

**Univerzita Karlova v Praze**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie  
Studijní obor : Biologie



**Zuzana Vondráková**

Plant-soil feedback jako mechanismus ovlivňující druhovou diverzitu společenstev

Plant-soil feedback as a mechanism affect species diverzity of communities

Bakalářská práce

Školitel: doc. RNDr. Zuzana Münzbergová, Ph.D.

Praha, 2013

### *Poděkování*

Ráda bych mockrát poděkovala své školitelce Zuzaně Münzbergové za rady, trpělivost, vstřícnost a pochopení a dále všem, kteří na mě při psaní mysleli a podpořili mě.

### **Prohlášení:**

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

V Praze, 12.05.2013

Podpis

## Obsah

1. Abstrakt.....	4
2. Úvod.....	5
3. Co to je obecně plant-soil feedback .....	7
4. Fungování plant-soil feedbacku .....	8
5. Metody studia plant-soil feedbacku .....	11
6. Faktory ovlivňující plant-soil feedback .....	14
6.1 Abiotické faktory .....	15
6.2 Biotické faktory .....	16
7. Časové rozložení plant-soil feedback .....	17
7.1 Legacy effects .....	19
8. Příklady plant-soil feedbacku .....	20
8.1 Plant- soil feedback a sukcese .....	20
8.1.1 Sekundární sukcese .....	20
8.2 Plant- soil feedback a invazní druhy.....	21
8.3 Příklady experimentů plant-soil feedbacku .....	22
8.3.1 Příklad experimentu č.1 .....	22
8.3.2 Příklad experimentu č.2 .....	23
9. Závěr .....	25
10. Reference.....	26

## **1. Abstrakt**

Plant-soil feedback je vzájemná interakce mezi rostlinou a půdou. Dochází zde ke zpětné vazbě, kdy rostlina působí prostřednictvím svých kořenů na půdu a půda zas ovlivňuje růst a vývoj rostliny díky změně svých biotických a abiotických vlastností. Je to důležitý mechanismus, jak mohou rostliny ovlivňovat prostřednictvím půdy jak samy sebe, tak konkurenční jedince. V této práci bych ráda shrnula, jak plant-soil feedback funguje, jaké faktory ho ovlivňují a jaký má vliv na druhovou diverzitu rostlinných společenstev, jakou hraje roli při sekundární sukcesi, invazi či při koexistenci rozmanitých druhů. Dále bych zde poukázala, v kterých případech byla tato vazba experimentálně potvrzena a jaké experimentální metody se na studium plant-soil feedbacku používají.

Plant-soil feedback is known as the interaction between plant and soil. There is the feedback, when plant affect soil during their roots and on the other side soil affect growth and development through the change of their biotic and abiotic conditions. The plant-soil feedback is important mechanism of affecting plants or their competitive plant species through the soil. In this thesis I would like to summarize the functioning of the plant-soil feedback and factors which influence the feedback, the effect of feedback on the species diversity of plant communities, role in secondary succession, invasion and during coexistence of different species. I would like to point out, in which cases this feedback was confirmed experimentally and which experimental methods are used in the study of plant-soil feedback.

### **Klíčová slova**

Plant-soil feedback, pozitivní a negativní zpětná vazba, půdní společenství, inokulum, conditioning a feedback fáze, *Senecio jacobea*, sukcese, invaze

Plant-soil feedback, positive and negative feedback, soil community, inoculum, conditioning and feedback phase, *Senecio jacobea*, succession, invasion

## 2. Úvod

Rostliny jsou organismy neustále interagující se svým prostředím. Mezi rostlinami a jejich prostředím dochází k rozmanité výměně látek a energií. Faktory ovlivňující rostliny jsou jak abiotické, biotické tak historické. Na rostlinu má z faktorů abiotických vliv makroklima, mikroklima či půda. Zde může být pro rostliny důležitý dostatek světla, přiměřená vlhkost, vítr či pH půdy. Z biotických faktorů jsou rostliny ovlivněny živočišnou herbivorií, zoochorií či symbiotickými nebo patogenními účinky mikroorganismů. Další interakcí může být interakce s jinými rostlinnými druhy při kompetici o zdroje nebo při vzájemné koexistenci druhů. Na rostliny mohou také působit historické faktory - co na daném území dříve rostlo, jestli tam došlo k požáru, povodním, použití fungicidů, hnojiv atd.

Význam jednotlivých faktorů je důležitý i v rámci prostorové a časové škály, tedy v závislosti na délce působení jednotlivých faktorů, jejich intenzitě a prostorovém rozložení.

Jedním z důležitých faktorů pro formování rostlinných společenstev je již zmíněná interakce jednotlivých druhů. Interakce mezi rostlinami většinou mívají negativní vliv a rostliny se snaží o kompetiční vyloučení konkurenčního druhu. Dochází i ke koexistenci druhu, ale za podmínek dostatečně nízké kompetice. Kompetici i koexistenci rostlinných druhů může ovlivňovat změna nadzemních či podzemních struktur rostliny. K podzemním interakcím rostlin dochází tak, že rostliny ovlivňují množství a obsah jednotlivých složek půdy a to má vliv zpětně na nadzemní i podzemní struktury rostliny.

Dochází tedy k neustálé zpětné vazbě mezi rostlinou a půdou a tato vazba následně ovlivňuje jak vlastní, tak sousedící rostlinný druh i jeho půdní společenství. Tato interakce rostliny a její půdy je důležitým faktorem pro formování rostlinných i půdních společenstev. Vazby mezi rostlinou a půdou jsou v posledních desetiletích prozkoumávány a experimentálně potvrzovány a zjišťuje se důležitost těchto zpětných vazeb.

Tato vazba je označována jako Plant-soil feedback a označuje tedy vzájemné interakce mezi rostlinami a půdními organismy (Bever et al., 1997). Existuje široká škála biotických a abiotických faktorů půdy, u kterých bylo prokázáno, že mají vliv na strukturu a dynamiku rostlinných společenstev, ovlivňují vývoj, produktivitu a konkurenceschopnost rostlin (Ehrenfeld et al., 2005). Tyto vazby mohou mít pozitivní, neutrální nebo negativní vliv na rostlinu. Rostlina takto může ovlivňovat prostřednictvím půdy jak konkurenční rostliny, tak sama sebe ve svém růstu a vývoji (Kulmatiski et al., 2008). Jednotlivé interakce mezi rostlinou a půdním společenstvem nejsou homogenní. Každý organismus reaguje jinak na daný faktor a objevuje se zde rozdílná specifita (Bever et al., 1997).

Plant-soil feedback působí ve všech rostlinných společenstvích a má tedy vliv například při sukcesním nahrazení druhů (van de Voorde et al., 2011), při invazích (Levine et al., 2006) či v rámci polních monokultur (Molofsky et al., 2001). Tyto vazby byly již v dřívějších dobách pozorovány. Práce v zemědělství prokázala, že opětovné pěstování druhu ve stejné půdě výrazně snížilo jeho růst, docházelo tedy k negativní zpětné vazbě (Bever, 1994).

Jednotlivé experimenty byly prováděny rozmanitými metodami, v nichž se porovnávala rostlina rostoucí v půdě sterilizované a nesterilizované (Reinhart and Callaway, 2004), rostoucí s půdním inokulem či bez něj (Knevel et al., 2004) a rostoucí ve vlastní či cizí půdě (Bezemer et al., 2006b).

Tato má práce tedy shrnuje dosavadní poznatky o plant-soil feedbacku, jeho jednotlivých vazbách a faktorech ovlivňujících zpětnou vazbu mezi rostlinami a půdou. Dále jsem se zaměřila na metody studia plant-soil feedbacku a v rámci tohoto shrnutí uvádím příklady některých experimentů prováděných na toto téma a popisují jejich výsledky.

Cílem této práce tedy je:

- 1) Zpracovat vhodnou literaturu a články a vypsát zde dosavadní poznatky o plant-soil feedbacku a faktorech ovlivňujících vazby mezi rostlinami a půdou. Dále z odborné literatury popsat plant-soil feedback z časového hlediska a uvést experimentální přístupy týkající se zpětných vazeb u rostliny a půdy.
- 2) Popsat vliv plant-soil feedbacku v rámci rozmanitých rostlinných společenstev, při sukcesním nahrazení druhů či invazích rostlin. Nakonec z těchto informací vyvodit, jaký má celkový vliv na rostlinná a půdní společenství a význam v rámci ekosystémů.

### 3. Co to je obecně plant-soil feedback

Jako Plant-soil feedback je označována interakce mezi půdním společenstvem a rostlinami stejného nebo jiného druhu. (Bever et al., 1997). Tato vazba je důležitým mechanismem jak pro rostliny, tak pro půdu. Funguje jako zpětná vazba, kdy rostlina určitým způsobem působí na půdu a ta podle toho, jak byla rostlinou pozměněna, zpětně působí specifickým způsobem na rostlinu (Brinkman et al., 2010). Půda působí na rostliny prostřednictvím svých biotických a abiotických vlastností (dále v 6. kapitole) (Ehrenfeld et al., 2005). Půda může ovlivňovat rostliny prostřednictvím různých půdních organismů (mutualistů, patogenů, herbivorů) či prostřednictvím různého množství chemických látek (Kulmatiski & Kardol, 2008).

První vliv rostliny na půdu je označován jako půdní formování (Brinkman et al., 2010) a rostlina zde působí na půdu prostřednictvím svých kořenů (Ehrenfeld et al., 2005). Rostliny mohou ovlivnit půdu prostřednictvím spotřebovávání živin, ukládání organické hmoty nebo vylučování různých chemických sloučenin z kořenů (kořenové exudáty) a tím změnit celkově půdní prostředí. Dále rostliny ovlivňují půdu tím, že poskytují stanoviště a své zdroje mikro- a makroskopickým organismům v půdě (van der Putten et al., 2013).

