>Paraglomeraceae</i>	úzké, barví se světle	nepřítomny	nedostatek dat	větvené nepravidelně, málo smyček	hojně distribuované, bohatě stáčené
<i>Archaeosporaceae</i>	úzké, barví se světle či vůbec	nepřítomny	nedostatek dat	větvené nepravidelně, málo smyček	tenké, hojně distribuované kolem kořenů
<i>Ambisporaceae</i>	úzké, barví se světle	nedostatek dat	nedostatek dat	větvené a stáčené nepravidelně	tenké, hojně distribuované kolem kořenů

Tabulka 1. Přehled vybraných morfologických vlastností napříč čeleděmi tvořícími AM symbiózu uvnitř podkmene Glomeromycotina. Převzato a upraveno ze Souza (2005), doplněno pracemi Oehl et al. (2011) a Willis et al. (2016).

2.2.1 Glomerales

Druhy řádu Glomerales jsou nejhojnějšími zástupci AM hub (Hart & Reader, 2002b). Jen velmi málo je však známo o diferenciaci jejich funkčních znaků. Extraradikální mycelium čeledě Glomeraceae je typické četným propojováním různých hyfových vláken myceliální sítě, tzv. anastomózami (de la Providencia *et al.*, 2005). Tento způsob šíření mycelia je mezi druhy Gigasporaceae, které vytváří mosty v rámci jedné hyfy, mnohem méně rozšířen (**Tabulka 1**) (Voets *et al.*, 2006). Druhy čeledě Glomerales vytvářejí různě barevné a tvarově rozličné spory pouze *glomoid* typu (Morton & Redecker, 2001). Mohou být produkovány terminálně i interkalárně v hyfách, v půdě či v kořenech hostitele, a to jednotlivě, ve shlucích či ve sporokarpech (Souza, 2015).

Čeď Claroideoglomeraceae, která byla od skupiny Glomeraceae oddělena na základě sekvencí malé ribozomální podjednotky DNA (SSU), rovněž vytváří spory typického *glomoid* typu (Vankuren *et al.*, 2013). Druhy této monogenerické čeledě se liší velikostí i vrstevnatostí spor, jež produkují jednotlivě či po malých shlucích v půdě, zřídka v kořenech (Souza, 2015). Zástupci této čeledě jsou v rámci experimentální práce na hostitelských rostlinách poměrně často pěstováni.

2.2.2 Diversisporales

Řád Diversisporales čítá pět čeledí (**Obrázek 2**) (Redecker *et al.*, 2013). Druhy v čeledi Gigasporaceae šíří své extraradikální mycelium prostřednictvím individuálního šíření jednotlivých hyf. Tato extraradikální páteř je pak místy obohacována o mosty, které spojují různé části též hyfy (de Souza & Declerck, 2003). Tento proces kolonizace půdního prostředí sice poukazuje na existenci hojícího systému, byl však pozorován v daleko menší míře než v případě druhů čeledi Glomeraceae (**Tabulka 1**) (de Souza & Declerck, 2003). Spory hub této čeledě se vyznačují svou velikostí (obvykle větších než 200 μm), díky které čeď získala své jméno (Johnson *et al.*, 2003). Hojně se vyskytují v půdě, kde jsou významným zdrojem infekce (Klironomos & Hart, 2002).

Zástupci čeledě Acaulosporaceae jsou charakterističtí tvorbou tvarově rozmanitých dimorfních spor různých barev (Morton & Redecker, 2001). Spory jsou produkovány spíše jednotlivě a častěji v půdě než v kořenech rostlin či ve sporokarpech (Kaonongbua *et al.*, 2010). Zástupci této čeledi tvoří arbuskuly v různých stádiích symbiomy a jejich vezikuly jsou tvarově rozmanité (Kaonongbua *et al.*, 2010).

Čeď Diversisporaceae je morfologicky pestrá. Diverzisoroidní spory mohou být tvořeny jednotlivě, ve shlucích či ve sporokarpech s vysokým počtem spor (Oehl *et al.*,

2011). Vezikuly jsou čteně vytvářeny uvnitř bohatě stáčeného extraradikálního mycelia (Souza, 2015).

Vedle těchto diverzifikovaných čeledí stojí dvě monogenerické čeledi – Pacisporaceae a Sacculosporaceae. Druhy v čeledi Sacculosporaceae produkují dvou až vícevrstevné spory, které se liší jak subcelulárními fenotypickými vlastnostmi, tak sekvencemi nrDNA (Willis *et al.*, 2016).

2.2.3 Paraglomerales

Druhy čeledě Paraglomeraceae jsou svými morfologickými atributy velice podobné druhům v čeledi Archaesporaceae (Morton & Redecker, 2001). Jedinou odlišností jsou striktně monomorfní spory formující pouze *glomoid* typ (Morton & Redecker, 2001). Mycelium hub této čeledě je hojně rozšířeno v půdě (**Obrázek 4**), a to zejména ve formě spor (Varela-Cervero *et al.*, 2015). Naopak ve společenstvech hub kolonizujících kořeny rostlin jsou zastoupeny méně (Hempel *et al.*, 2007).

2.2.4 Archaesporales

Arbuskuly čeledě Archaesporaceae jsou podle Mortona & Redeckera (2001) v kořenech hostitelů rozmístěny velmi nerovnoměrně, nejčtenější výskyt pak byl pozorován poblíž místa vstupu hyfy do kořene. Mezi zástupci nebyly pozorovány vezikuly, ačkoliv původní práce popisující čeleď svědčí o jejich existenci (Morton & Redecker, 2001). Identifikace ohniska kolonizace je obvykle umožněna nepravidelně větvenými intercelulárními hyfami a bohatě stáčenými intracelulárními hyfami intraradikálního mycelia (Souza, 2015). Extraradikální hyfy jsou tenké (2 – 3 μm), ale kolem kořenů hojně zastoupené (Morton & Redecker, 2001). Spory této čeledě mají ojedinělou morfologii. Dimorfní druhy tvoří spory *glomoid* či *acaulosporoid* typu, zatímco v případě monomorfních druhů dochází výlučně k tvorbě *acaulosporoidního* typu spor (Morton & Redecker, 2001). Archaesporaceae tvoří spory ve velké míře v půdě, méně pak v samotných kořenech (Walker *et al.*, 2007).

Malé hyalinní spory čeledě Ambisporaceae jsou ve všech ohledech morfologicky podobné sporám čeledě Archaesporaceae a liší se pouze odlišnými sekvencemi rDNA (Walker *et al.*, 2007). Vzhledem k tomu, že zástupci čeledě Ambisporaceae se v experimentálních pokusech pěstují jen zřídka, o jejich morfologickém rozrůznění je známo jen velmi málo (**Tabulka 1**).

3. Interakce mezi hostitelskou rostlinou a arbuskulárně mykorhizní houbou

Arbuskulárně mykorhizní (AM) houby jsou obligátní biotrofové a ve svém růstu jsou tak zcela závislé na příjmu uhlíku z hostitelských rostlin. Množství poskytovaného uhlíku rostlinou je mimo jiné závislé také na množství dodaných živin houbou (Kiers *et al.*, 2011). Práce Blažkové *et al.* (2021) ukazuje, že různá společenstva AM hub mají na hostitelské rostliny odlišný vliv. To může být způsobeno jednak genotypy AM houby i rostliny, ale také funkčními rozdíly mezi různými AM houbami (Blažková *et al.*, 2021). Pro pochopení životních strategií AM hub je proto důležité porozumět, jaký význam mají jednotlivé vlastnosti hub pro mutualistický vztah s rostlinou.

3.1 Příjem živin

Hlavním benefitem rostliny ze symbiotického vztahu s houbou je usnadnění příjmu minerálních živin (zejména dusík a fosfor) a vody, za což houba získává uhlíkaté látky vzniklé fotosyntézou (Ning & Cumming, 2001). Fosfor a dusík jsou esenciální prvky, jejichž nízká dostupnost může limitovat růst a vývoj rostlin v přírodních i zemědělsky využívaných ekosystémech (Smith & Read, 2008). Extraradikální mycelium AM houby značně rozšiřuje absorpční plochu kořenů a umožňuje rostlině využívat živiny mimo dosah kořenového systému (Smith *et al.*, 2011). Podobným způsobem AM symbióza usnadňuje přísun dusíku, hořčíku, vápníku, draslíku a dalších minerálních prvků (Clark & Zeto, 2000). Nedávná studie ukazuje, že synergický vztah mezi AM houbami a mikrobiálními organismy v půdním společenstvu zdvojnásobuje množství dusíku přijatého hostitelskou rostlinou a v porovnání s nemykorhizní rostlinou je příčinou až desetinásobného nárůstu dusíku, který rostliny získávají z organické hmoty (Hestrin *et al.*, 2019). V prostředí s nedostatkem dusíku se však z účastníků AM symbiózy mohou stát konkurenti. Pokud podmínky přetrvávají, může dojít k útlumu až zastavení podpory minerální výživy rostliny (Püschel *et al.*, 2016). Lze se domnívat, že zatímco druhy z čeledě Gigasporaceae by mohli poskytovat hostiteli více živin díky rozsáhlému půdnímu myceliu, zástupci čeledi Glomeraceae mohou živiny poskytovat účinněji prostřednictvím četnějšího výskytu arbuskul tvořených na bohatém intraradikálním myceliu. Podle Harta & Readera (2002a) má na růst rostlinného symbionta příznivý vliv spíše kolonizace intraradikálním myceliem houby, zatímco účinky extenzivního

extraradikálního mycelia nejsou tak patrné. Výrazně velká mycelia mohou pro hostitele také mnohdy znamenat vyšší energetické a uhlíkové náklady (Hart & Reader, 2002b).

Rozdíly v rostlinné odezvě na mykorhizní symbiózu jsou do značné míry ovlivněny nejen druhem rostliny a symbiotické houby, ale také způsobem fixace oxidu uhličitého při fotosyntéze. Podle metaanalýzy Yanga *et al.* (2016) se odpověď C3 a C4 rostlinných symbiontů liší v závislosti na typu stonku (dřevnatý či dužnatý) a schopnosti fixovat dusík. Předložený vzorec ukazuje, že nejlépe na mykorhizu odpovídají dusík fixující luční byliny, dusík nefixující dřeviny a C4 traviny (Yang *et al.*, 2016). Funkční strukturální znaky rostlin tak do jisté míry určují odezvu rostlin na AM symbiózu.

3.2 Ochrana proti patogenům

Rostlinné viry a bakterie patří mezi nejvýznamnější patogeny rostlin limitující biotické faktory komerčního pěstování plodin. Studie ukazují, že ačkoliv je efekt AM symbiózy na patologické infekce rostlin často proměnlivý, v případě kořenových chorob bylo mnohdy pozorováno zmírnění negativních dopadů a snížení celkové incidence (Campos-Soriano *et al.*, 2012). Veresoglou & Rillig (2012) tvrdí, že větší ochrany se dostává rostlinám fixujících vzdušný dusík. Tento jev je přičítán intenzivnější kolonizaci jejich kořenů AM houbou (Veresoglou & Rillig, 2012). Podle Schoutedena *et al.* (2015) AM houby hrají roli rovněž při napadení rostlin různými druhy parazitických hlístů. Jejich efekt se podobně jako u virů liší v závislosti na druhu, životním cyklu či způsobu příjmu potravy (Campos-Soriano *et al.*, 2012). Ochrana rostlin se částečně opírá o změnu hormonální dráhy. AM houby ovlivňují fytohormonální rovnováhu mimo jiné také prostřednictvím drah kyseliny salicylové a jasmonátu, souvisejících například s aktivací mechanismů obrany proti býložravcům (Pozo & Azcón-Aguilar, 2007).

Je-li patogenem houba, často dochází k reciproké růstové supresi (Idoia *et al.*, 2004), což poukazuje na konkurenční vztah mezi patogenem a mykorhizním symbiontem. Celkový efekt AM symbiózy závisí rovněž na příslušném druhu AM houby (Garmendia *et al.*, 2004) i rostliny (Idoia *et al.*, 2004). Zdá se, že druhy z čeledi Glomeraceae snižují úspěšnost patogenů účinněji než druhy patřící do čeledi Gigasporaceae, protože tvoří rozsáhlejší vnitrokořenové mycelium (Veresoglou & Rillig, 2012).

Je potřeba mít na paměti komplexitu biologických interakcí. Larimer *et al.* (2014) ve své práci studovali interakci AM hub s rodem gramnegativních půdních bakterií rodu *Rhizobium* a demonstrovali silné synergické účinky obou účastníků na produkci rostlinné

biomasy. Zatímco však inokulace AM houbami zvýšila počet a hmotnost kořenových hlízek, přítomnost rhizobií snížila intraradikální kolonizaci kořenů AM houbou (Larimer *et al.*, 2014). Negativní efekt na kolonizaci rostlin AM houbou měla rovněž vyšší koncentrace chvostoskoků v půdě (Bakonyi *et al.*, 2002). Je tedy zřejmé, že kolonizace rostlin AM houbou je do značné míry ovlivněna interakcí s půdní biotou.

3.3 Odolnost a tolerance fyzikálních a chemických stresorů

Jedním z nejběžnějších abiotických stresorů je nízká teplota, která rostlinu limituje v růstu a šíření (Huner *et al.*, 1993; Latef & Chaoxing, 2011). Vystavení nízkým teplotám vede ke změně řady fyziologických procesů rostliny (Knight & Knight, 2012). V delším časovém horizontu nízké teploty způsobují snížení kapacity a účinnosti fotosyntézy (Huner *et al.*, 1993), změnu pigmentového složení (Haldimann, 1999), narušení vývoje chloroplastů (Zhu *et al.*, 2010), ztrátu kontroly nad průduchy a snížení hydraulické vodivosti (Aroca *et al.*, 2003). Podle studie Zhu *et al.* (2010) působí nízkoteplotní stresový faktor zejména na reakční centrum fotosystému II (PSII), narušuje transport elektronů ve fotosyntetickém aparátu a pod jeho vlivem může dojít ke zničení celého fotosystému. Symbióza rostliny s AM houbou zmírňuje účinek nízkých teplot na PSII centru ovlivněním metabolismu reaktivních forem kyslíku, čímž podporuje fotosyntetickou kapacitu a účinnost fotosyntézy (Latef & Chaoxing, 2011). Spolu s klesající teplotou však také klesá míra kolonizace rostlin houbovým symbiontem (Zhu *et al.*, 2010). Mechanismy těchto procesů ještě nejsou zcela jasné. Lze se domnívat, že účinek AM symbiózy závisí mimo jiné na toleranci AM houby k nízkým teplotám. V tomto ohledu mohou mezi AM houbami existovat mezidruhové rozdíly (Barrett *et al.*, 2014).

Půdní hyfy AM hub mohou pronikat do drobnějších půdních pórů než kořenové vlásky, díky čemuž rostliny žijící v symbióze s AM houbami lépe reagují na sucho (Augé, 2001). Této odolnosti přispívá efektivnější hospodaření s vodou (Querejeta *et al.*, 2003) a především lepší minerální výživa symbiotických rostlin (Püschel *et al.*, 2021). AM symbióza podporuje růst rostliny prostřednictvím efektivnějšího příjmu fosforu, jehož dostupnost je jinak vlivem difúzních podmínek v suchých půdách výrazně snižena (Püschel *et al.*, 2021). Tento efekt symbiotických hub byl pozorován jak při krátkodobém (Püschel *et al.*, 2020), tak dlouhodobém vystavení suchým podmínkám (Voříšková *et al.*, 2019). Míra příznivého vlivu AM houby v suchých podmínkách je zřejmě dána schopností růstu extraradikálního mycelia v půdě chudé na vodu, kdy AM houby nabývají vyšší odolnosti proti suchu

v aridních podmínkách (Augé *et al.*, 2003), a jsou tak rovněž schopny poskytnout více zdrojů symbiotické rostlině (Symanczik *et al.*, 2018). Exudáty extraradikálních hyf AM hub, jako je například glomalin, mohou rovněž nepřímo ovlivňovat příjem vody hostitelem prostřednictvím fyzikálních i chemických vazeb půdních agregátů, a zlepšit tak hydraulickou vodivost substrátu a jeho zadržovací vlastnosti (Bitterlich *et al.*, 2018).

Při vyšších koncentracích soli v půdě se podobně jako za nedostatku vody snižuje příjem fosforu rostlinou (Navarro *et al.*, 2001). Vytvoření AM symbiózy vede ke zlepšení minerální výživy, aniž by rostlina vkládala energii do vlastního růstu. Vysoké hladiny sodných iontů v půdě (tzv. sodicita) inhibují absorpci hořčíku, který je nezbytný pro tvorbu chlorofylu (Colla *et al.*, 2008). AM houby jsou schopny zvýšit vstřebané množství hořčíku, a tím snížit nepříznivé účinky sodíku na listový chlorofyl, potažmo fotosyntézu (Colla *et al.*, 2008). Ačkoliv zvýšená salinita půdy vede k inhibici klíčení spor (Juniper & Abbott, 2006), zpomalení až zastavení růstu a vývoje hyf (McMillen *et al.*, 1998) a snížené tvorbě arbuskul (Pfeiffer & Bloss, 1988), podle Tiana *et al.* (2004) je v tomto případě závislost rostliny na houbě vyšší, což naznačuje signifikanci AM symbiózy pro zmírnění stresu rostlin salinitou. Efektivita ochrany rostliny před zvýšenou koncentrací soli se zřejmě odvíjí od schopnosti AM houby absorbovat sodík a chlorid (Tian *et al.*, 2004).

Vysoká koncentrace těžkých kovů v rostlinách vyvolává nežádoucí oxidační účinky, tvorbu kyslíkových radikálů, které nepříznivě ovlivňují jejich růst (Ouziad *et al.*, 2005). Husté extraradikální mycelium vytváří účinnou fyzickou bariéru proti příjmu těžkých kovů rostlinou, zejména pak v půdě s jejich vysokou koncentrací (Joner *et al.*, 2000). AM houby rovněž zvyšují produkci antioxidantních enzymů rostliny, což může vést ke zmírnění oxidačního stresu (Ouziad *et al.*, 2005). Díky velkému specifickému povrchu AM mycelia produkujícího glomalin, nerozpustný glykoprotein, který váže kovy v půdě (González-Chávez *et al.*, 2004), mohou v symbióze s rostlinami přispívat k fytostabilizaci půdy a zároveň působí jako tmel mezi částicemi půdy, čímž zabraňují vodní a větrné erozi (Göhre & Paszkowski, 2006). Vzhledem k důležité roli extraradikálního mycelia při ochraně rostliny proti těžkým kovům se lze rovněž domnívat, že účinnějšími partnery jsou takové houby, které disponují rozsáhlejším mimokořenovým myceliem (**Tabulka 1**).

4. Životní strategie arbuskulárně mykorhizních hub

Nejběžněji užívaný systém v rostlinné i živočišné ekologii je třídění organismů na r-strategie a K-strategie. R-strategové investují energii zejména do produkce velkého množství potomků, čímž se adaptovali na podmínky disturbovaného prostředí, zatímco K-strategové se přizpůsobili životu ve stabilním a snadno predikovatelném prostředí s vysokou konkurencí (Begon *et al.*, 1997). Počáteční pionýrská vegetace je pak tvořena převážně druhy ze skupiny r-strategů a později bývá nahrazena K-strategy (Begon *et al.*, 1997). Navzdory tomu, že tyto selekční strategie zapříčinily vznik řady dalších hypotéz, byl celý rámec kritizován pro zjednodušení vztahu organismů k prostředí – zejména zahrnutí disturbance a dostupnosti zdrojů do jednoho faktoru (Winemiller, 2005).

V rostlinné ekologii převažuje C-S-R koncept životních strategií (Grime, 1997). Tento systém klasifikuje životní strategie podle funkčních znaků v kontextu reakce organismu na stres a disturbance. Zatímco stres představuje přetrvávající nepříznivé podmínky prostředí (např. nízkou úrodnost půdy, omezenou dostupnost světla), disturbance se vztahuje k událostem vedoucím k významné ztrátě funkční biomasy (např. oheň či vítr). Koncept C-S-R strategií rozlišuje tři hlavní životní strategie. „Kompetitoři“ (C) jsou úspěšnými organismy v prostředí o nízkém stresu a nízké disturbance, kde získávají konkurenční výhodu zpožděním reprodukce a investují tak do struktur optimalizujících získávání zdrojů. „Ruderálové“ (R) spoléhají na vysokou kolonizační schopnost, rychlou produkci biomasy s nízkými náklady a krátké reprodukční cykly, díky čemuž se dobře vyrovnávají s častou disturbance prostředí (Grime, 1997). „Stres-tolerátoři“ (S) snášejí nepříznivé prostředí díky strategiím zachování zdrojů (např. produkce biomasy o dlouhém poločasu rozpadu), a z dlouhodobého hlediska tak dostupné zdroje v nepříznivém prostředí využívají účinněji (Grime, 1997). Podle tohoto konceptu existence druhu odolného jak k vysoké úrovni stresu, tak k silné disturbance není možná.

Životní cyklus AM hub je s životem rostlin úzce spjat. Vzhledem k této vazbě je možné se domnívat, že životní strategie AM hub jsou v reakci na stres a disturbance utvářeny podobným způsobem jako bylo navrženo u rostlin.

4.1 Rozrůznění životních strategií arbuskulárně mykorhizních hub

Jednou z hlavních překážek ve výzkumu AM symbiózy je nedostatek znalostí o životních strategiích některých čeledí AM hub (Klironomos & Hart, 2002). Tato nedostupnost dat pramení částečně z obligátně biotrofického způsobu života znesnadňujícího experimentální

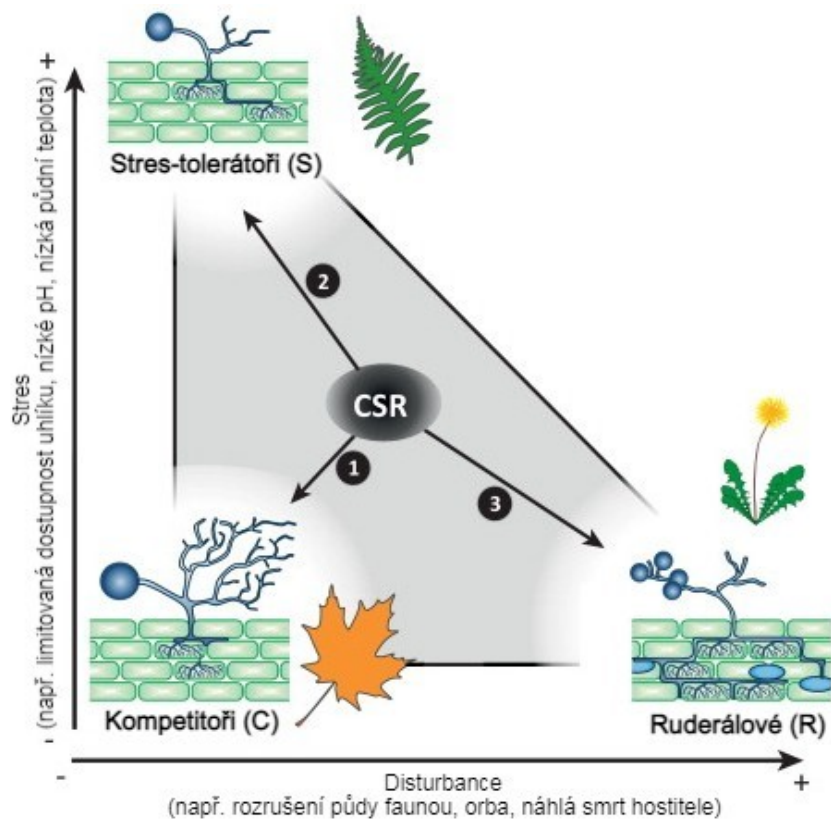
přístupy, částečně z vysoké fenotypové plasticity (např. různé morfotypy arbuskul, četnost vezikul apod.), která komplikuje vymezení jednotlivých životních strategií (Hart *et al.*, 2001). Životní strategie jsou na úrovni velkých čeledí částečně fylogeneticky konzervované, protože jsou odvozovány od fylogeneticky konzervovaných morfologických znaků jako je například velikost a disperze spor nebo šíření hyfových vláken (Aguilar-Trigueros *et al.*, 2019).