Například vylučování kořenových exudátů rostlinou závisí na půdních faktorech, jako je množství živin nebo mikrobiální společenství (Yang and Crowley, 2000) a zpětně rostlina tyto půdní faktory neustále mění. To vše má vliv na hydrologické procesy, teplotu půdy a její pH, což může dále ovlivňovat další složky půdy a následně složení rostlinného společenství (Bever et al., 2012).

Vzhledem k tomu, že rostliny jsou přisedlé organismy, nemohou proto uniknout místním a druhově specifickým vlivům prostředí. Proto mají pozitivní a negativní zpětné vazby mezi rostlinou a půdou významné důsledky pro jejich populační dynamiku (Bever et al., 1997). Druhy většinou žijí ve smíšených společenstvích, takže musí interagovat s jedinci jiných druhů. Dochází tedy k podpoře či inhibici růstu rostliny díky vlivu na půdní organismy a na abiotické podmínky půdy (Bever, 2003). Rostliny díky této zpětné vazbě mění růst a vývoj jak sebe sama, tak konkurenčních druhů. (Kulmatiski et al., 2008). Může tedy docházet ke kompetičnímu vyloučení nebo naopak k soužití dvou rostlinných druhů, které by jinak bez této dynamiky nemohly vedle sebe existovat (Bever, 2003).

Podle toho, v jakém rozsahu a síle jsou rostlinou vyvolané změny v půdě nebo jak moc jsou změny druhově specifické, se následně projeví, jak moc budou zpětné vazby ovlivňovat složení rostlinného společenstva a následně tak i fungování ekosystémů (Bardgett and Wardle, 2010). Při rozdílnosti v síle interakcí rostlin a jejich půdních organismů může docházet například k rozdílné akumulaci patogenních organismů. Některé rostlinné druhy

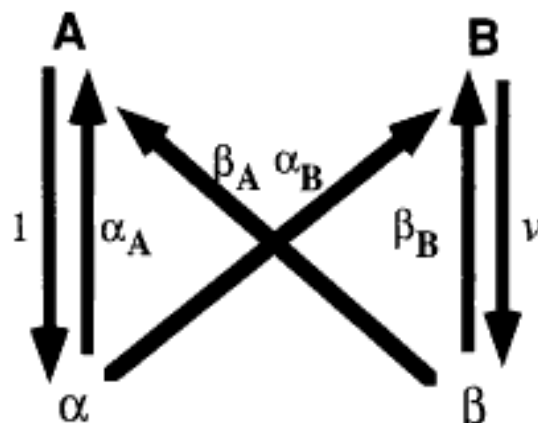
akumulují patogeny rychleji a v důsledku jejich nahromadění tak snižují svoji hustotu, zatímco jiné druhy akumulují své druhově specifické patogeny pomaleji a není u nich tak silná negativní zpětná vazba a dosahují tedy vyšších hustot (Vanderputten et al., 1993). Rostliny mají tedy rozdílné schopnosti či možnosti jak měnit půdní společenstvo a tím ovlivňovat svoji hustotu. Tyto schopnosti rozdílné zpětné vazby jsou důležitým regulátorem struktury rostlinného společenství (Klironomos, 2002).

Plant-soil feedback (dále také jako psf) určitého druhu, který má vliv sám na sebe, jedince nebo více jedinců stejného druhu je označován jako přímý, intraspecifický či konspecifický. Obráceně, když psf působí mezi různými druhy, je to zpětná vazba nepřímá, interspecifická či heterospecifická (van der Putten et al., 2013).

Již v dřívějších dobách měli zemědělci přehled o tom, jak fungují pozitivní či negativní vlivy půdy na plodiny a tomu také přizpůsobovali svou zemědělskou činnost. V dnešních dobách se tyto skutečnosti zjišťují a experimentálně potvrzují (Bardgett and Wardle, 2010). Práce v zemědělství prokázala, že například opětovné pěstování pšenice výrazně snížilo rychlost jejího růstu. Často v těchto případech docházelo ke hromadění druhově specifických patogenů (Larkin et al., 1993). Také u kukuřice a sóji docházelo ke snížené produktivitě, ale zde v důsledku změn množství mykorhizních hub. Proto dochází ke střídání plodin na polích, jelikož některé druhy negativně ovlivňují samy sebe a následně dochází tak k mnohem menším výnosům (Bever, 1994).

#### 4. Fungování plant-soil feedbacku

Rostlinné druhy a jejich půdy na sebe navzájem působí. Možné vztahy mezi dvěma rostlinami prostřednictvím půdy shrnul Bever (Obr.1.). Na Obr.1. je vyznačen základní model interakce dvou druhů a jejich dvou půd.



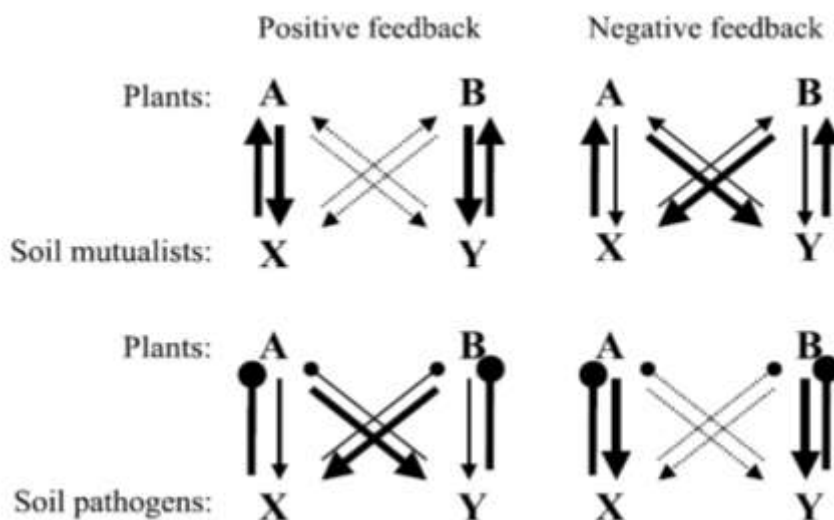
Obr.1.: vzájemná interakce mezi dvěma rostlinnými druhy a jejich půdami (Bever et al., 1997)



Vzájemné vztahy mezi rostlinami a půdou tvoří zpětné vazby. Rostlina A ovlivňuje své půdní společenství  $\alpha$ , které pak zpětně přímo ovlivňuje tuto rostlinu a nepřímo tak ovlivní růst rostliny B. To samé u rostliny B, kdy může pozměňovat svou půdu a tím nepřímo ovlivní rostlinu A. Na tomto obrázku je vyznačen jen základní model interakcí dvou rostlinných druhů (tzv. pairwise feedback) (Bever et al., 1997). Jinak může docházet k interakcím mezi větším počtem rostlinných druhů ve smíšených společenstvech.

Zpětné vazby mezi rostlinami a jejich půdami mohou mít rozdílnou sílu a směr. Tyto vazby se mohou tedy následně projevit pozitivně či negativně. Může se vyskytnout také neutrální zpětná vazba, kdy je celkový vliv nulový a vazba se nijak neprojeví. Zpětná vazba je považována za negativní, když tvoří půdu méně vhodnou pro svůj druh. U této vazby je potlačována dominance daného druhu a zvýšená pravděpodobnost, že bude nahrazen jinými druhy, které jsou více vhodné v nových půdních podmínkách (van der Putten et al., 2013). Plant-soil feedback je považován za pozitivní, když zvyšuje fitness svého druhu a zvětšuje pravděpodobnost, že daný druh postupně zabere plochu na místním stanovišti. Může díky tomu docházet ke ztrátě diverzity druhů (Bever et al., 1997). I když v některých případech lze tvrdit, že pozitivní psf může udržovat druhovou rozmanitost. Může docházet ke tvorbě monomorfních shluků rostlinných druhů (Bever, 2003), malých ostrůvků monokultur, kde by se diverzita byla schopna udržet v rámci těchto ostrůvků. Bohužel je ale tento případ pozitivní psf málo častý (Molofsky et al., 2001).

Jak tedy můžeme vidět na obrázku od Bevera (Obr.2.), vazby mohou být jak pozitivní, tak negativní. Tloušťkou čar je znázorněna síla interakcí. Šípkami je znázorněn pozitivní vliv a znakem s kulatým koncem je znázorněn negativní vliv.



Obr.2.:Asymetrické vztahy u pozitivního či negativního feedbacku (Bever, 2003)

Rozdílnost jednotlivých zpětných vazeb se může projevit v závislosti na tom, k jaké rostlině vazbu vztahujeme. Pro jeden druh může být vazba pozitivní, ale u konkurenčního druhu se vazba projeví negativně (Bever, 2003). Například patogenní organismy mohou působit sice negativně na jeden druh rostliny, tím pádem ale působí pozitivně na konkurenční druh, který se díky tomu může rozšířit. Takto to platí i u mutualistů. Ti působí na svou hostitelsky specifickou rostlinu pozitivně, avšak tímto nepřímo negativně ovlivní okolní druhy a proto dojde následně k jejich potlačení (Bever, 2002a).

Rozličnost vazeb závisí také na síle jednotlivých interakcí, která je vždy asymetrická. Tyto nesouměrné vazby jsou dány rozdílnou specifitou jak u rostlin, tak u půdy. Jak můžeme vidět na Obr.2., nejen mutualisté působí pozitivně a patogeni negativně (Bever, 2003). Například mezi rostlinou a jejími mutualisty se může projevit přímá negativní zpětná vazba a následně tedy nepřímá pozitivní zpětná vazba, jelikož mutualisté působí lépe na konkurenční druh než na svůj vlastní druh. S touto vazbou se můžeme setkat v experimentu Bevera (Bever, 2002b), kde autor prokázal, že mykorhizní houby, které nejlépe rostou u druhu *Plantago lanceolata* jsou jeho špatným mutualistou. Na druhou stranu pro *Plantago* jsou dobrými mutualisty mykorhizní houby, které se hromadí u druhu *Panicum sphaerocarpon*. Tyto zpětné vazby vedou k vzájemné koexistenci těchto dvou kompetujících druhů (Bever, 2002b).

Další rozdílnost zpětných vazeb mezi rostlinou a půdním společenstvím může totiž ještě navíc záviset také na abiotických faktorech jako je vlhkost, salinita či teplota (Bever et al., 2012). Například Oomycetes jsou důležité a zásadní půdní patogeny, které generují negativní psf (Mills and Bever, 1998). Ale jsou to organismy závislé na vlhkosti. Bez ní by nedokončily svůj životní cyklus a následně by se tedy v půdě nevyskytovala jejich specifická negativní zpětná vazba na hostitelské rostliny (Bever et al., 2012).

## 5. Metody studia plant-soil feedbacku

Na testování plant-soil feedback se používá tzv. dvoufázový experiment. Skládá se tedy ze dvou fází – conditioning (formovací, první) a feedback (testovací, druhá) fáze (Brinkman et al., 2010).

Dřívější experimenty testující psf byly prováděny na polích, kde byla rostlina ovlivněna dlouhou dobu přírodními podmínkami (Vanderputten et al., 1993). V první fázi experimentu byla půda na poli kultivována známými rostlinnými druhy. Ve fázi druhé se sledoval efekt půdy na rostliny, například se porovnával růst u půd takzvaně „self cultivated“ a „not self cultivated“ – kultivované jen samy sebou nebo jiným druhem (Kulmatiski and Kardol, 2008). Avšak tento terénní přístup je složitý a náročný. Zaprvé je experiment zdoluhavý, pak se zde od sebe těžko oddělují abiotické a biotické faktory a nepadno se určují přesné efekty zodpovědné za psf (Kulmatiski and Kardol, 2008).

Aby se zabránilo tak dlouhému času při pěstování a náročnosti na analýzu, jsou experimenty nyní prováděny ve skleníku v květináčích nebo ve květináčích daných na pole, jak ukazuje Obr.3. od Brinkmana (2010). Výhodou pokusu ve skleníku je, že ve skleníku nepůsobí jiné vlivy a můžeme sledovat jen testovaný vliv. Avšak v tomto je i určitá nevýhoda. Ve skleníku jsou jiné podmínky na rozvoj půdního společenstva než na poli, kořeny i půdní společenstvo na sebe působí kratší čas. Ve skleníku nepůsobí negativní faktory jako nedostatek vody, nízká teplota či vítr. Efekt psf je tedy celkově silnější a více se projeví u skleníkového experimentu než-li za normálních přírodních podmínek (Kulmatiski et al., 2008).

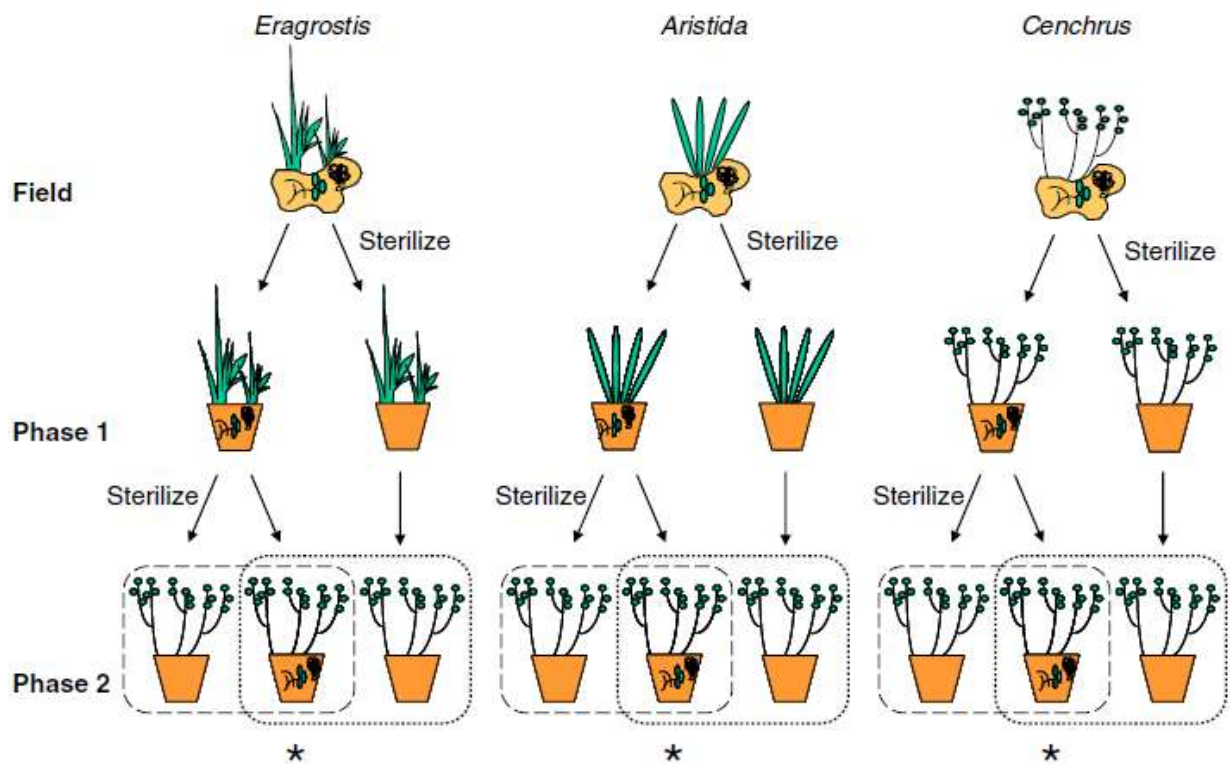
Ve skleníkovém experimentu se v první conditioning fázi použila půda, u které známe její historii (co v ní dříve rostlo, jak dlouho). Většinou se používá půda z monokultury, jsou zde vlivy na půdu jen z jedné sledované rostliny, rostlina zde pozměňuje jen svou vlastní půdu a vytváří se legacy effects (viz dále 7. kapitola) (Hendriks, 2013). V této polní půdě dané do květináčů se pak nechává určitou dobu růst sledovaná rostlina (conditioning fáze), která mění půdní společenství. Tato ovlivněná půda se bere jako cultivated (je v ní rozvinuto půdní společenstvo). Doba trvání experimentu může mít různou délku. První fáze může trvat od několika týdnů do několika měsíců. Často se bere jako conditioning fáze růst rostliny na poli v monokultuře a doba kultivace je tedy ještě mnohem delší (Kulmatiski and Kardol, 2008).

V druhé fázi je testována růstová odpověď jiné nebo stejné rostliny na změnu půdních podmínek (Klironomos, 2002). Rostlina se přesadí do půdy podmíněné svým vlastním druhem (self-cultivated) a do půdy podmíněné jiným druhem (other-cultivated). Sleduje se pak u rostliny změna nadzemní i podzemní biomasy či ontogenetické změny, produktivita samotné rostliny nebo produktivita semen (Bever, 1994). Rozdíl růstu rostliny v těchto dvou

půdních typech je měřítkem psf (Kulmatiski et al., 2008) a zpětnovazebný efekt je pak tedy prezentovaný jako poměr biomasy z testované a kontrolní půdy (Brinkman et al., 2010). Délka druhé fáze je taktéž rozdílná, často trvá kolem dvou až tří měsíců (Kulmatiski and Kardol, 2008) (viz 7. kapitola).

Pokud je plant-soil feedback použit k popisu růstu jednoho rostlinného druhu ve „vlastní“ (self-cultivated) a „jiné“ (other-cultivated) půdě, jedná se takzvaně o přímý neboli individuální psf. Pokud je psf použit ke srovnání dvou rostlinných druhů a jejich růstu ve „vlastních“ a „jiných“ půdách, tak tato data jsou použita pro určení nepřímého neboli net-pairwise psf (Bever et al., 1997). Individuální psf poskytuje informace o vztahu jednoho rostlinného druhu se svou vlastní půdou v porovnání s půdou cizí. Pozitivní individuální psf nastane, když rostlina roste lépe v self-cultivated půdě nežli v půdě od jiných druhů (other-cultivated), u negativního individuálního psf je tomu přesně naopak. Net-pairwise psf je naopak použit pro určení kompetiční schopnosti mezi určitými páry rostlinných druhů, zda bude docházet ke kompetitivnímu vyloučení či koexistenci jednotlivých párů druhů. Avšak na tento net-pairwise psf je vytvořeno jen velmi málo studií, spíše se zkoumá individuální psf (Kulmatiski et al., 2008).