Pro rozlišení čeledí AM hub na r-stratégy a K-stratégy jsou důležitými aspekty především rychlost a množství produkovaných spor a rychlost kolonizace hostitelské rostliny. Druhy ze skupiny Gigasporaceae produkují daleko menší množství spor a energii investují do jejich velikosti (Declerck *et al.*, 2001). De Souza *et al.* (2005) navrhli zařazení těchto hub mezi K-stratégy. Naproti tomu zástupci čeledi Glomeraceae se díky rychlé kolonizaci kořenů rostlin a produkci vysokého počtu spor v krátkém časovém horizontu podobají spíše r-stratégům (Sýkorová *et al.*, 2007). Přihlédneme-li rovněž k šíření extraradikálního mycelia, kde zástupci Glomeraceae tvoří anastomózy mezi různými hyfami (de la Providencia *et al.*, 2005) a druhy čeledi Gigasporaceae věnují energii spíše do oprav a léčení jednotlivých větví hyf (de Souza & Declerck, 2003), lze se opět přiklonit k názoru, že Glomeraceae jsou více přizpůsobeni disturbovanému prostředí. Čeleď Diversisporaceae vyniká tvorbou velkého množství vezikul a spory často produkuje ve velkém počtu (Souza, 2015). Vzhledem k rychlé kolonizaci hostitelských kořenů těmito druhy (**Obrázek 4**) je možné se domnívat, že se svou strategií rovněž přibližují spíše r-stratégům (López-García *et al.*, 2014b). V tomto směru však chybí experimentální data. Mycelium druhů čeledě Claroideoglomearceae je značně podobné zástupcům čeledi Glomeraceae a lze se proto domnívat, že i jejich strategie bude blízká r-stratégům. Na základě morfologických znaků je obtížné v tomto kontextu zařadit čeleď Acaulosporaceae, která na jedné straně produkuje bohatě distribuované mycelium pouze v bezprostřední blízkosti rostlin a vezikuly vytváří nepravidelně.

Nejrychlejšími kolonizátory se ukázaly druhy z čeledě Glomeraceae, zatímco druhy čeledí Gigasporaceae a Acaulosporaceae hostitele kolonizovaly pomaleji (Hart & Reader, 2002b). V drtivé většině případů vedla strategie rychlé kolonizace k extenzivnějšímu růstu druhu (Hart & Reader, 2002b). Navzdory dominanci Glomeraceae spolu vzdáleně příbuzné AM houby koexistují, aniž by se výrazně konkurenčně ovlivňovaly, zejména pokud se liší schopnostmi kolonizovat kořenový prostor hostitele (Maherali & Klironomos, 2012). Zatímco izoláty z čeledě Glomeraceae efektivně kolonizovaly kořeny hostitele a méně efektivně kolonizovaly půdní substrát, čeleď Gigasporaceae vykazovala opačný trend (Hart

& Reader, 2002b). Izoláty druhů z čeledě Acaulosporaceae se v malé míře vyskytovaly jak v kořenech hostitele, tak v půdě (Hart & Reader, 2002a). Rozdílná expanze napříč čeledmi může být způsobena odlišnou infekčností propagul. Zatímco zástupci čeledě Glomeraceae disponují vysoce infekčními hyfami, fragmenty extraradikálního mycelia v čeledi Gigasporaceae nefungují jako efektivní propagule a k šíření této skupiny dochází převážně prostřednictvím spor (Klironomos & Hart, 2002). Ty však ke své sporulaci často vyžadují specifické podmínky, popř. chladovou dormanci (Juge *et al.*, 2002).

Životní strategie AM hub jsou ve velké míře určeny využitím uhlíku poskytovaného rostlinou (Chagnon *et al.*, 2013). Uhlík je hlavním limitujícím faktorem, který omezuje růst AM houby (Olsson *et al.*, 2010). Množství získaného uhlíku AM houbou závisí jednak na množství dostupného fosforu, kde s nedostatkem půdního fosforu poskytuje rostlina symbiotické houbě více uhlíku, a jednak na množství fosforu, které je houba ochotna svému hostiteli nabídnout (Kiers *et al.*, 2011). Chagnon *et al.* (2013) uvádějí koncept C-S-R strategií aplikovaný na AM houby (**Obrázek 3**), kde jsou mezi kompetitory (C) řazeny především AM houby s takovými funkčními znaky, které zlepšují zisk uhlíku z hostitelské rostliny. Množství uhlíku poskytovaného hostitelskou rostlinou se mimo jiné odvíjí od množství zdrojů, které poskytuje houba rostlině, tj. na ochotě kooperace houby. Čím více zdrojů houba poskytne rostlině, tím více uhlíku od rostliny obdrží a naopak (Kiers *et al.*, 2011). Studie naznačují, že v celkovém poměru směněných zdrojů hraje ze strany AM houby roli nejen transport fosforu, ale také dusíku (Fellbaum *et al.*, 2012). Rychlost přenosu minerálních látek do hostitele závisí spíše na architektuře extraradikálního mycelia houby než na intenzitě kořenové kolonizace (Jansa *et al.*, 2005). AM houby, které lze považovat za kompetitory, jsou tedy pravděpodobně takové houby, které alokují velké množství uhlíku na výstavbu extraradikálního mycelia. Chagnon *et al.* (2013) uvádí, že tato investice je zřejmě vykoupena nižším vkladem do vnitrokořenových zásobních struktur uhlíku (např. vezikul) a zpožděnou reprodukcí. Tyto vlastnosti vykazují např. druhy v čeledi Gigasporaceae (**Tabulka 1**). Ukazuje se však, že tato investice se nevyplatí ve všech případech (Lendenmann *et al.*, 2011). V prostředí s nedostatkem dostupného uhlíku (např. málo hostitelských rostlin, vysoká dostupnost zdrojů v půdě a nízká ochota kooperace rostlin) AM houby přenáší na jednotku uhlíku více zdrojů na hostitele nízké kvality, čímž se poměr nákladů a přínosů posouvá ve prospěch rostlinného hostitele (Fellbaum *et al.*, 2014). Vhodnými symbiotickými rostlinami jsou pro AM kompetitory rostliny s vysokými požadavky na fosfor a s vysokou schopností fixace uhlíku – tedy rostliny, které jsou rovněž kompetičními strategii (López-García *et al.*, 2017).



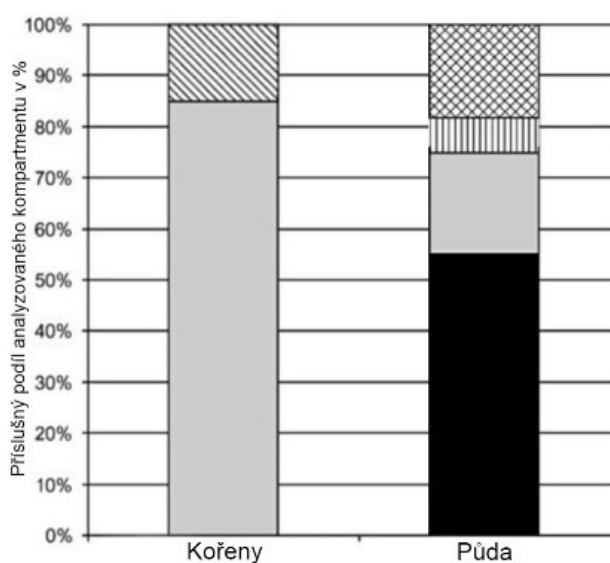
Obrázek 3. Model znázorňující C-S-R strategie a v závislosti na míře stresu a disturbanci klasifikuje AM houby na "kompetitory" (C), "stres tolerátory" (S) a "ruderály" (R). Znázorněny jsou rovněž odpovídající strategie rostlin, protože je předpokládána preferenční asociace mezi rostlinami a houbami s podobnými strategiemi. Převzato a upraveno z Chagnon *et al.* (2013).

Stres AM houby může být způsoben například nízkou dostupností uhlíku, nízkou teplotou či kyselým pH půdy. Nejúčinnější strategií může v takovém prostředí být pomalý růst hyf s dlouhou životností (Chagnon *et al.*, 2013) odpovídající strategii „stres tolerátorů“ (S). Druhy čeledi Acaulosporaceae jsou běžně nacházeny v prostředí s nižším pH či s nízkou teplotou (Davison *et al.*, 2021) a lze se tak domnívat, že prostřednictvím malého extraradikálního mycelia mohou snižovat svou expozici nepříznivým abiotickým stresorům. Naproti tomu vyššími teplotními optimy a výskytem v zásaditějších půdách jsou charakterizovány druhy čeledi Gigasporaceae a Glomeraceae (Davison *et al.*, 2021), které jsou charakteristické rozsáhlým myceliem (Tabulka 1). Vzhledem k pomalu rostoucímu myceliu druhů čeledi Acaulosporaceae může symbióza s těmito AM houbami hostiteli poskytnout nutriční výhody spíše v pozdějších fázích symbiózy, což by mohlo být důvodem, proč experiment porovnávající vliv různých čeledí AM hub na růst rostliny, odhalil nejmenší růstové výhody u hostitelů v symbióze s druhy právě této čeledi (Hart & Reader, 2002a). Tuto preferenční vazbu znaků mezi rostlinami a AM houbami podporuje rovněž práce López-García *et al.* (2014a) zkoumající houbová společenstva v různých ročních dobách.

Je potřeba mít na paměti, že druhy AM hub jsou typické bohatým rozrůzněním, zejména v čeledi Glomeraceae. Jen málo se však ví o rozrůznění morfologických znaků a životních strategií na nižších taxonomických jednotkách. Zkoumání životních strategií AM hub by se tak mělo zakládat zejména na studiích individuálních druhů.

V prostředí s častou disturbancí je naopak potřeba rychlé obnovy funkční myceliální sítě a interakce s hostitelskými rostlinami prostřednictvím fúzí hyf, popř. obnovením kolonizace kořenů propagulemi (Klironomos & Hart, 2002). V takovém případě je výhodnou strategií krátký životní cyklus vedoucí k časně produkci spor nebo efektivní opravné mechanismy mimokořenového podhoubí (De La Providencia *et al.*, 2005). Tyto atributy splňují zástupci čeledě Glomeraceae, což je v souladu s jejich dominancí na často obdělávaných zemědělských půdách (Maherali & Klironomos, 2012). S těmito AM houbami by měly přednostně interagovat ruderální rostliny, které podobně jako jejich symbionti vkládají energii do krátkodobé nízkonákladové biomasy (Chagnon *et al.*, 2013; López-García *et al.*, 2017). Role AM hub může v tomto případě spočívat spíše ve zvýšené ochraně před patogeny (Veresoglou & Rillig, 2012). Navzdory tomu, že jsou druhy čeledě Glomeraceae obecně považovány za r-strategie (Ijdo *et al.*, 2010), práce López-García *et al.* (2014b) ilustruje, že zástupci této čeledě jsou schopni díky své strategii extenzivní intraradikální kolonizace přetrvat v kořenech hostitele v delším časovém horizontu.