Základní design experimentu, kdy se půda formuje rostlinou a poté se v ní pěstuje další stejný nebo odlišný testovaný rostlinný druh, je v řadě studií rozšířen. V některých případech jsou v druhé fázi použity rozličně formované půdy a různorodé sázeční systémy (Bezemer et al., 2006b). Sledují se v experimentech další faktory ovlivňující feedback a srovnávají se rostliny pěstované v různých enviromentálních podmínkách. Plant-soil feedback může být v tomto dvoufázovém experimentu kvantifikován různými metodami. Mezi ně patří metody, jako porovnání půdy sterilizované a nesterilizované, uložení půdního inokula a půdní formování díky vlastním a cizím rostlinným druhům (Brinkman et al., 2010) viz Obr.3. V testování je důležité, co se s čím srovnává, jaké faktory nás zajímají. U sterilizace a půdního inokula jde o to, porovnat rostlinný růst s a bez půdních organismů (Nijjer et al., 2007). U porovnání vlastní a cizí půdy jde o to určit specifický vztah rostliny se svými či cizími půdními organismy (van der Putten et al., 2007), jestli na sebe rostlina působí negativně či pozitivně nebo jestli působí prostřednictvím půdy na ostatní druhy pozitivně či negativně.



Obr.3.: Různé metody dvoufázového experimentu. Lze zde porovnávat rostlinu rostoucí ve své vlastní a cizí půdě, rostoucí v půdě sterilizované či nesterilizované a s inokulem či bez něj (Brinkman et al., 2010). U rostliny označených (...) jde o porovnání růstu s půdním inokulem a bez něj. U (---) jde o porovnání rostliny sterilizované a nesterilizované. Mezi (\*) jde o porovnání rostliny rostoucí v odlišných půdách, cizích či vlastní.

Jako první zde zmíním metodu, kdy se porovnává růst rostliny ve sterilizované a nesterilizované půdě. Jde tedy o to porovnat rozdíly v biomase, produktivitě, když roste rostlina s půdními organismy či zcela bez nich (Reinhart and Callaway, 2004). Zde se v první fázi nechává půda kultivovat známým druhem. Půda obsahuje živé inokulum přidané do sterilizované půdy nebo je to celá konspicifická půda. V druhé fázi sledovaný druh (buď stejný nebo odlišný, záleží na experimentu) zasadíme do této kultivované půdy a této sterilizované půdy a sledujeme rozdíly v růstu (Brinkman et al., 2010).

Další metodou je uložení půdního inokula (Voorde et al., 2012). Vezme se půdní inokulum a přidá se do sterilizované půdy, čímž se vyloučí další nesledovaný fyzikální či chemický psf. V první fázi rostlina roste v půdě se živým nebo sterilizovaným inokulem a nějakým způsobem ho pozmění. V druhé fázi se do pozměněné a sterilizované půdy zasadí jiný (nebo zase stejný) druh a sleduje se jeho růst. Tato experimentální metoda je podobná předchozí

metodě se sterilizovanou půdou, jelikož se u obou sleduje rozdíl růstu rostliny v podmínkách s půdními organismy a bez nich (Kardol et al., 2007).

Jako další se může v experimentu použít metoda, kdy se porovnává růst rostliny ve „vlastní“ a „cizí“ půdě. V první fázi se nechalo inokulum či celá konspecifická půda (z monokultury například) kultivovat rostlinným druhem a formovala se rostlinou daná půda. Ve fázi druhé se do této půdy nasadila rostlina jiného druhu a sledoval se vliv heterospecifické půdy („cizí půda“) na onu rostlinu a zároveň se přesadila rostlina do půdy konspecifické („vlastní půda“) na kterou již předtím působil ten samý druh. Sledoval se vliv půd na onen rostlinný druh a následně se mezi sebou porovnával jednotlivý růst rostlin (Klironomos, 2002) - například jejich změna biomasy.

Některé výsledky studií závisí na experimentálním přístupu, jelikož se v některých experimentech lišily závěry o tom, zda je vazba negativní či pozitivní. Půdní sterilizace či doplnění půdních organismů (např. 3%) do sterilizované půdy přineslo silnější zpětnou vazbu než srovnání vlastní a cizí půdy. Tento fakt je spíše nevýhodou metody sterilizace. Díky rozkladu usmrcených půdních organismů totiž dochází ke zvýšené koncentraci živin. Dojde tak ke změně jak abiotických tak biotických podmínek a dojde k nežádoucímu zvýšení růstu rostlin. Dalším problémem může být vývin půdního společenství na základě náhodného znečištění vodou či vzduchem. Je důležité studovat realistické efekty a sterilizovaná půda proto není úplně ideálním prvkem (Brinkman et al., 2010). Avšak na druhou stranu záleží na tom, co chceme přesně studovat a jaké komponenty nás zajímají, proto se stále používají na studium plant-soil feedbacku všechny zmíněné metody.

## **6. Faktory ovlivňující plant-soil feedback**

Hlavním prostředníkem v psf je půda. Půda je velice variabilní složka země, ve které dochází k mnoha procesům. Pro rostliny je to prostředí, bez kterého by většina nepřežila nebo neměla odkud brát životně důležité prvky.

Rostliny mění biologii, chemii a strukturu půdy (Kulmatiski et al., 2008). Jednotlivé rostlinné druhy se ale liší ve schopnosti ovlivňovat organickou hmotu, dostupnost živin a složení půdního společenstva (Bezemer et al., 2006b). Půda je pak díky těmto odlišnostem heterogenní ve svých faktorech. Tato heterogenita je generována zpětnou vazbou a předpokládá se, že půda pak zpětně rozdílně ovlivňuje jednotlivé životní hodnoty rostliny jako klíčení, přežití semenáček a tedy následně celkovou dynamiku (jako např. konečnou velikost populace) (Brandt et al., 2013).

Půda ovlivňuje rostliny prostřednictvím široké škály svých biotických a abiotických faktorů. Mezi faktory abiotické se řadí například půdní živiny a pH (Bezemer et al., 2006b). Do biotických faktorů můžeme zařadit spousty organismů jako houby, bakterie, hlísty, členovce, archea, prvoky a spoustu dalších známých i doposud neobjevených mikroorganismů (Bever, 2003). Tyto faktory mají rozmanitý vliv (druhově specifický či nespecifický) na rostlinu a jsou v rozmanitém množství či hustotě obsaženy ve všech půdách rostlinných společenstev. Každý z těchto faktorů může působit jak pozitivně, tak negativně na daný rostlinný druh (Bever, 1994).

### **6.1 Abiotické faktory**

Jednou z neopomenutelných složek půdy jsou její abiotické faktory. Tyto abiotické faktory nemají odlišné druhově specifické vlivy na rostlinné druhy (Aerts and Chapin, 2000). Na druhou stranu jednotlivé rostlinné druhy mají odlišné schopnosti a možnosti, jak ovlivnit dostupnost živin či pH půdy a tyto schopnosti jsou druhově specifické (Bezemer et al., 2006b). Diverzita společenstva byla dříve označována jako výsledek rozložení abiotických zdrojů (Tilman and Pacala, 1993). Nyní je ale známo, že biotické faktory hrají stejnou, ne-li větší roli než-li abiotické faktory v důsledku interakcí s rostlinami (Bever et al., 1997). Ale i přesto jsou abiotické faktory nepostradatelnou složkou půdy ovlivňující zpětnou vazbu mezi rostlinou a půdou a je důležité se o nich zmínit.

Jedním z abiotických faktorů půdy je její pH. Rostlina může okyselovat půdu různými způsoby (produkci kyseliny uhličitě z kořenů, různý příjem a výdej iontů) (Hinsinger et al., 2003). V těchto kyselých podmínkách dokáže žít jen acidofilní rostlina. Ta může vypouštět z kořenů polyfenoly, díky kterým dokáže využít organický dusík, což ostatní rostliny nedokážou a proto se jí na daném území daří mnohem lépe – dochází tak k pozitivní zpětné vazbě. Rostliny si tedy okyselí půdu, čímž eliminují své nepřátele, kteří nedokážou tolerovat dané podmínky (nepřímý negativní feedback na tyto druhy „neacidofilní“) (Ehrenfeld et al., 2005).

Další ze složek abiotických faktorů, které jsou důležité pro rostliny, je obsah živin. Jednotlivé prvky živin (dusík, uhlík,...) mohou působit zcela odlišnými způsoby na rostlinné druhy a i jednotlivé rostliny mají specifické systémy na příjem živin. Jako jednoduchý příklad psf v závislosti na dostupnosti živin lze uvést například negativní zpětnou vazbu, která může být způsobena vyčerpáním živin či jejich imobilizací (Berendse, 1994). Dalším z konkrétnějších příkladů je článek dle Vitouška a kolegů o invazi N-fixujících druhů do společenství, kde

dříve tyto druhy nebyly přítomny. Došlo zde k introdukci nepůvodních N-fixujících stromů, což způsobilo zvýšenou dostupnost N v půdě a tedy k většímu a lepšímu růstu těchto nepůvodních druhů v porovnání s původním druhem. Došlo tak k pozitivní psf u introdukovaných druhů a nepřímé negativní psf u původních druhů (Vitousek et al., 1987), (Vitousek and Walker, 1989).

## **6.2 Biotické faktory**

Půdní biota je klíčovým faktorem ovlivňujícím psf. Půdní biota může ovlivnit zpětnou vazbu tak, že díky ní dojde k redukci dominantních druhů rostlin (Vanderputten et al., 1993) či podpoře slabších druhů (Klironomos, 2002). Nedojde v tomto případě k převaze jednoho druhu dominantního, ale dojde k udržení druhů ostatních, tedy k diverzitě druhů. Na druhou stranu může mít situace zcela opačný ráz, kdy půdní biota podpoří hodně dominantní druh (Hartnett and Wilson, 1999) nebo naopak potlačí už tak vzácný druh (Klironomos, 2002) a celá tato situace může vést k převaze jednoho druhu, tedy ke snížené druhové diverzitě.

Mezi biotické faktory lze řadit všechny žijící organismy v půdě a jejich rozličné druhy se mohou v půdě vyskytovat až v tisících. Půdních organismů je tedy v půdě nepřeberné množství, a proto je velice těžké určit čistý vliv jednotlivých organismů na rostlinný druh. Je obtížné charakterizovat půdní společenstvo, frekvenci druhů, jejich hustotu a složení. (Bever et al., 1997). Dalším faktem je, že jednotlivé druhy rostlin mají zcela specifické růstové odpovědi na jednotlivé složky půdního společenstva. Taktéž půdní organismy jsou druhově specifické a reagují odlišně na jednotlivé rostlinné druhy. (Bever, 2003). Těžko se oddělují jednotlivé složky půdy od sebe. Jen některé prvky se dají relativně obecněji oddělit a experimentálně vyjádřit jejich důležitost v rostlinné produktivitě a variabilitě. Ve většině případů došlo v experimentech k rozdělení půdního společenství do funkčních skupin dle společných rysů, vlivů na dynamiku rostlinného společenství, jako jsou například patogeni a mutualisté (Bever et al., 2012) a toto rozdělení se využívá nejčastěji. Jako příklad experimentu v rámci funkční skupiny mikroorganismů byla zkoumána například diverzita arbuskulárních mykorhizních (AM) hub a jejich vliv na udržení rostlinné biodiverzity. V tomto případě se lišil totiž růst rostlin podle druhů AM hub v půdě (van der Heijden et al., 1998).

Biotické faktory mohou mít různé vlivy na rostlinná společenství. Za pozitivní vliv půdního společenství na rostliny mohou zejména mutualistické organismy, které zpřístupňují rostlinám minerální látky, fixují dusík, produkují růstové hormony a mohou potlačovat patogenní



organismy (Bever et al., 1997). Mezi mutualisty lze zařadit arbuskulární mykorhizní houby, ektomykorhizní houby či dusík-fixující bakterie (Bever et al., 2012). Pozitivní zpětná vazba bývá výhodná v extrémních podmínkách a v prostředí s vysokým abiotickým stresem (nedostatek živin) (Greenlee and Callaway, 1996). Mutualistické symbiózy s mikroorganismy fungují jako adaptace na stresové podmínky a tyto vztahy jsou specifické k vytváření pozitivního přímého feedbacku (Reynolds et al., 2003).

Díky patogenům zase dochází k negativní zpětné vazbě, jelikož tyto organismy snižují přežití, růst a rozmnožování rostlin. Negativní zpětná vazba díky patogenům je důležitým faktorem při úspěchu invazivních druhů či při sukcesním nahrazení druhů. Mezi patogeny lze zařadit například kořenové herbivory, nematoda, oomycety, bakterie a další (Bever et al., 2012)

Ale jak bylo již zmíněno v kapitole o Fungování plant-soil feedbacku (4. kapitola), vyskytují se i případy, kdy vliv jednotlivých půdních mikrobů má odlišnou sílu i směr v závislosti na dalších faktorech ovlivňujících feedback.

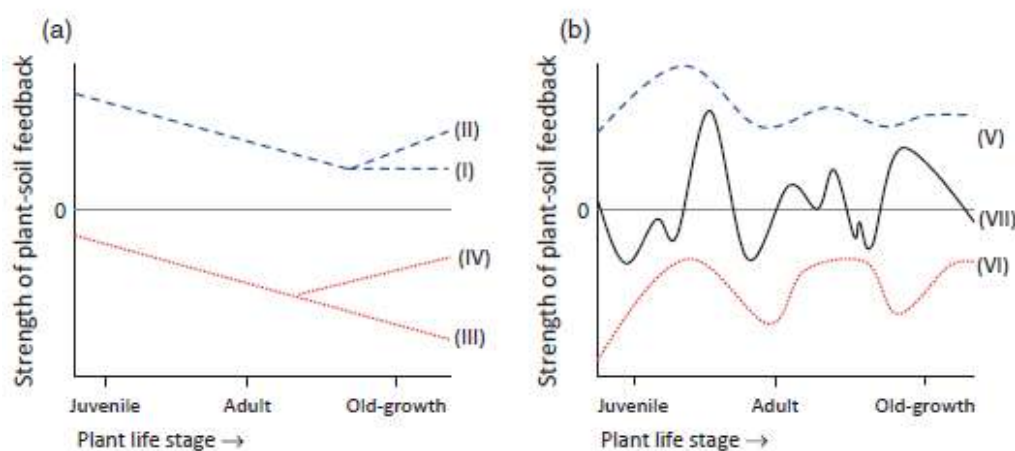
## **7. Časové rozložení plant-soil feedback**

Půda má vliv na rostlinné společenstvo na různě dlouhé časové období. Bohužel je těžké předvídat, jak se zpětné vazby budou měnit v čase, jaká bude časová ekosystémová dynamika. Časové aspekty psf se těžko experimentálně testují a jsou málo srozumitelné (Kardol et al., 2013). Většina psf se studuje jen krátkodobě (Kulmatiski and Kardol, 2008) a tedy není zachycen úplně přesný skutečný důsledek pro rostlinné populace, ale předpokládá se, že společenství se mění v obdobných časových jednotkách. V krátkém časovém období se lépe detekuje přímá zpětná vazba mezi rostlinou a půdou. Je to tím, že přímé vazby se tvoří i v krátkém časovém měřítku, dokonce někdy kratším než je životnost rostliny. I když na druhou stranu se některé vlivy projeví až po několika dalších generacích (Kardol et al., 2013) jakožto legacy effects.

Síla a směr psf jsou také rozličné díky časovému posunu abiotických podmínek prostředí (Kardol et al., 2013) a díky rozdílným změnám rostlinného a půdního společenství. Například změny v rostlinné vegetaci jsou rychlejší nežli změny v půdě v důsledku toho, že rostlinné zbytky přetrvávají v půdě jako organická hmota (abiotický faktor) i dlouhou dobu potom, co daná rostlinná společenství vymizí. A navíc jsou tyto změny druhově specifické u jednotlivých rostlin (Kardol et al., 2013 dle Bever et al., 2012; Cortois and De Deyn, 2012), každý rostlinný druh má odlišnou dobu života a následně je i rozličná doba rozkladu jejich zbytků.

Časová dynamika psf byla studována nejvíce v rámci sukcese (Kardol et al., 2006), jelikož při sukcesním nahrazení dochází k výměně druhů v rámci časové škály. Psf tedy závisí na rychlosti růstu rostlin i půdního společenstva, rychlosti výměny druhů a celkové dynamice jednotlivých druhů rostlin i celého společenstva a rychlosti interakcí s půdou. Proto je psf neodmyslitelně závislý na čase.

Na obrázku dle Kardola Obr.5. (Kardol et al., 2013) můžeme vidět, jak se mění zpětná vazba rostlinného druhu v závislosti na čase.



Obr. 5.: Změna síly zpětné vazby u rostlin v závislosti na časovém období a závislosti na mutualistech či patogenech v půdě.

(a) Lineární - pokles síly pozitivní zpětné vazby v závislosti na mutualistech (---)

- větší síla negativní zpětné vazby, stoupá náchylnost na patogeny (...)

(b) Nelineární – při dramatických změnách životních fází rostliny, kolísajícím prostředí, mohou se objevit nové patogeny, mikrobi, změna enviromentálních podmínek

Časové rozložení je rozmanité i v rámci experimentálních metod. Délka jednotlivých fází se v experimentech liší. Délka první fáze, kdy dochází k formování půdy rostlinným druhem se pohybuje mezi měsíci, občas i roky. V některých případech se bere conditioning fáze jako dlouhodobý růst rostliny na polní monokultuře a první fáze tedy trvá několik let (Bezemer et al., 2006a). Jinak se conditioning fáze pohybuje většinou kolem několika měsíců – 2 měsíce (Kardol et al., 2007), 5 měsíců (Kardol et al., 2006).

Délka druhé fáze je také rozdílná a tato délka závisí většinou na typu experimentu. Existují případy, kdy druhá fáze může trvat až 3 roky (Kulmatiski et al., 2006), ale tento případ je málo častý. Většinou druhá fáze trvá v časovém měřítku od 1,5 - 5 měsíců (van der Putten et al., 2007). Kratší doba druhé fáze je používána kvůli tomu, aby se mohly po uplynulé době feedbacku dobře rozplést jednotlivé kořeny pod zemí a vyjmula se úplně celá rostlina. Kořeny se poté totiž omývají od půdy, nasuší se celá rostlina a pak se váží celková rostlinná biomasa (Bezemer et al., 2006b) a v rámci experimentů se porovnávají rozdíly jednotlivých biomas rostlin.

### **7.1 Legacy effects**

Většina rostlinných druhů žije ve smíšených společenstvech, takže musí interagovat s jedinci jiných druhů. Rostliny se tak navzájem mezi sebou podporují či inhibují růst a vývoj (van de Voorde et al., 2011). Tyto vztahy mezi rostlinami závisí na časovém a prostorovém rozložení jednotlivých interakcí. V tomto případě bych zmínila změnu síly interakcí mezi rostlinou a půdou v určitém časovém období a dobu vytrvání jednotlivých interakcí. Tento jev se nazývá legacy effects (Kardol et al., 2007). Legacy effects je tedy efekt daný tím, že každý rostlinný druh pozměňuje půdní podmínky a tyto pozměněné podmínky mohou přetrvat v půdě i dlouhou dobu poté, co daný druh vymizí. Pak tento efekt může mít dlouhodobé následky v rozmanitosti druhových společenstev (van der Putten et al., 2013). Půdní legacies může přetrvávat v půdě roky i staletí (Hamman and Hawkes, 2013).