Rozrůznění životních strategií AM hub se promítá také v jejich zastoupení v kořenových a půdních společenstvech (Obrázek 4).



Obrázek 4. Sloupcový graf zobrazující relativní podíl pozorovaných čeledí AM hub v rámci extraradikálního a intraradikálního mycelia na intenzivně obhospodařované louce středního Německa. ▨ Archaeosporaceae, ▩ Diversisporaceae, ▭ Gigasporaceae, ■ Glomeraceae, ■ Paraglomeraceae. Převzato a upraveno z Hempel *et al.* (2007).

Zatímco kořenovému společenstvu AM hub zcela dominuje čeleď Glomeraceae, doplněná o zástupce čeledi Diversisporaceae, v půdě se druhy Glomeraceae vyskytují výrazně méně. Půdnímu společenstvu AM hub dominuje čeleď Paraglomeraceae, která však nebyla detekována v kořenech rostlin. Redecker *et al.* (2013) uvedl, že za stejných podmínek substrátu jsou infekčnější fragmenty extraradikálních hyf druhů z čeledí Glomeraceae a Acaulosporaceae než infekční propagule Gigasporaceae.

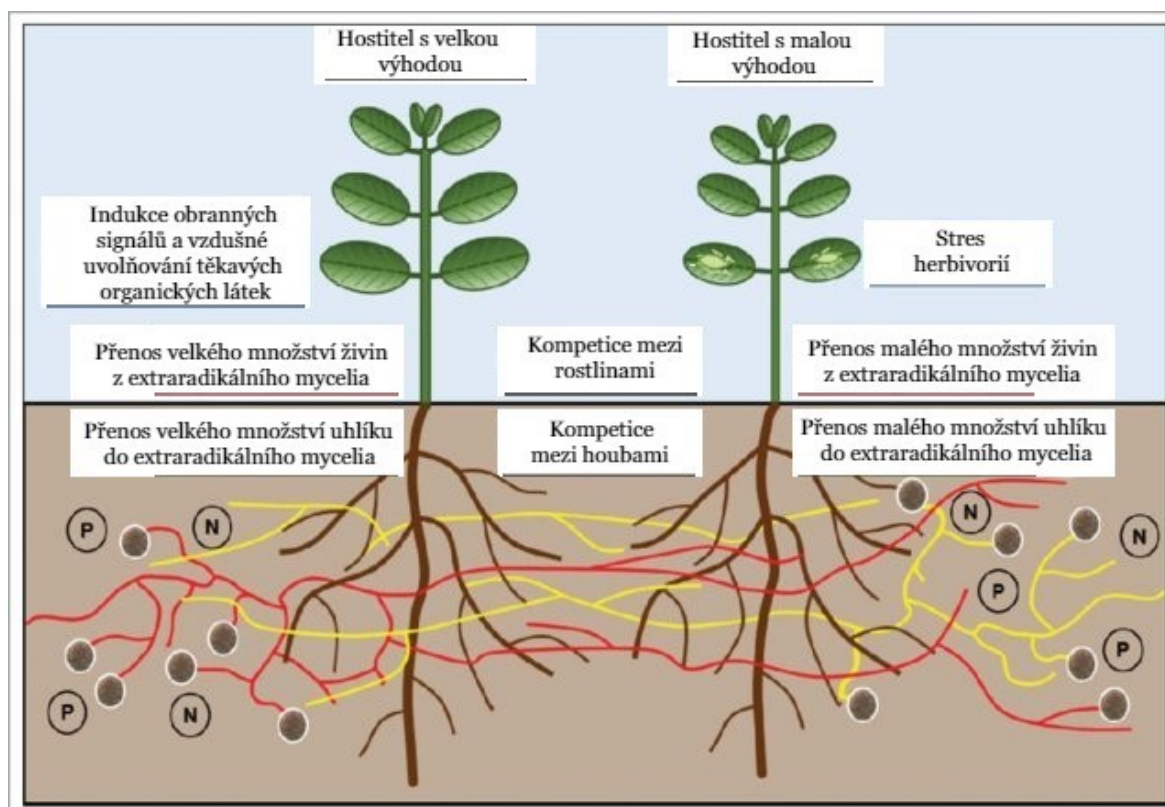
Příjem a využívání uhlíku různými AM houbami bylo studováno také ve vztahu k reakci na nutriční výkyvy způsobené například defoliací či spásáním rostlin býložravci (Klironomos *et al.*, 2004). Zatímco druhy čeledi Glomeraceae upravovaly produkci spor v závislosti na kolísání dostupnosti uhlíku způsobeného defoliací, zástupci čeledi Glomeraceae vykazovali kontinuálnější produkci spor bez ohledu na defoliaci (Ijdo *et al.*, 2010). Vzhledem k různým strategiím využití uhlíku pro produkci spor napříč jednotlivými druhy se zdá být nezbytné porovnávat dopad defoliace na individuální druhy AM hub (Klironomos *et al.*, 2004).

Je patrné, že AM houby se liší ve svých životních strategiích, které jsou dány zejména jejich morfologickými znaky. Odlišnost životních strategií jednotlivých AM hub vychází z jejich rozdílné reakce na disturbanci prostředí a z odolnosti proti stresu.

4.2 Kompetice mezi arbuskulárně mykorhizními houbami podmíněná jejich biochemickými a strukturálními znaky

Rostliny jsou v typickém případě kolonizovány více než jedním druhem houbového symbionta a jednotlivé houby mohou interagovat s mnoha rostlinnými partnery (Allen, 1987). V kořenech rostlin spolu v přírodních podmínkách koexistují celá houbová společenstva, ale zastoupení jednotlivých druhů je významně omezeno vzájemnou konkurencí (Lekberg *et al.*, 2007). Koexistence jednotlivých druhů je pravděpodobnější, pokud jsou houby fylogeneticky vzdáleny nebo se liší ve schopnostech kolonizovat kořenový systém a kompetiční tlak je proto menší (Maherali & Klironomos, 2007). Složení houbového společenstva je tak do jisté míry určeno kompeticí o kořenové prostory rostlin a uhlík poskytovaný rostlinou mezi blízkými příbuznými a funkčně podobnými druhy (Maherali & Klironomos, 2012).

Pomocí anastomóz, spojnic mycelia uvnitř téhož druhu, může houbové mycelium AM hub vytvořit potenciálně nekonečnou síť propojující různé druhy rostlin ekosystému a efektivně tak přenášet živiny (Giovannetti *et al.*, 2004; Mikkelsen *et al.*, 2008). Prostřednictvím těchto tzv. „common mycelial networks“ (CMNs), komplexních myceliálních sítí, rostliny a jejich houboví symbionti interagují s řadou partnerů (Obrázek 5).



Obrázek 5. Myceliální síť (Common mycelial networks – CMNs) mezi rostlinami a AM houbami. Kořeny rostlin jsou spojeny CMNs jednoho či mnoha druhů AM hub. Rostliny mezi sebou soutěží o živiny dostupné v CMNs prostřednictvím svých zásob uhlíku a v závislosti na podmínkách se liší jeho distribucí. AM houba přednostně přenáší své zdroje rostlinnému hostiteli, který poskytuje nejvíce uhlíku. CMNs mohou mimo jiné sloužit jako kanál pro přenos varovných signálů či alelopatických látek mezi rostlinami v rámci jedné CMN. Varovné signály vytvořené jednou rostlinou (např. v reakci na stres herbivorií) mohou vést u jiných rostlin k vyvolání obranných reakcí a uvolnění těkavých organických sloučenin z listů (VOC). Cílený transport alelopatických látek ke konkrétním rostlinám prostřednictvím společné CMN může usnadnit mezidruhovou kompetici a potlačit růst rostlinných konkurentů. Naproti tomu, AM houby mezi sebou soutěží o půdní živiny a zdroje uhlíku z různých hostitelských rostlin v rámci CMN. Převzato a upraveno z Bücking *et al.* (2016).

Podzemní hyfová síť propojuje jednotlivé rostliny a přenáší vodu, uhlík, dusík a další minerální látky na dlouhé vzdálenosti. Může být ovlivněna mnoha faktory jako např. dostupností živin, genotypy hub i rostlin nebo disturbancí (Smith & Read, 2008). Díky četným větvím mezi různými hyfami by v tomto kontextu mohly být zvýhodněny druhy skupiny Glomeraceae, jimž se doposud věnuje většina výzkumů (de la Providencia *et al.*, 2005; Mikkelsen *et al.*, 2008). Uhlík je houbě dodáván prostřednictvím signálních drah zahrnujících například monosacharidové transportéry, sacharózové transportéry nebo

některé ABC transportéry (Wipf *et al.*, 2019). Nejvýhodnější symbiont je lépe zásoben uhlíkem a v jeho přítomnosti dochází k poklesu četnosti méně výhodných partnerů (Kiers *et al.*, 2011). Obdobným způsobem AM houby zvyšují dodávku živin těm rostlinným partnerům, které jim poskytují nejvíce sacharidů (Fellbaum *et al.*, 2014). Funguje zde tedy systém pozitivní zpětné vazby, která má ve svém důsledku na kompetici hub významný vliv. Oba symbiotičtí partneři jsou tak nuceni vkládat energii nejen do svých vlastních struktur, ale také poskytovat optimální množství zdrojů potřebných pro udržení symbiotického vztahu.

Jiný úhel pohledu nabízí práce Schotta *et al.* (2016), která výměnu živin mezi rostlinou a houbou představuje jako soutěž o tytéž zdroje, kde se oba partneři snaží maximalizovat svůj zisk za přiměřené náklady. Na výsledek směny má vliv mimo jiné vzdálenost mezi membránami, koncentrace protonů, cukrů a fosfátů ve třech kompartmentech (v cytoplazmě rostlinného hostitele, v cytoplazmě symbiotické houby a v apoplastu mezi membránami), napětí na obou membránách či úroveň aktivity transportérů (Schott *et al.*, 2016).

Práce Schnepfa *et al.* (2008) naznačuje, že nejúčinnější růstový vzorec houby závisí na množství hyf, které přispívají absorpci fosforu. Pokud k čerpání fosforu z půdy přispívají všechny extraradikální hyfy nebo ty, které jsou aktivní, je nejúčinnějším růstovým vzorcem ten, který využívá mnoha anastomózových spojníc mezi špičkami hyf. Tento druh větvení Schnepf *et al.* (2008) ilustrují na druhu *Acaulospora laevis*. Pokud je však příjem fosforu omezen pouze na špičky hyf, nejúčinnějším růstovým vzorcem se jeví ten, který využívá nelineárního větvení, které se zastaví při maximální hustotě hyfových špiček, čehož využívají například druhy čeledě Glomeraceae (Schnepf *et al.*, 2008). Na druhou stranu práce Engelman *et al.* (2014) ilustruje, že konkurenční interakce mezi druhy AM hub snižují celkovou abundanci AM hub bez ohledu na přítomnost fosforu, a to zejména uvnitř hostitelského kořene. Samotná rychlost kolonizace kořenů, produkce spor, absorpce fosforu a dusíku či frekvence a tvorba hyfových vláken však může být regulována negativní interakcí se spásáči, patogeny či parazity a v prostředí s těmito faktory tak může ovlivnit nejen životní cyklus houby, ale i její konkurenční schopnosti (Ijdo *et al.*, 2010). Pokud úzce příbuzné druhy sdílejí náchylnost k přirozeným nepřítelům, oba druhy se v prostředí s přirozeným nepřítelem nebudou vyskytovat (Maherali & Klironomos, 2007). Testování konkrétních hypotéz je však omezeno nedostatkem informací napříč čeleděmi AM hub (Maherali & Klironomos, 2012). Ačkoliv rostliny favorizují takové symbionty, které jim poskytují nejvíce minerálních látek (Kiers *et al.*, 2011), výsledky práce Bennetta & Bevera (2009)

naznačují, že by mohl existovat určitý kompromis mezi mutualistickými a kompetičními schopnostmi houby. K upřednostnění „podvodníků“ („cheaters“) ve společenstvech AM hub by mohlo docházet v případě, kdy rostlina nevyužívá výhod mykorhizní symbiózy v plné míře (např. při vysoké koncentraci fosforu v půdě) (Graham & Abbott, 2000).

Jedním z prediktivních znaků šíření AM hub je velikost spor. Navzdory plasticitě tohoto atributu mezi symbiotickými houbami se jedná o fylogeneticky konzervovaný znak napříč velkými čeleděmi (Aguilar-Trigueros *et al.*, 2019). Například raně divergující AM houby náležící čeledím Paraglomeraceae a Archaeosporaceae vytváří malé spory šířící se převážně vzduchem, zatímco v čeledích Glomeraceae, Acaulosporaceae či Ambisporaceae se velikost spor může lišit až o několik řádů (Aguilar-Trigueros *et al.*, 2019) a pro predikci disperze je tak nutná informace o příslušném druhu. Práce Chaudhary *et al.* (2020) na základě vlastností vzduchem přenášených spor předpovídá, že téměř třetina popsáných druhů disponuje potenciálem vzdušného šíření. Negativní korelace mezi produkcí spor a jejich velikostí naznačuje, že mezi těmito vlastnostmi AM hub existuje kompromis a druhy s velkými spory produkují méně spor než druhy s malými spory (Aguilar-Trigueros *et al.*, 2019). Obě varianty se však zdají evolučně úspěšné. Tento znak by mohl přispívat k nerovnoměrnému rozložení jednotlivých čeledí napříč klimatickými pásy (Stürmer *et al.*, 2018), kdy spory o velké velikosti se hůře šíří vzduchem.

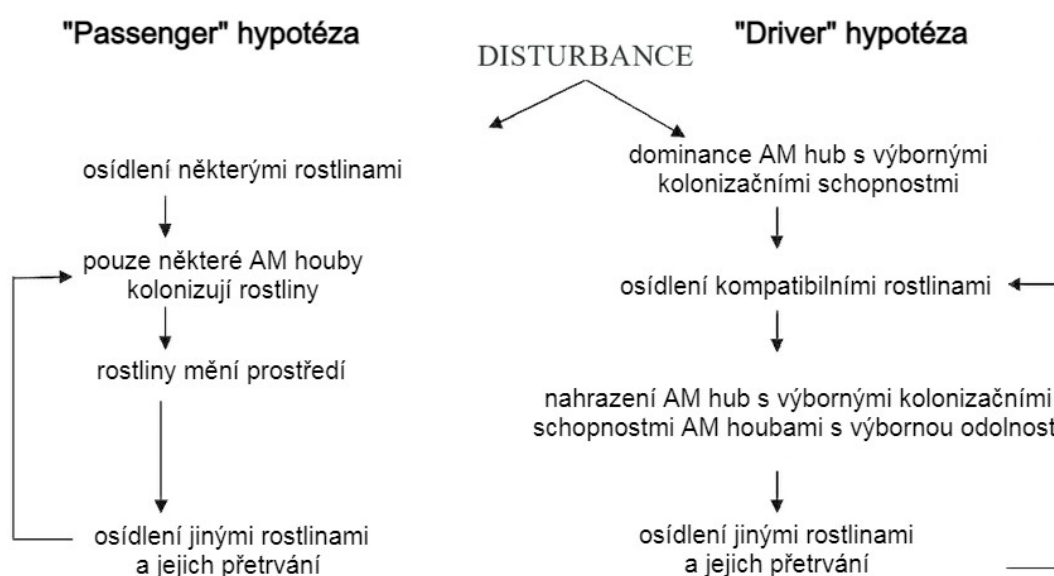
Je zřejmé, že biochemické a strukturální znaky AM mohou signifikantně ovlivnit znaky podmiňující životní strategie AM hub, jako je schopnost kolonizace, perzistence v prostředí, způsob a rychlost šíření spor nebo funkčnost AM symbiózy pro hostitelskou rostlinu. Na základě těchto vlastností jsou v kompetiční výhodě různé druhy hub, což má vliv na celkové složení houbového společenstva.

4.3 Sukcese hub v ekosystémech

Koncept sukcese v ekosystému je založen na předpokladu, že rychlí a expanzivní kolonizátoři nebudou dominovat v pozdních fázích vývoje ekosystému. Ačkoliv všechny AM houby různou měrou disponují schopností kolonizace i přetrvání v novém prostředí, soubory vlastností potřebných k efektivní kolonizaci a účinnému přetrvání ve společenstvu se do jisté míry vzájemně vylučují (Hart *et al.*, 2001). Pro rychlého kolonizátora je důležitá rychlost disperze a růstu, velká produkce spor o krátké dormanci a po infiltraci kořene rovněž četné větvení infekčních vláken (Begon *et al.*, 1997). Tyto vlastnosti vyžadují vysokou dostupnost zdrojů. Naproti tomu přežití v pozdějších sukcesních stádiích vyžaduje toleranci

ke špatné dosažitelnosti zdrojů (de Souza 2005). Infekční vlákna druhu rostoucího v pozdějších fázích sukcese jsou proto obvykle omezena svým množstvím (de Souza & Declerck, 2003). Vhodnou strategií druhů dominujících v pozdějších sukcesních stádiích je rovněž vyvolání rezistence hostitele proti jiným druhům AM hub či produkce alelopatických chemikálií (Hart *et al.*, 2001).

Hart *et al.* (2001) pro sukcesní dynamiku houbových společenstev předkládají koncept „Driver“ (řídící faktor) a „Passenger“ (řízený faktor) (**Obrázek 6**), kde hypotéza „Driver“ předpokládá, že složení rostlinného společenstva je závislé na interakcích AM hub, zatímco hypotéza „Passenger“ tvrdí, že dynamika AM hub je závislá na složení rostlinného společenstva.



Obrázek 6. Grafický model dvou alternativních mechanismů sukcese společenstva AM hub v čase. V hypotéze "Driver" jsou změny v druhovém složení AM hub způsobeny mezidruhovými rozdíly v jejich kolonizační a perzistenční schopnosti. V hypotéze "Passenger" je dynamika AM hub výsledkem změn ve složení rostlinné komunity. Převzato a upraveno z Hart *et al.* (2001).

„Passenger“ hypotéza předpokládá vysokou specifitu AM hub, které ke svému růstu potřebují konkrétní rostlinu. Změnou rostlinného osazenstva se tak mění i symbiotičtí partneři. „Driver“ hypotéza počítá s opačnou situací, tj. konkrétní rostlina ke svému růstu vyžaduje specifický druh AM houby a změna druhového bohatství AM hub pohání dynamiku složení rostlinných druhů. Obě hypotézy představují extrémní situaci, která je v přirozených společenstvech nahrazena kompromisy o různé úrovni. Zobel & Öpik (2014) v tomto kontextu navrhuje, že hypotéza „Driver“ ovlivňuje změny rostlinné komunity v průběhu sekundární sukcese, zatímco hypotéza „Passenger“ má vliv na změny společenstva během primární sukcese. Tíž autoři rovněž přichází s teorií „Habitat“, která

předkládá společenstva rostlin i AM hub jako skupiny organismů nezávisle reagující na stejnou variabilitu prostředí (Zobel & Öpik, 2014). Nedávná studie se přiklání k názoru, že AM houby jsou v půdě napříč sukcesními stádii přítomny dříve než jejich symbiotičtí partneři a mohou tak řídit změny rostlinné diverzity (de León *et al.*, 2016). Ve dlouhodobém pokusu studujícím primární sukcesí bylo zjištěno, že v počátečních fázích sukcese převládají zástupci Glomeraceae, Archaeosporaceae, Diversisporaceae a Acaulosporaceae, zatímco členové Glomeraceae přetrvávají i v pozdějších sukcesních fázích (López-García *et al.*, 2014b; Martínez-García *et al.*, 2015). Diverzitu AM hub na intenzivně obdělávané půdě v mírných klimatických podmínkách ilustruje **Obrázek 4**, kde je opět patrná úspěšnost čeledě Glomeraceae (Hempel *et al.*, 2007). Studie zaměřené na diverzitu AM hub v agroekosystémech odhalily vyšší diverzitu AM hub než byla v půdách obhospodařovaných konvenčními způsoby (Júnior *et al.*, 2019). Vzhledem k úzké vazbě AM hub s biotrofním životem lze předpokládat, že ruderní houby rostou v symbióze spíše s rostlinami ruderními nežli s rostlinami pomalu rostoucími (López-García *et al.*, 2014a, 2014b; de León *et al.*, 2016). Naproti tomu de Souza (2005) ve své disertační práci na modelu *Gigaspora rosea* ukazuje, že růst extraradikálního mycelia tohoto druhu je znásoben ve chvíli, kdy kořen hostitelské rostliny ukončí svůj růst, což naznačuje, že se těmto AM symbiontům dobře daří spíše v pozdějších sukcesních stádiích, kde tvoří symbiózu s rostlinami o delším životním cyklu. Podle práce López-García *et al.* (2017) je tak funkční rozmanitost houbových společenstev významně spjata s vlastnostmi hostitelských rostlin a složení AM společenstev je mimo jiné determinováno i roční dobou.

Ke změnám v druhovém bohatství přispívají další faktory, zejména půdní prostředí. Houby náležící čeledi Glomeraceae se podle Lekberga *et al.* (2007) vyskytovaly převážně v jílovitých půdách, zatímco zástupci čeledě Gigasporaceae dominovaly v půdách pískových.

6. Závěr

Rozdíly v řadě znaků arbuskulárně mykorhizních (AM) hub jsou částečně fylogeneticky konzervované. Čeledi AM hub v podkmeni Glomeromycotina se liší zejména ve výstavbě extraradikálního mycelia, četností intraradikálních struktur, tvarem a ornamentací spor. Vzhledem k tomu, že kořeny rostlin mohou být kolonizovány odlišnými druhy AM hub, musí symbionti nalézat kompromis mezi rychlostí kolonizace a dlouhodobou konkurenceschopností jak v prostorech půdy, tak v kořenech konkrétní rostliny. Z výsledků publikovaných prací se zdá, že morfologické znaky těchto symbiontů se bohatě promítají do jejich životních strategií a v přirozených ekosystémech ovlivňují jak symbiotické rostliny, tak celkové složení společenstva (Hart *et al.*, 2001).

Na životní strategie AM hub lze do určité míry aplikovat systém r-stratégů a K-stratégů, kde r-stratégové představují AM houby se schopností rychlé kolonizace a produkcí vysokého počtu spor. Dle předložených morfologických znaků je možné se domnívat, že mezi stěžejní morfologické znaky patří v tomto ohledu především velikost a rychlost šíření extraradikálního a intraradikálního mycelia a rychlost, velikost a počet produkovaných spor. Podle těchto atributů lze do skupiny r-stratégů zařadit zástupce čeledě Glomeraceae (Sýkorová *et al.*, 2007). K-stratégové jsou typičtí produkcí menšího počtu spor o výrazně větší velikosti, pomalejším klíčením a kolonizací. K této strategii se blíží druhy čeledi Gigasporaceae (de Souza *et al.*, 2005).