Pokud se například do půdy dostane invazní druh, plevel, a vytvoří tyto legacy effects, tak pouhé vyjmutí daného druhu nestačí pro úspěšnou obnovu společenství před invazí. Nějakou dobu by trvalo, než by se půdní podmínky vrátily k původnímu složení všech prvků (Suding et al., 2004). U monokultur se vytváří legacy effects, které jsou formovány daným druhem a i na daný druh stále působí. Dochází k nepřetržité změně půdních podmínek díky conspecifické zpětné vazbě (Kardol et al., 2007).

Legacy effects také působí při sukcesním nahrazení druhů, skrz biotické legacy effects, které jsou poskytovány časnými sukcesními druhy. Tyto efekty pak mají specifické vlivy na pozdější sukcesní druhy. Jak na poli, tak ve skleníku je rostlina ovlivněna legacy effects od předchozích druhů a tyto efekty jsou specifické pro jednotlivé rostlinné druhy. Soil legacies tedy působí na rostlinné druhy specificky, ale nutriční legacy effects mají stejný efekt na všechny rostliny (Kardol et al., 2007).

Feedback se vlastně stane legacy effects pro další generaci (Kardol et al., 2013). Ale ne druhou stranu se dá říci, že legacy effects jsou tedy důvodem, proč existuje feedback a jsou hlavním podnětem pro zpětné vazby.

## **8. Příklady plant-soil feedbacku**

### **8.1 Plant- soil feedback a sukcese**

Psf je důležitým faktorem při sukcesním nahrazení druhů, jak primárním, tak sekundárním. Při sukcesi dochází k nárůstu či změně hustot rostlinných populací, výměně rostlinných druhů a tyto procesy jsou značně ovlivněny zpětnými vazbami mezi rostlinnými druhy a půdou.

Při primární sukcesi je pozitivní psf nejčastěji spojován s časně sukcesními druhy (Reynolds et al., 2003). Je to nejspíše kvůli mykorhizním houbám a dusík-vázajícími bakteriím, které na počátku sukcese podporují tyto druhy. Avšak s postupujícím časem začne převažovat negativní psf, která značnou měrou přispěje k sukcesnímu nahrazení později sukcesními druhy (van der Putten et al., 2013). Primární sukcese je méně častá a v rámci plant-soil feedbacku téměř nestudovaná.

#### **8.1.1 Sekundární sukcese**

Sekundární sukcese byla již v rámci zpětných vazeb studována a máme o ní více informací nežli o primární sukcesi. Časně sukcesní druhy jsou při sekundární sukcesi pod vlivem negativní psf (Vanderputten et al., 1993). Tyto časně sukcesní druhy mají totiž většinou rychlý růst, slabou obranu proti svým přirozeným nepřítelům jako jsou herbivoři a patogeni (Kardol et al., 2006) a svoji nízkou kvalitou se tedy zásadně liší od druhů později sukcesních. Jsou mnohem zranitelnější svými přirozenými nepříteli (Reynolds et al., 2003) a navíc časně sukcesní druhy neasociují nebo mají jen slabé vztahy s mutualistickými organismy (Bever et al., 2012). To vysvětluje, proč se u časně sukcesních druhů snižuje konkurenceschopnost vůči později sukcesním druhům a proč jsou časně sukcesní druhy na stanovišti jen dočasné. Jsou tedy pak relativně rychle nahrazeny druhy později sukcesními (Vanderputten et al., 1993), u kterých v závislosti na těchto interakcích dochází k nepřímé pozitivní zpětné vazbě (Bezemer et al., 2006b).

Pozdější sukcesní druhy v sekundární sukcesi mají pomalejší růst a bývají asociovány s mutualisty (Kardol et al., 2006). Své mutualisty si nahromadí v půdě a díky nim si vytvoří přístup k živinám (Reynolds et al., 2003). Také výhodou pro později sukcesní druhy pak je, že

jsou tolerantní vůči patogenům nahromaděných v předchozím období (Vanderputten et al., 1993). V půdě se nachází díky časné sukcesním druhům historicky podmíněné vlivy na druhy později sukcesní. Můžeme tedy říci, že dochází k sukcesnímu nahrazení druhů díky legacy effects (viz 7. kapitola), které byly nahromaděny časné sukcesními druhy v půdě (Kardol et al., 2007).

Po čase většinou dochází ke stabilitě těchto pozdějších sukcesních druhů, ustálení rostlinného společenstva a tedy k neutrální psf (Kardol et al., 2013).

## **8.2 Plant- soil feedback a invazní druhy**

Plant-soil feedback byl obecně navržen pro pochopení mechanismů rostlinné diverzity, sukcese a invaze. V předchozí kapitole bylo ukázáno, jak zpětná vazba (hlavně negativní) podporuje sukcesní nahrazení (van de Voorde et al., 2011). Tyto vztahy mezi rostlinou a půdou jsou podobné i u rostlinných invazí. Zpětná vazba mezi rostlinami a půdním společenstvem silně podmiňuje schopnost rostlin invadovat, usadit se a přetrvávat v nové lokalitě (Klironomos, 2002).

Invazivní druhy získávají výhodu tím, že unikají ze své původní domoviny od svých druhově specifických patogenů (Inderjit and van der Putten, 2010). Další výhodou pro invazní druhy je, že kořenoví herbivoři a patogeni nejsou koevolučně specializovaní na invazní druhy, zatímco běžní symbionti jsou všestranně prospěšní – tedy i pro invazní druhy. Invazní druhy také mohou podporovat půdní společenství, které bude zvyšovat jejich zisk zdrojů (Suding K.N. et al., 2013). Tyto druhy mohou efektivněji těžit ze symbiotických vztahů jako například lépe využívat mykorrhizní houby pro svůj prospěch (Klironomos, 2002). Další věc je ta, že tyto invazní druhy přináší nové mechanismy interakcí s půdním společenstvem (Callaway and Aschehoug, 2000).

Rostlinný druh má ještě výhodu při invazi, když je půda prospěšnější pro tento invazní druh než pro původní druh. Dovolí to druhu expandovat v oblastech, kde původně dominovaly původní druhy a může zde invazivní druh pomalu zvyšovat svoji hojnost (Suding K.N. et al., 2013). Dochází tedy k nahrazení původních druhů druhy invazními a u původních druhů v závislosti na těchto interakcích tedy dochází k negativní zpětné vazbě (Kulmatiski et al., 2008). Invazivní druhy nepřímo skrz půdu negativně ovlivňují původní druhy (van der Putten et al., 2013). Negativně ovlivňují sice i samy sebe tím, že podporují patogeny, ale ty mají větší negativní dopad na okolní původní druhy než na ně samotné (Mangla et al., 2008). Invazní druhy hromadí tedy patogeny, vůči kterým jsou relativně odolní, což vede vlastně k nepřímé pozitivní zpětné vazbě (Eppinga et al., 2006).

Invazivní druhy mohou také produkovat sekundární metabolity, které jsou neznámé a škodlivé pro napadené původní rostlinné společenstvo (Callaway and Ridenour, 2004). Naopak mohou invazivní druhy potlačit symbionty původních druhů, které jsou na svých mutualistech závislí a tím je vytlačit. Mohou takto například degradovat místní arbuskulární mykorhizní houby (Stinson et al., 2006) a způsobovat tedy nepřímý negativní psf na původní druhy.

Například dle Nijjera a jeho kolegů se při studiu invazivních rostlin porovnával v experimentu růst rostliny (*Sapium*) v půdě invazivního druhu a půdě původního druhu. Zjistilo se, že daný invazivní druh má sám na sebe ve své původní půdě negativní psf (pravděpodobně kvůli hromadění druhově specifických patogenů, které nedovolí druhu vytvořit monokultury na svém původním území). Přežití invazivního druhu bylo tedy mnohem vyšší v půdě, kde předtím rostly jiné rostlinné druhy, než-li v jeho původní půdě (Nijjer et al., 2007).

S invazivními druhy můžeme porovnat druhy vzácné. Tento rozdíl dvou skupin ukazuje, jak může zpětná vazba ovlivňovat rostlinnou hojnost. Vzácné druhy se vyskytují v nízkých hustotách, jelikož u nich působí negativní zpětná vazba potlačující jejich vyšší růst (například skrz velké hromadící se množství patogenů). U invazivních druhů se sice také hromadí patogeny, ale mnohem pomaleji, takže zde dochází buď k neutrální nebo pozitivní zpětné vazbě (Klironomos, 2002), která vede k nárůstu hojnosti invazivního druhu.

## **8.3 Příklady experimentů plant-soil feedbacku**

### **8.3.1 Příklad experimentu č.1**

Intraspecifické (mezidruhové) vztahy hrají důležitou roli ve smíšených rostlinných společenstvech. Dochází zde k negativním interakcím, díky kterým se nahrazují druhy při sukcesi, oslabují totiž konkurenceschopnost rostlin (van de Voorde et al., 2011).

V této části bych ráda zmínila příklad experimentu, kdy byl zkoumán *Senecio jacobea* a dalších 30 druhů. Tento výzkum se zabýval stádiem sekundární sukcese na starém opuštěném poli. Zkoumaly se zde intra- a interspecifické interakce během sekundární sukcese, síla půdních interakcí závislých na kombinaci druhů a síla změn od doby, kdy bylo pole opuštěno. Hlavní rostlinou zde byl *Senecio jacobea*, který byl pozorován na opuštěných polích. Tento raně sukcesní druh se na tomto poli objevil mezi prvními a rychle navýšil svoji hustotu a četnost. Měl období vysoké četnosti a po určité době došlo k poklesu density až k úplnému opuštění pole. Předpokládalo se tedy, že má negativní vliv na pozdější sukcesní

druhy, ale tento negativní vliv je slabší než negativní vliv pozdějších druhů na *Senecio*. Proto byl proveden skleníkový experiment se *Seneciem* a dalšími 30-ti druhy, které jsou typické jako pozdější sukcesní druhy na opuštěných polích. Půdy na pokusy byly z monokultur jednotlivých druhů pěstovaných na opuštěném poli. Nejprve tedy došlo ke conditioning fázi, kdy všechny rostliny rostly ve své vlastní půdě (z monokultury). Poté se uskutečnila testovací (feedback) fáze, kdy se *Senecio* nechal růst v půdách ovlivněných jednotlivými třiceti druhy a naopak všechny druhy (i *Senecio*) se pěstovaly v půdě podmíněné *Seneciem* a sledovalo se, jaký to má na dané druhy vliv. Byl zde i kontrolní vzorek, kdy *Senecio* rostl v půdě podmíněné najednou všemi třiceti druhy i se *Seneciem* (van de Voorde et al., 2011).