Podle práce Chagnona *et al.* (2013) lze na životní strategie AM hub uplatnit rovněž koncept dříve popsany u rostlin, a třídit tyto houbové symbionty na kompetitory (C), stres-tolerátory (S) a ruderaly (R). Významným faktorem je v tomto ohledu příjem uhlíku a schopnost AM houby nakládat se zdroji (Olsson *et al.*, 2010). Zatímco kompetitoři (C) využívají uhlík k výstavbě efektivní mimokořenové myceliální sítě, ruderalové (R) disponují schopností rychlé kolonizace intraradikálních struktur. Pro tolerátory stresu (S) je důležitá schopnost investice zdrojů zejména do odolné biomasy. Podle shrnutých morfologických znaků lze mezi kompetitory řadit např. zástupce čeledi Gigasporaceae, zatímco životní strategii ruderalů odpovídají spíše druhy čeledi Glomeraceae a Claroideoglomeraceae. Mezi stres-tolerátory by zřejmě mohla patřit čeleď Acaulosporaceae (Chagnon *et al.*, 2013). Jen málo se však ví o rozrůznění morfologických znaků a životních strategií na nižších taxonomických jednotkách, například v hojně čeledi Glomeraceae. Zastoupení AM hub a výhodné strategie na daném stanovišti ovlivňuje také kompetice mezi AM houbami. Rostlina reguluje množství zdrojů, které svým symbiontům poskytuje a je schopna prioritizovat

takové partnery, které jí dodávají největší množství minerálních živin (Kiers *et al.*, 2011), což má dopady na konkurenční vztahy mezi houbovými společenstvy. Vzhledem k tomu, že různé druhy AM hub se liší v míře své ochoty sdílet s partnerem zdroje, je výsledný vztah spíše řadou různě výhodných kooperací, jejichž rovnováha je kontrolována systémem pozitivních a negativních zpětnovazebných smyček (Fellbaum *et al.*, 2012). Vlastnosti AM hub mají mimo jiné v různých sukcesních stádiích dopad na utváření rostlinných společenstev (Hart *et al.*, 2001).

Ekosystémové interakce mezi organismy jsou složité a rozmanité a životní strategie AM hub se pohybují spíše na ose kompromisů mezi jednotlivými extrémy. Do vztahů mezi organismy navíc zasahuje řada dalších faktorů (např. typ půdy, přítomnost mikroorganismů a různých patogenů), které mohou interakci vychýlit oběma směry. Pro plné pochopení těchto ekosystémových vazeb a životních strategií jednotlivců i společenstev je potřeba pečlivého výzkumu morfologických i funkčních znaků napříč všemi čeleděmi AM hub. Tyto znalosti nám mohou pomoci k porozumění utváření komplexních přírodních společenstev.

Tato bakalářská práce shrnuje dosavadní znalosti o životních strategiích AM hub, které vychází nejen z morfologických vlastností houbových struktur, ale také z jejich vztahu s rostlinným hostitelem. Sumarizace dosavadních poznatků o životních strategiích AM hub umožňuje nastínit dopady na konkurenční schopnosti AM hub a sukcesi houbového společenstva. Znalosti o této problematice mohou například napomoci k vhodné volbě umělého inokula pro konkrétní zemědělské potřeby. Pro hlubší porozumění ekosystémovým procesům je však potřeba tento koncept hlouběji rozpracovat.

7. Seznam literatury

- AGUILAR-TRIGUEROS, C.A., HEMPEL, S., POWELL, J.R., CORNWELL, W.K. & RILLIG, M.C. (2019) Bridging reproductive and microbial ecology: a case study in arbuscular mycorrhizal fungi. *ISME Journal* **13**, 873–884.
- ALLEN, M.F. (1987) Re-establishment of mycorrhizas on Mount St Helens: Migration vectors. *Transactions of the British Mycological Society* **88**, 413–417.
- AROCA, R., VERNIERI, P., IRIGOYEN, J.J., SÁNCHEZ-DÍAZ, M., TOGNONI, F. & PARDOSSI, A. (2003) Involvement of abscisic acid in leaf and root of maize (*Zea mays* L.) in avoiding chilling-induced water stress. *Plant Science* **165**, 671–679.
- AUGÉ, R.M. (2001) Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* **11**, 3–42.
- AUGÉ, R.M., MOORE, J.L., CHO, K., STUTZ, J.C., SYLVIA, D.M., AL-AGELY, A.K. & SAXTON, A.M. (2003) Relating foliar dehydration tolerance of mycorrhizal *Phaseolus vulgaris* to soil and root colonization by hyphae. *Journal of Plant Physiology* **160**, 1147–1156.
- BAGO, B., AZCÓN-AGUILAR, C., GOULET, A. & PICHÉ, Y. (1998a) Architecture and developmental dynamics of the external mycelium of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* grown under monoxenic conditions. *Mycologia*, **90**, 52–62.
- BAGO, B., AZCÓN-AGUILAR, C., GOULET, A. & PICHÉ, Y. (1998b) Branched absorbing structures (BAS): A feature of the extraradical mycelium of symbiotic arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* **139**, 375–388.
- BAKONYI, G., POSTA, K., KISS, I., FÁBIÁN, M., NAGY, P. & NOSEK, J.N. (2002) Density-dependent regulation of arbuscular mycorrhiza by collembola. *Soil Biology and Biochemistry* **34**, 661–664.
- BARRETT, G., CAMPBELL, C.D. & HODGE, A. (2014) The direct response of the external mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi to temperature and the implications for nutrient transfer. *Soil Biology and Biochemistry* **78**, 109–117. Elsevier Ltd.
- BECARD, G., DOUDS, D.D. & PFEFFER, P.E. (1992) Extensive in vitro hyphal growth of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in the presence of CO₂ and flavonols. *Applied and Environmental Microbiology* **58**, 821–825.
- BECKER W. N. & HALL I. R. (1976) *Gigaspora margarita*, a new species in the Endogonaceae. *Mycotaxon* **4**, 155–160.
- BEGON, M., HARPER, J. L. & TOWNSEND, C. R. (1997) *Ekologie: jedinci, populace a společenstva*. Olomouc: *Univerzita Palackého*. ISBN 80-7067-695-7.
- BENNETT, A.E. & BEVER, J.D. (2009) Trade-offs between arbuscular mycorrhizal fungal competitive ability and host growth promotion in *Plantago lanceolata*. *Oecologia* **160**, 807–816.
- BEVER, J.D. (2002) Host-specificity of AM fungal population growth rates can generate feedback on plant growth. *Plant and Soil* **244**, 281–290.
- BITTERLICH, M., FRANKEN, P. & GRAEFE, J. (2018) Arbuscular mycorrhiza improves substrate hydraulic conductivity in the plant available moisture range under root growth exclusion. *Frontiers in Plant Science* **9**, 1–11.
- BLASZKOWSKI, J. (1991) Polish Glomales VIII. *Scutellispora nodosa*, a new species with knobby spores. *Mycologia* **83**, 537.
- BLAŽKOVÁ, A., JANSÁ, J., PÜSCHEL, D., VOSÁTKA, M. & JANOUŠKOVÁ, M. (2021) Is mycorrhiza functioning influenced by the quantitative composition of the mycorrhizal fungal community? *Soil Biology and Biochemistry* **157**, 108249.
- BRUNDRETT, M.C., PICHÉ, Y. & PETERSON, R.L. (1985) A developmental study of the early stages in vesicular–arbuscular mycorrhiza formation. *Canadian Journal of Botany* **63**, 184–194.
- BÜCKING, H., MENSAH, J.A. & FELLBAUM, C.R. (2016) Common mycorrhizal networks and their effect on the bargaining power of the fungal partner in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Communicative and Integrative Biology* **9**, 1–4.
- CAMPOS-SORIANO, L., GARCÍA-MARTÍNEZ, J. & SEGUNDO, B.S. (2012) The arbuscular mycorrhizal symbiosis promotes the systemic induction of regulatory defence-related genes in rice leaves and confers resistance to pathogen infection. *Molecular Plant Pathology* **13**, 579–592.
- CLARK, R.B. & ZETO, S.K. (2000) Mineral acquisition by arbuscular mycorrhizal plants. *Journal of Plant Nutrition* **23**, 867–902.
- COLLA, G., ROUPHAEL, Y., CARDARELLI, M., TULLIO, M., RIVERA, C.M. & REA, E. (2008) Alleviation of salt stress by

- arbuscular mycorrhizal in zucchini plants grown at low and high phosphorus concentration. *Biology and Fertility of Soils* **44**, 501–509.
- COOPER, K. M. & LÖSEL, D. M. (1977) Lipid physiology of vesicular-arbuscular mycorrhiza. *New Phytologist* **80**, 143–151.
- DAVISON, J., MOORA, M., ÖPIK, M., ADHOLEYA, A., AINSAAR, L., BÂ, A., BURLA, S., DIEDHIOU, A.G., HIIESALU, I., JAIRUS, T., JOHNSON, N.C., KANE, A., KOOREM, K., KOCHAR, M., NDIAYE, C., ET AL. (2015) Global assessment of arbuscular mycorrhizal fungus diversity reveals very low endemism. *Science* **349**, 970–973.
- DAVISON, J., MOORA, M., SEMCHENKO, M., ADENAN, S.B., AHMED, T., AKHMETZHANOVA, A.A., ALATALO, J.M., AL-QURASHI, S., ANDRIYANOVA, E., ANSLAN, S., BAHRAM, M., BATBAATAR, A., BROWN, C., BUENO, C.G., CAHILL, J., ET AL. (2021) Temperature and pH define the realised niche space of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*. in press <https://doi.org/10.1111/nph.17240>.
- DE LA PROVIDENCIA, I.E., DE SOUZA, F.A., FERNÁNDEZ, F., DELMAS, N.S. & DECLERCK, S. (2005) Arbuscular mycorrhizal fungi reveal distinct patterns of anastomosis formation and hyphal healing mechanisms between different phylogenetic groups. *New Phytologist* **165**, 261–271.
- DE LEÓN, D.G., MOORA, M., ÖPIK, M., NEUENKAMP, L., GERZ, M., JAIRUS, T., VASAR, M., GUILLERMO BUENO, C., DAVISON, J. & ZOBEL, M. (2016) Symbiont dynamics during ecosystem succession: Co-occurring plant and arbuscular mycorrhizal fungal communities. *FEMS Microbiology Ecology* **92**, 1–9.
- DE SOUZA F. A. (2005) Biology, ecology and evolution of the family Gigasporaceae, arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). [Doctoral dissertation]. Leiden, the Netherlands: Leiden University.
- DE SOUZA, F.A. & DECLERCK, S. (2003) Mycelium development and architecture, and spore production of *Scutellospora reticulata* in monoxenic culture with Ri T-DNA transformed carrot roots. *Mycologia* **95**, 1004–1012.
- DECLERCK, S., D'OR, D., CRANENBROUCK, S. & BOULENGÉ, L.E. (2001) Modelling the sporulation dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi in monoxenic culture. *Mycorrhiza* **11**, 225–230.
- DEVEAUTOUR, C., CHIEPPA, J., NIELSEN, U.N., BOER, M.M., MITCHELL, C., HORN, S., POWER, S.A., GUILLEN, A., BENNETT, A.E. & POWELL, J.R. (2019) Biogeography of arbuscular mycorrhizal fungal spore traits along an aridity gradient, and responses to experimental rainfall manipulation. *Fungal Ecology* **46**. in press <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2019.100899>.
- EGAN, C., LI, D.W. & KLIRONOMOS, J. (2014) Detection of arbuscular mycorrhizal fungal spores in the air across different biomes and ecoregions. *Fungal Ecology* **12**, 26–31.
- ENGELMOER, D.J.P., BEHM, J.E. & TOBY KIERS, E. (2014) Intense competition between arbuscular mycorrhizal mutualists in an in vitro root microbiome negatively affects total fungal abundance. *Molecular Ecology* **23**, 1584–1593.
- FELLBAUM, C.R., GACHOMO, E.W., BEESETTY, Y., CHOUDHARI, S., STRAHAN, G.D., PFEFFER, P.E., KIERS, E.T. & BÜCKING, H. (2012) Carbon availability triggers fungal nitrogen uptake and transport in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **109**, 2666–2671.
- FELLBAUM, C.R., MENSAH, J.A., CLOOS, A.J., STRAHAN, G.E., PFEFFER, P.E., KIERS, E.T. & BÜCKING, H. (2014) Fungal nutrient allocation in common mycorrhizal networks is regulated by the carbon source strength of individual host plants. *New Phytologist* **203**, 646–656.
- FESTER, T., MAIER, W. & STRACK, D. (1999) Accumulation of secondary compounds in barley and wheat roots in response to inoculation with an arbuscular mycorrhizal fungus and co-inoculation with rhizosphere bacteria. *Mycorrhiza* **8**, 241–246.
- GALLAUD I. (1905) Études sur les mycorrhizes endotrophes. *Revue Générale de Botanique*, **17**: 313-325.
- GARMENDIA, I., GOICOECHEA, N. & AGUIRREOLEA, J. (2004) Effectiveness of three *Glomus* species in protecting pepper (*Capsicum annuum* L.) against verticillium wilt. *Biological Control* **31**, 296–305.
- GIOVANNETTI, M., SBRANA, C., AVIO, L. & STRANI, P. (2004) Patterns of below-ground plant interconnections established by means of arbuscular mycorrhizal networks. *New Phytologist* **164**, 175–181.
- GÖHRE, V. & PASZKOWSKI, U. (2006) Contribution of the arbuscular mycorrhizal symbiosis to heavy metal phytoremediation. *Planta* **223**, 1115–1122.
- GONZÁLEZ-CHÁVEZ, M.C., CARRILLO-GONZÁLEZ, R., WRIGHT, S.F. & NICHOLS, K.A. (2004) The role of glomalin, a protein produced by arbuscular mycorrhizal fungi, in sequestering potentially toxic elements. *Environmental Pollution* **130**, 317–323.