Překvapivým výsledkem bylo zjištění, že větší negativní vliv mělo *Senecio* samo na sebe, než na ostatní druhy. Naopak průkazně půda ovlivněná *Seneciem* zvýšila biomasu pěti druhů. Interspecifické interakce byly hodně asymetrické, ale nejvíc negativní vůči *Seneciu*. Toto ukazuje, že díky těmto interakcím může docházet k sukcesnímu nahrazení *Senecia* jinými druhy.

Je důležité si zde uvědomit, že v průběhu sukcese následované opuštěním země rostliny nejen mění půdní biotu, ale i půdní abiotické podmínky (van der Wal et al., 2006), které následně ovlivní změnu ve složení rostlinného společenstva a náhradu časně sukcesních druhů za ty později sukcesní.

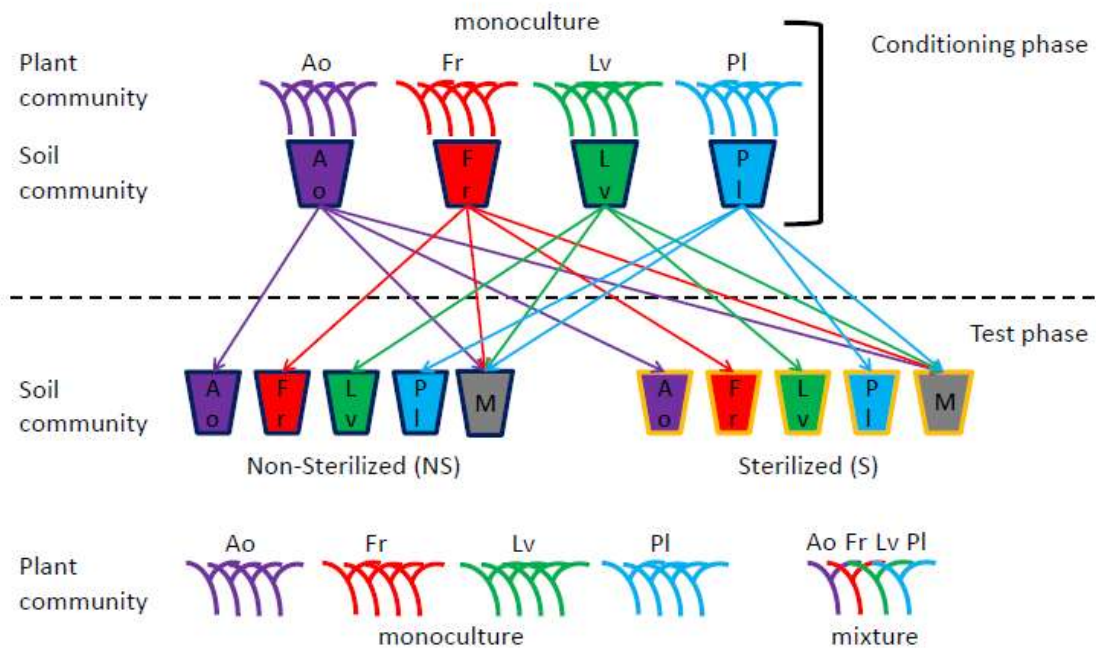
Z toho experimentu vychází tři mechanismy:

1. Negativní intraspecifická zpětná vazba časně sukcesních druhů zvýší rychlost sukcese, protože přímo redukuje svůj vlastní výkon a tím nepřímou posílí konkurenceschopnost jiných časně sukcesních druhů.
2. Celkový pozitivní interspecifický efekt časně sukcesních druhů na následné druhy může zvýšit rychlost sukcese těchto druhů.
3. Negativní interspecifické efekty na přilehlé druhy na počátku sukcese nepřímou zvyšuje výkon ostatních druhů (van de Voorde et al., 2011).

### **8.3.2 Příklad experimentu č.2**

Na Obr. 4 podle Hendrikse můžeme vidět jeden příklad experimentálního testování. Zde šlo o testování feedbacku v rámci celého společenství. V tom to případě šlo o testování hypotézy tzv. „overyielding“, což označuje jev, kdy má směs druhů větší produktivitu, než nejproduktivnější monokultura. Může to být vysvětleno tím, že půdní patogeny snižují více produktivitu v nízké nežli ve vysoké diverzitě rostlinných společenstev. Bylo zde prokázáno,

že druhy jsou více růstově omezeny ve své vlastní než-li v mixu cizích půd. Dále bylo z tohoto experimentu vyvozeno, že produkce biomasy byla celkově vyšší ve sterilizované půdě. Ale jelikož je overyielding řízen půdní biotou (patogeny například), došlo k němu tedy pouze v půdách nesterilizovaných (Hendriks et al., 2013).



Obr. 4.: Příklad testování feedbacku, zde u 4 rostlin, kdy se nechaly pěstovat nejdříve ve své vlastní půdě (monokultuře) a posléze byly přesazeny do dalších půd ostatních druhů a do směsi druhů (v poměru 1:1:1:1). Zde se porovnávaly i rozdíly ve sterilizované a nesterilizované půdě.



## 9. Závěr

V závěru této práce bych ráda shrnula dosavadní poznatky o Plant-soil feedbacku a jeho důležitosti v rámci rostlinných i půdních společenstev. Psf se vyskytuje u všech rostlin i půd, je to faktor spojující vztahy mezi rostlinným společenstvem a společenstvem půd. Jak je tedy viditelné, psf je řídicí jednotkou v rámci rostlinné dynamiky a rostlinných společenstev. Vazby mohou být pozitivní, negativní i neutrální, mohou působit přímo i nepřímo, na svůj vlastní či cizí druh. Tyto vazby byly studovány rozličnými experimentálními metodami a došlo se tak k rozmanitým závěrům ohledně síly a směru zpětné vazby.

Rostliny se nechaly růst v rozmanitých půdách, na které předtím působily jiné (nebo stejné) druhy a sledovalo se, jak na to daná rostlina bude reagovat. V experimentálním přístupu se například sledovala výměna druhů při sukcesi, kdy po výrazném nárůstu hustot došlo k poklesu a daný druh byl nahrazen druhy jinými. Slabinou v experimentech je uznání, že různé experimentální přístupy vedou k různým výsledkům. Další věcí je, že se neřešil feedback z časového hlediska jednotlivých fází experimentu a často nebylo vysvětleno, proč je jaká fáze právě takto dlouhá.

V mé navazující magisterské práci na katedře botaniky bych se proto ráda dále věnovala tématu o Plant-soil feedbacku. Na experiment by byla využita rostlina *Rorripa austriaca* u které již z dřívějších experimentů od Tomáše Dostálka víme, že český genotyp má negativní zpětnou vazbu sám na sebe. U mého experimentu by šlo o časové hledisko conditioning fáze. Rostlina by se nechala růst v půdě v různém časovém rozmezí a sledovalo se, jak moc má délka conditioning fáze vliv na následnou sílu zpětné vazby. Dále by byl zajímavý experiment na *Rorripě*, kdy by se rostlina nechala růst v různě velikostně rozdělených květináčích a sledoval by se vliv množství půdy a půdního společenství na rostlinu.

V rámci tohoto tématu je stále co zkoumat a proto je toto téma nyní aktuální pro další výzkumy. Další experimenty by mohly sloužit pro pochopení vztahů rostlinných společenstev a jejich půd v rámci rozličných populací a jejich diverzity v rozmanitých biotopech.