- GRAHAM, J.H. & ABBOTT, L.K. (2000) Wheat responses to aggressive and non-aggressive arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil* **220**, 207–218.
- GRIME, J.P. (1997) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and evolutionary theory. *The American Naturalist* **111**, 1169–1194.
- GRYNDLER, M., BALÁŽ, M., HRŠELOVÁ, H., JANSÁ, J. & VOSÁTKA, M. (2004) Mykorhizní symbióza, O soužití hub s kořeny rostlin. Praha: *Academia*, ISBN 80-200-1240-0.
- HALDIMANN, P. (1999) How do changes in temperature during growth affect leaf pigment composition and photosynthesis in *Zea mays* genotypes differing in sensitivity to low temperature? *Journal of Experimental Botany* **50**, 543–550.
- HART, M.M. & READER, R.J. (2002a) Host plant benefit from association with arbuscular mycorrhizal fungi: Variation due to differences in size of mycelium. *Biology and Fertility of Soils* **36**, 357–366.
- HART, M.M. & READER, R.J. (2002b) Taxonomic basis for variation in the colonization strategy of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* **153**, 335–344.
- HART, M.M., READER, R.J. & KLIRONOMOS, J.N. (2001) Life-history strategies of arbuscular mycorrhizal fungi in relation to their successional dynamics. *Mycologia* **93**, 1186–1194.
- HELGASON, T., MERRYWEATHER, J.W., YOUNG, J.P.W. & FITTER, A.H. (2007) Specificity and resilience in the arbuscular mycorrhizal fungi of a natural woodland community. *Journal of Ecology* **95**, 623–630.
- HEMPEL, S., RENKER, C. & BUSCOT, F. (2007) Differences in the species composition of arbuscular mycorrhizal fungi in spore, root and soil communities in a grassland ecosystem. *Environmental Microbiology* **9**, 1930–1938.
- HESTRIN, R., HAMMER, E.C., MUELLER, C.W. & LEHMANN, J. (2019) Synergies between mycorrhizal fungi and soil microbial communities increase plant nitrogen acquisition. *Communications Biology* **2**, 233.
- HUNER, N.P.A., ÖQUIST, G., HURRY, V.M., KROL, M., FALK, S. & GRIFFITH, M. (1993) Photosynthesis, photoinhibition and low temperature acclimation in cold tolerant plants. *Photosynthesis Research* **37**, 19–39.
- CHAGNON, P.L., BRADLEY, R.L. & KLIRONOMOS, J.N. (2015) Trait-based partner selection drives mycorrhizal network assembly. *Oikos* **124**, 1609–1616.
- CHAGNON, P.L., BRADLEY, R.L., MAHERALI, H. & KLIRONOMOS, J.N. (2013) A trait-based framework to understand life history of mycorrhizal fungi. *Trends in Plant Science* **18**, 484–491.
- CHAUDHARY, V.B., NOLIMAL, S., SOSA-HERNÁNDEZ, M.A., EGAN, C. & KASTENS, J. (2020) Trait-based aerial dispersal of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* **228**, 238–252.
- IDOIA, G., NIEVES, G. & JONE, A. (2004) Plant phenology influences the effect of mycorrhizal fungi on the development of Verticillium-induced wilt in pepper. *European Journal of Plant Pathology* **110**, 227–238.
- IJDO, M., SHTICKZELLE, N., CRANENBROUCK, S. & DECLERCK, S. (2010) Do arbuscular mycorrhizal fungi with contrasting life-history strategies differ in their responses to repeated defoliation? *FEMS Microbiology Ecology* **72**, 114–122.
- JANSÁ, J., MOZAFAR, A. & FROSSARD, E. (2005) Phosphorus acquisition strategies within arbuscular mycorrhizal fungal community of a single field site. *Plant and Soil* **276**, 163–176.
- JOHNSON, N.C., ROWLAND, D.L., CORKIDI, L., EGERTON-WARBURTON, L.M. & ALLEN, E.B. (2003) Nitrogen enrichment alters mycorrhizal allocation at five mesic to semiarid grasslands. *Ecology* **84**, 1895–1908.
- JONER, E.J., BRIONES, R. & LEYVAL, C. (2000) Metal-binding capacity of arbuscular mycorrhizal mycelium. *Plant and Soil* **226**, 227–234.
- JUGE, C., SAMSON, J., BASTIEN, C., VIERHEILIG, H., COUGHLAN, A. & PICHÉ, Y. (2002) Breaking dormancy in spores of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*: A critical cold-storage period. *Mycorrhiza* **12**, 37–42.
- JUNIPER, S. & ABBOTT, L.K. (2006) Soil salinity delays germination and limits growth of hyphae from propagules of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* **16**, 371–379.
- JÚNIOR, P.P., MOREIRA, B.C., DA SILVA, M. DE C.S., REIS VELOSO, T.G., STÜRMER, S.L., ALVES FERNANDES, R.B., DE SÁ MENDONÇA, E. & MEGUMI KASUYA, M.C. (2019) Agroecological coffee management increases arbuscular mycorrhizal fungi diversity. *PLoS ONE* **14**, 1–19.
- KAONONGBUA, W., MORTON, J.B. & BEVER, J.D. (2010) Taxonomic revision transferring species in *kuklospora* to *acaulospora* (Glomeromycota) and a description of *acaulospora colliculosa* sp. nov. from field collected spores. *Mycologia* **102**, 1497–1509.
- KIERS, E.T., DUHAMEL, M., BESETTY, Y., MENSAH, J.A., FRANKEN, O., VERBRUGGEN, E., FELLBAUM, C.R., KOWALCHUK, G.A.,

- HART, M.M., BAGO, A., PALMER, T.M., WEST, S.A., VANDENKOORNHUYSE, P., JANSÁ, J. & BÜCKING, H. (2011) Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis. *Science* **333**, 880–883.
- KLIRONOMOS, J.N. & HART, M.M. (2002) Colonization of roots by arbuscular mycorrhizal fungi using different sources of inoculum. *Mycorrhiza* **12**, 181–184.
- KLIRONOMOS, J.N., MCCUNE, J. & MOUTOGLIS, P. (2004) Species of arbuscular mycorrhizal fungi affect mycorrhizal responses to simulated herbivory. *Applied Soil Ecology* **26**, 133–141.
- KNIGHT, M.R. & KNIGHT, H. (2012) Low-temperature perception leading to gene expression and cold tolerance in higher plants. *New Phytologist* **195**, 737–751.
- KUBOTA, M., MCGONIGLE, T.P. & HYAKUMACHI, M. (2005) Co-occurrence of Arum- and Paris-type morphologies of arbuscular mycorrhizae in cucumber and tomato. *Mycorrhiza* **15**, 73–77.
- LARIMER, A.L., CLAY, K. & BEVER, J.D. (2014) Synergism and context dependency of interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and rhizobia with a prairie legume. *Ecology* **95**, 1045–1054.
- LATEF, A.A.H.A. & CHAOXING, H. (2011) Arbuscular mycorrhizal influence on growth, photosynthetic pigments, osmotic adjustment and oxidative stress in tomato plants subjected to low temperature stress. *Acta Physiologiae Plantarum* **33**, 1217–1225.
- LENDENMANN, M., THONAR, C., BARNARD, R.L., SALMON, Y., WERNER, R.A., FROSSARD, E. & JANSÁ, J. (2011) Symbiont identity matters: Carbon and phosphorus fluxes between *Medicago truncatula* and different arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* **21**, 689–702.
- LEKBERG, Y., KOIDE, R.T., ROHR, J.R., ALDRICH-WOLFE, L. & MORTON, J.B. (2007) Role of niche restrictions and dispersal in the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Journal of Ecology* **95**, 95–105.
- LÓPEZ-GARCÍA, Á., AZCÓN-AGUILAR, C. & BAREA, J.M. (2014a) The interactions between plant life form and fungal traits of arbuscular mycorrhizal fungi determine the symbiotic community. *Oecologia* **176**, 1075–1086.
- LÓPEZ-GARCÍA, Á., PALENZUELA, J., BAREA, J.M. & AZCÓN-AGUILAR, C. (2014b) Life-history strategies of arbuscular mycorrhizal fungi determine succession into roots of *Rosmarinus officinalis* L., a characteristic woody perennial plant species from Mediterranean ecosystems. *Plant and Soil* **379**, 247–260.
- LÓPEZ-GARCÍA, Á., VARELA-CERVERO, S., VASAR, M., ÖPIK, M., BAREA, J.M. & AZCÓN-AGUILAR, C. (2017) Plant traits determine the phylogenetic structure of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Molecular Ecology* **26**, 6948–6959.
- MAHERALI, H. & KLIRONOMOS, J.N. (2007) Influence of phylogeny on fungal community assembly and ecosystem functioning. *Science* **316**, 1746–1748.
- MAHERALI, H. & KLIRONOMOS, J.N. (2012) Phylogenetic and trait-based assembly of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *PLoS ONE* **7**. in press <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0036695>
- MARTÍNEZ-GARCÍA, L.B., RICHARDSON, S.J., TYLIANAKIS, J.M., PELTZER, D.A. & DICKIE, I.A. (2015) Host identity is a dominant driver of mycorrhizal fungal community composition during ecosystem development. *New Phytologist* **205**, 1565–1576.
- MCMILLEN, B.G., JUNIPER, S. & ABBOT, L.K. (1998) Inhibition of hyphal growth of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus in soil containing sodium chloride limits the spread of infection from spores. *Soil Biology and Biochemistry* **30**, 1639–1646.
- MIKKELSEN, B.L., ROSENDAHL, S. & JAKOBSEN, I. (2008) Underground resource allocation between individual networks of mycorrhizal fungi. *New Phytologist* **180**, 890–898.
- MORTON, J.B. & REDECKER, D. (2001) Two new families of Glomales, Archaeosporaceae and Paraglomaceae, with two new genera *Archaeospora* and *Paraglomus*, based on concordant molecular and morphological characters. *Mycologia* **93**, 181–195.
- NAGAHASHI, G. & DOUDS, D.D. (1997) Appressorium formation by AM fungi on isolated cell walls of carrot roots. *New Phytologist*, **136**, 299–304.
- NAVARRO, J.M., BOTELLA, M.A., CERDÁ, A. & MARTINEZ, V. (2001) Phosphorus uptake and translocation in salt-stressed melon plants. *Journal of Plant Physiology* **158**, 375–381.
- NIELSEN, K.B., KJØLLER, R., BRUUN, H.H., SCHNOOR, T.K. & ROSENDAHL, S. (2016) Colonization of new land by arbuscular mycorrhizal fungi. *Fungal Ecology* **20**, 22–29.
- NING, J. & CUMMING, J.R. (2001) Arbuscular mycorrhizal fungi alter phosphorus relations of broomsedge (*Andropogon virginicus* L.) plants. *Journal of Experimental Botany* **52**, 1883–1891.
- OEHL, F., DA SILVA, G.A., SÁNCHEZ-CASTRO, I., GOTO, B.T., MAIA, L.C., EVANGELISTA VIEIRA, H.E., BAREA, J.M., SIEVERDING,

- E. & PALENZUELA, J. (2011) Revision of Glomeromycetes with entrophosporoid and glomoid spore formation with three new genera. *Mycotaxon* **117**, 297–316.
- OLSSON, P.A., RAHM, J. & ALIASGHARZAD, N. (2010) Carbon dynamics in mycorrhizal symbioses is linked to carbon costs and phosphorus benefits. *FEMS Microbiology Ecology* **72**, 125–131.
- ÖPIK, M., METSIS, M., DANIELL, T.J., ZOBEL, M. & MOORA, M. (2009) Large-scale parallel 454 sequencing reveals host ecological group specificity of arbuscular mycorrhizal fungi in a boreonemoral forest. *New Phytologist* **184**, 424–437.
- OUZIAD, F., HILDEBRANDT, U., SCHMELZER, E. & BOTHE, H. (2005) Differential Gene Expressions in Arbuscular Mycorrhizal-Colonized Tomato Grown under Heavy Metal Stress. *Journal of Plant Physiology*, **162**, 634–649.
- PETERSON, R.L. & MASSICOTTE, H.B. (2004) Exploring structural definitions of mycorrhizas, with emphasis on nutrient-exchange interfaces. *Canadian Journal of Botany* **82**, 1074–1088.
- PFEIFFER, C.M. & BLOSS, H.E. (1988) Growth and nutrition of guayule (*Parthenium argentatum*) in a saline soil as influenced by vesicular–arbuscular mycorrhiza and phosphorus fertilization. *New Phytologist* **108**, 315–321.
- POZO, M.J. & AZCÓN-AGUILAR, C. (2007) Unraveling mycorrhiza-induced resistance. *Current Opinion in Plant Biology* **10**, 393–398.
- PÜSCHEL, D., BITTERLICH, M., RYDLOVÁ, J. & JANSÁ, J. (2020) Facilitation of plant water uptake by an arbuscular mycorrhizal fungus: a Gordian knot of roots and hyphae. *Mycorrhiza* **30**, 299–313.
- PÜSCHEL, D., BITTERLICH, M., RYDLOVÁ, J. & JANSÁ, J. (2021) Drought accentuates the role of mycorrhiza in phosphorus uptake. *Soil Biology and Biochemistry* **157**, 108243.
- PÜSCHEL, D., JANOUŠKOVÁ, M., HUJSLOVÁ, M., SLAVÍKOVÁ, R., GRYNĐLEROVÁ, H. & JANSÁ, J. (2016) Plant–fungus competition for nitrogen erases mycorrhizal growth benefits of *Andropogon gerardii* under limited nitrogen supply. *Ecology and Evolution* **6**, 4332–4346.
- QUEREJETA, J.I., BAREA, J.M., ALLEN, M.F., CARAVACA, F. & ROLDÁN, A. (2003) Differential response of $\delta^{13}\text{C}$ and water use efficiency to arbuscular mycorrhizal infection in two aridland woody plant species. *Oecologia* **135**, 510–515.
- RAMOS, A.C., FAÇANHA, A.R., LIMA, P.T. & FEIJO, J. (2008) pH signature for the responses of arbuscular mycorrhizal fungi to external stimuli. *Plant Signaling & Behavior* **3**, 850–852.
- REDECKER, D., KODNER, R. & GRAHAM, L.E. (2000) Glomalean fungi from the Ordovician. *Science* **289**, 1920–1921.
- REDECKER, D., SCHÜßLER, A., STOCKINGER, H., STÜRMER, S.L., MORTON, J.B. & WALKER, C. (2013) An evidence-based consensus for the classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *Mycorrhiza* **23**, 515–531.
- ROPER, M., PEPPER, R.E., BRENNER, M.P. & PRINGLE, A. (2008) Explosively launched spores of ascomycete fungi have drag-minimizing shapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **105**, 20583–20588.
- SCHNEPF, A., ROOSE, T. & SCHWEIGER, P. (2008) Impact of growth and uptake patterns of arbuscular mycorrhizal fungi on plant phosphorus uptake - a modelling study. *Plant and Soil* **312**, 85–99.
- SCHOTT, S., VALDEBENITO, B., BUSTOS, D., GOMEZ-PORRAS, J.L., SHARMA, T. & DREYER, I. (2016) Cooperation through competition—dynamics and microeconomics of a minimal nutrient trade system in Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis. *Frontiers in Plant Science* **7**, 1–13.
- SCHOUTEDEN, N., WAELE, D. DE, PANIS, B. & VOS, C.M. (2015) Arbuscular mycorrhizal fungi for the biocontrol of plant-parasitic nematodes: A review of the mechanisms involved. *Frontiers in Microbiology* **6**, 1–12.
- SMITH, S.E., JAKOBSEN, I., GRØNLUND, M. & SMITH, F.A. (2011) Roles of arbuscular mycorrhizas in plant phosphorus nutrition: Interactions between pathways of phosphorus uptake in arbuscular mycorrhizal roots have important implications for understanding and manipulating plant phosphorus acquisition. *Plant Physiology* **156**, 1050–1057.
- SMITH, S. E., READ, D. J. (2008) Mycorrhizal symbiosis. San Diego, USA: *Academic press*, 3rd edn. ISBN 978-0-12-370526-6.
- SOUZA, T. (2015) Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi. Berlin: *Springer*, ISBN 978-3-319-24850-9.
- SPATAFORA, J.W., CHANG, Y., BENNY, G.L., LAZARUS, K., SMITH, M.E., BERBEE, M.L., BONITO, G., CORRADI, N., GRIGORIEV, I., GRYGANSKYI, A., JAMES, T.Y., O'DONNELL, K., ROBERSON, R.W., TAYLOR, T.N., UEHLING, J., ET AL. (2016) A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. *Mycologia*

108, 1028–1046.

- STADDON, P.L., RAMSEY, C.B., OSTLE, N., INESON, P. & FITTER, A.H. (2003) Rapid turnover of hyphae of mycorrhizal fungi determined by AMS microanalysis of ^{14}C . *Science* **300**, 1138–1140.
- STEARNS, S.C. (1989) Trade-offs in life-history evolution. *Functional Ecology* **3**, 259–268.
- STÜRMER, S.L., BEVER, J.D. & MORTON, J.B. (2018) Biogeography of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota): a phylogenetic perspective on species distribution patterns. *Mycorrhiza* **28**, 587–603.
- SYMANCZIK, S., LEHMANN, M.F., WIEMKEN, A., BOLLER, T. & COURTY, P.E. (2018) Effects of two contrasted arbuscular mycorrhizal fungal isolates on nutrient uptake by *Sorghum bicolor* under drought. *Mycorrhiza* **28**, 779–785.
- SÝKOROVÁ, Z., INEICHEN, K., WIEMKEN, A. & REDECKER, D. (2007) The cultivation bias: Different communities of arbuscular mycorrhizal fungi detected in roots from the field, from bait plants transplanted to the field, and from a greenhouse trap experiment. *Mycorrhiza* **18**, 1–14.
- TIAN, C.Y., FENG, G., LI, X.L. & ZHANG, F.S. (2004) Different effects of arbuscular mycorrhizal fungal isolates from saline or non-saline soil on salinity tolerance of plants. *Applied Soil Ecology* **26**, 143–148.
- VANKUREN, N.W., DEN BAKKER, H.C., MORTON, J.B. & PAWLOWSKA, T.E. (2013) Ribosomal RNA gene diversity, effective population size, and evolutionary longevity in asexual Glomeromycota. *Evolution* **67**, 207–224.
- VARELA-CERVERO, S., VASAR, M., DAVISON, J., BAREA, J.M., ÖPIK, M. & AZCÓN-AGUILAR, C. (2015) The composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities differs among the roots, spores and extraradical mycelia associated with five Mediterranean plant species. *Environmental Microbiology* **17**, 2882–2895.
- VELÁZQUEZ, S. & CABELLO, M. (2011) Occurrence and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in trap cultures from El Palmar National Park soils. *European Journal of Soil Biology* **47**, 230–235.
- VERESOGLOU, S.D. & RILLIG, M.C. (2012) Suppression of fungal and nematode plant pathogens through arbuscular mycorrhizal fungi. *Biology Letters* **8**, 214–217.
- VOETS, L., DE LA PROVIDENCIA, I.E. & DECLERCK, S. (2006) Glomeraceae and Gigasporaceae differ in their ability to form hyphal networks. *New Phytologist* **172**, 185–188.
- VOŘÍŠKOVÁ, A., JANSÁ, J., PÜSCHEL, D., VOSÁTKA, M., ŠMILAUER, P. & JANOUŠKOVÁ, M. (2019) Abiotic contexts consistently influence mycorrhiza functioning independently of the composition of synthetic arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Mycorrhiza* **29**, 127–139.
- WALKER, C., VESTBERG, M., DEMIRCIK, F., STOCKINGER, H. & BONFANTE, P. (2007) Molecular phylogeny and new taxa in the Archaeosporales (Glomeromycota): *Ambispora fennica* gen. sp. nov., *Ambisporaceae* fam. nov., and emendation of *Archaeospora* and *Archaeosporaceae*. *Mycological Research* **111**, 137–153.
- WILLIS, A., BŁAZZKOWSKI, J., PRABHU, T., CHWAT, G., GÓRALSKA, A., SASHIDHAR, B., HARRIS, P., D'SOUZA, J., VAINGANKAR, J. & ADHOLEYA, A. (2016) *Sacculospora felinonii*, a novel arbuscular mycorrhizal fungal species (Glomeromycota) from dunes on the west coast of India. *Mycological Progress* **15**, 791–798.
- WINEMILLER, K.O. (2005) Life history strategies, population regulation and implications for fisheries management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **62**, 872–885.
- WIPF, D., KRAJINSKI, F., VAN TUINEN, D., RECORBET, G. & COURTY, P.E. (2019) Trading on the arbuscular mycorrhiza market: from arbuscules to common mycorrhizal networks. *New Phytologist* **223**, 1127–1142.
- YANG, H., XU, J., GUO, Y., KOIDE, R.T., DAI, Y., XU, M., BIAN, L., BIAN, X. & ZHANG, Q. (2016) Predicting plant response to arbuscular mycorrhizas: The role of host functional traits. *Fungal Ecology* **20**, 79–83.
- ZHU, X.C., SONG, F. BIN & XU, H.W. (2010) Arbuscular mycorrhizae improves low temperature stress in maize via alterations in host water status and photosynthesis. *Plant and Soil* **331**, 129–137.
- ZOBEL, M. & ÖPIK, M. (2014) Plant and arbuscular mycorrhizal fungal (AMF) communities – which drives which? *Journal of Vegetation Science* **25**, 1133–1140.