## 10. Reference

- Aerts, R., and F. S. Chapin, 2000, The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns: *Advances in Ecological Research*, Vol 30, v. 30, p. 1-67.
- Bardgett, R. D., and D. A. Wardle, 2010, *Aboveground–belowground linkages: Biotic interactions, ecosystem processes, and global change*: Oxford, Oxford University Press.
- Berendse, F., 1994, LITTER DECOMPOSABILITY - A NEGLECTED COMPONENT OF PLANT FITNESS: *Journal of Ecology*, v. 82, p. 187-190.
- Bever, J. D., 1994, FEEDBACK BETWEEN PLANTS AND THEIR SOIL COMMUNITIES IN AN OLD FIELD COMMUNITY: *Ecology*, v. 75, p. 1965-1977.
- Bever, J. D., 2002a, Host-specificity of AM fungal population growth rates can generate feedback on plant growth: *Plant and Soil*, v. 244, p. 281-290.
- Bever, J. D., 2002b, Negative feedback within a mutualism: host-specific growth of mycorrhizal fungi reduces plant benefit: *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, v. 269, p. 2595-2601.
- Bever, J. D., 2003, Soil community feedback and the coexistence of competitors: conceptual frameworks and empirical tests: *New Phytologist*, v. 157, p. 465-473.
- Bever, J. D., T. G. Platt, and E. R. Morton, 2012, Microbial Population and Community Dynamics on Plant Roots and Their Feedbacks on Plant Communities: *Annual Review of Microbiology*, Vol 66, v. 66, p. 265-283.
- Bever, J. D., K. M. Westover, and J. Antonovics, 1997, Incorporating the soil community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach: *Journal of Ecology*, v. 85, p. 561-573.
- Bezemer, T. M., J. A. Harvey, G. A. Kowalchuk, H. Korpershoek, and W. H. van der Putten, 2006a, Interplay between *Senecio jacobaea* and plant, soil, and aboveground insect community composition: *Ecology*, v. 87, p. 2002-2013.
- Bezemer, T. M., C. S. Lawson, K. Hedlund, A. R. Edwards, A. J. Brook, J. M. Igual, S. R. Mortimer, and W. H. Van der Putten, 2006b, Plant species and functional group effects on abiotic and microbial soil properties and plant-soil feedback responses in two grasslands: *Journal of Ecology*, v. 94, p. 893-904.
- Brinkman, E. P., W. H. Van der Putten, E. J. Bakker, and K. J. F. Verhoeven, 2010, Plant-soil feedback: experimental approaches, statistical analyses and ecological interpretations: *Journal of Ecology*, v. 98, p. 1063-1073.
- Callaway, R. M., and E. T. Aschehoug, 2000, Invasive plants versus their new and old neighbors: A mechanism for exotic invasion: *Science*, v. 290, p. 521-523.
- Callaway, R. M., and W. M. Ridenour, 2004, Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability: *Frontiers in Ecology and the Environment*, v. 2, p. 436-443.
- Cortois, R., and G. B. De Deyn, 2012, The curse of the black box: *Plant and Soil*, v. 350, p. 27-33.
- De Deyn, G. B., C. E. Raaijmakers, and W. H. Van der Putten, 2004, Plant community development is affected by nutrients and soil biota: *Journal of Ecology*, v. 92, p. 824-834.
- Ehrenfeld, J. G., B. Ravit, and K. Elgersma, 2005, Feedback in the plant-soil system: *Annual Review of Environment and Resources*, v. 30, p. 75-115.
- Eppinga, M. B., M. Rietkerk, S. C. Dekker, P. C. De Ruiter, and W. H. Van der Putten, 2006, Accumulation of local pathogens: a new hypothesis to explain exotic plant invasions: *Oikos*, v. 114, p. 168-176.
- Greenlee, J. T., and R. M. Callaway, 1996, Abiotic stress and the relative importance of interference and facilitation in montane bunchgrass communities in western Montana: *American Naturalist*, v. 148, p. 386-396.
- Hamman, S. T., and C. V. Hawkes, 2013, Biogeochemical and Microbial Legacies of Non-Native Grasses Can Affect Restoration Success: *Restoration Ecology*, v. 21, p. 58-66.
- Hartnett, D. C., and G. W. T. Wilson, 1999, Mycorrhizae influence plant community structure and diversity in tallgrass prairie: *Ecology*, v. 80, p. 1187-1195.

- Hinsinger, P., C. Plassard, C. X. Tang, and B. Jaillard, 2003, Origins of root-mediated pH changes in the rhizosphere and their responses to environmental constraints: A review: *Plant and Soil*, v. 248, p. 43-59.
- Inderjit, and W. H. van der Putten, 2010, Impacts of soil microbial communities on exotic plant invasions: *Trends in Ecology & Evolution*, v. 25, p. 512-519.
- Kardol, P., T. M. Bezemer, and W. H. van der Putten, 2006, Temporal variation in plant-soil feedback controls succession: *Ecology Letters*, v. 9, p. 1080-1088.
- Kardol, P., N. J. Cornips, M. M. L. van Kempen, J. M. T. Bakx-Schotman, and W. H. van der Putten, 2007, Microbe-mediated plant-soil feedback causes historical contingency effects in plant community assembly: *Ecological Monographs*, v. 77, p. 147-162.
- Klironomos, J. N., 2002, Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities: *Nature*, v. 417, p. 67-70.
- Knevel, I. C., T. Lans, F. B. J. Menting, U. M. Hertling, and W. H. van der Putten, 2004, Release from native root herbivores and biotic resistance by soil pathogens in a new habitat both affect the alien *Ammophila arenaria* in South Africa: *Oecologia*, v. 141, p. 502-510.
- Kulmatiski, A., K. H. Beard, and J. M. Stark, 2006, Soil history as a primary control on plant invasion in abandoned agricultural fields: *Journal of Applied Ecology*, v. 43, p. 868-876.
- Kulmatiski, A., K. H. Beard, J. R. Stevens, and S. M. Cobbold, 2008, Plant-soil feedbacks: a meta-analytical review: *Ecology Letters*, v. 11, p. 980-992.
- Larkin, R. P., D. L. Hopkins, and F. N. Martin, 1993, EFFECT OF SUCCESSIVE WATERMELON PLANTINGS ON FUSARIUM-OXYSPORUM AND OTHER MICROORGANISMS IN SOILS SUPPRESSIVE AND CONDUCIVE TO FUSARIUM-WILT OF WATERMELON: *Phytopathology*, v. 83, p. 1097-1105.
- Levine, J. M., E. Pachepsky, B. E. Kendall, S. G. Yelenik, and J. HilleRisLambers, 2006, Plant-soil feedbacks and invasive spread: *Ecology Letters*, v. 9, p. 1005-1014.
- Mangla, S., Inderjit, and R. M. Callaway, 2008, Exotic invasive plant accumulates native soil pathogens which inhibit native plants: *Journal of Ecology*, v. 96, p. 58-67.
- Mills, K. E., and J. D. Bever, 1998, Maintenance of diversity within plant communities: Soil pathogens as agents of negative feedback: *Ecology*, v. 79, p. 1595-1601.
- Molofsky, J., J. D. Bever, and J. Antonovics, 2001, Coexistence under positive frequency dependence: *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, v. 268, p. 273-277.
- Nijjer, S., W. E. Rogers, and E. Siemann, 2007, Negative plant-soil feedbacks may limit persistence of an invasive tree due to rapid accumulation of soil pathogens: *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, v. 274, p. 2621-2627.
- Reinhart, K. O., and R. M. Callaway, 2004, Soil biota facilitate exotic *Acer* invasions in Europe and North America: *Ecological Applications*, v. 14, p. 1737-1745.
- Reynolds, H. L., A. Packer, J. D. Bever, and K. Clay, 2003, Grassroots ecology: Plant-microbe-soil interactions as drivers of plant community structure and dynamics: *Ecology*, v. 84, p. 2281-2291.
- Stinson, K. A., S. A. Campbell, J. R. Powell, B. E. Wolfe, R. M. Callaway, G. C. Thelen, S. G. Hallett, D. Prati, and J. N. Klironomos, 2006, Invasive plant suppresses the growth of native tree seedlings by disrupting belowground mutualisms: *Plos Biology*, v. 4, p. 727-731.
- Suding, K. N., K. L. Gross, and G. R. Houseman, 2004, Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology: *Trends in Ecology & Evolution*, v. 19, p. 46-53.
- van de Voorde, T. F. J., W. H. van der Putten, and T. M. Bezemer, 2011, Intra- and interspecific plant-soil interactions, soil legacies and priority effects during old-field succession: *Journal of Ecology*, v. 99, p. 945-953.
- van der Heijden, M. G. A., J. N. Klironomos, M. Ursic, P. Moutoglis, R. Streitwolf-Engel, T. Boller, A. Wiemken, and I. R. Sanders, 1998, Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity: *Nature*, v. 396, p. 69-72.
- Van Der Putten, W. H., 2003, Plant defense belowground and spatiotemporal processes in natural vegetation: *Ecology*, v. 84, p. 2269-2280.

- van der Putten, W. H., G. A. Kowalchuk, E. P. Brinkman, G. T. A. Doodeman, R. M. van der Kaaij, A. F. D. Kamp, F. B. J. Menting, and E. M. Veenendaal, 2007, Soil feedback of exotic savanna grass relates to pathogen absence and mycorrhizal selectivity: *Ecology*, v. 88, p. 978-988.
- van der Wal, A., J. A. van Veen, W. Smant, H. T. S. Boschker, J. Bloem, P. Kardol, W. H. van der Putten, and W. de Boer, 2006, Fungal biomass development in a chronosequence of land abandonment: *Soil Biology & Biochemistry*, v. 38, p. 51-60.
- Vanderputten, W. H., C. Vandijk, and B. A. M. Peters, 1993, PLANT-SPECIFIC SOIL-BORNE DISEASES CONTRIBUTE TO SUCCESSION IN FOREDUNE VEGETATION: *Nature*, v. 362, p. 53-56.
- Vitousek, P. M., and L. R. Walker, 1989, BIOLOGICAL INVASION BY MYRICA-FAYA IN HAWAII - PLANT DEMOGRAPHY, NITROGEN-FIXATION, ECOSYSTEM EFFECTS: *Ecological Monographs*, v. 59, p. 247-265.
- Vitousek, P. M., L. R. Walker, L. D. Whiteaker, D. Muellerdombois, and P. A. Matson, 1987, BIOLOGICAL INVASION BY MYRICA-FAYA ALTERS ECOSYSTEM DEVELOPMENT IN HAWAII: *Science*, v. 238, p. 802-804.
- Voorde, T. F. J., W. H. van der Putten, and T. M. Bezemer, 2012, Soil inoculation method determines the strength of plant-soil interactions: *Soil Biology & Biochemistry*, v. 55, p. 1-6.
- Yang, C. H., and D. E. Crowley, 2000, Rhizosphere microbial community structure in relation to root location and plant iron nutritional status: *Applied and Environmental Microbiology*, v. 66, p. 345-351.