



# VĚDECKÝ VÝBOR FYTOSANITÁRNÍ A ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

<b>Klasifikace:</b> Draft	<input type="checkbox"/> <i>Pro vnitřní potřebu VVF</i>
Oponovaný draft	<input type="checkbox"/> <i>Pro vnitřní potřebu VVF</i>
Finální dokument	<input type="checkbox"/> <i>Pro oficiální použití</i>
Deklasifikovaný dokument	<input checked="" type="checkbox"/> <i>Pro veřejné použití</i>

Název dokumentu:

## Vliv arbuskulární mykorrhizy na příjem těžkých kovů

Poznámka:

VVF-09-03  
Zpracovatel: Mgr. Martina Janoušková (AV ČR)

# Vliv arbuskulární mykorrhizy na příjem těžkých kovů rostlinami

MARTINA JANOUŠKOVÁ

*Botanický ústav AV ČR*

---

## 1. Úvod (zpracováno podle Smith & Read 1997)

### 1.1 Výskyt mykorrhizy a charakteristika arbuskulární mykorrhizy

Mykorrhiza je oboustranně prospěšná asociace mezi kořeny rostlin a houbami, do které vstupuje většina rostlin. Bylo zjištěno, že již rizomy prvních rostlin, které v evoluci kolo nizovaly souš, obsahovaly struktury houbových symbiontů, nápadně podobné strukturám arbuskulárních mykorrhizních (AM) hub v kořenech recentních rostlin. Z popsanych rostlinných druhů patří 95% do čeledí, které jsou známé jako mykotrofní (tzn. tvoří některý z typů mykorrhizy).

Mykorrhizní symbióza se dělí do několika typů podle taxonomické příslušnosti partnerů, které do ní vstupují, a morfologických struktur, které houba tvoří v kořenech a na jejich povrchu. Společnou charakteristikou všech typů mykorrhizy je, že mycélium hub tvoří dva hlavní typy struktur: intraradikální uvnitř kořene hostitelské rostliny a extraradikální, které se z kořene rozrůstá do půdy. U některých typů mykorrhizy tvoří houby také plášť - hyfový obal kořene.

Arbuskulární mykorrhiza je nejrozšířenějším typem mykorrhizy. Je tvořena asi 150 druhy hub z řádu Glomales (Zygomycetes) a rostlinami ze všech hlavních taxonomických skupin. Hyfy hub se rozrůstají v mezibuněčných prostorách kořene v oblasti primární kůry a vnikají do buněk, kde tvoří dichotomicky větvené útvary zvané arbuskule. Některé taxonomické skupiny hub tvoří uvnitř kořene také měchýřkovité útvary - vesikule. Arbuskule jsou považovány za orgány výměny látek mezi symbionty, zatímco vesikule jsou struktury zásobní. Na extraradikálním mycéliu se tvoří spory, útvary nepohlavního rozmnožování. Houby jsou obligátními symbionty, tzn. není znám způsob, jak je kultivovat axenicky. Asociace je, v rámci spektra rostlin které do tohoto typu symbiózy vstupují, taxonomicky nespecifická - každý druh houby by měl kolonizovat všechny druhy rostlin, které tvoří arbuskulární mykorrhizu. Byla ovšem zjištěna specifická na úrovni rozsahu kolonizace a fyziologické funkce symbiózy.

### 1.2 Vliv AM symbiózy na rostlinu a faktory jejího rozvoje

Funkční podstata AM symbiózy spočívá v obousměrném transferu živin. AM houba získává od rostliny cukry a její extraradikální mycélium přijímá z půdy minerální látky, které pak transportuje do kořene a zásobuje jimi rostlinu. Kromě zlepšené minerální výživy však mohou mykorrhizní rostliny vykazovat také zvýšenou rezistenci k patogenům a toleranci k suchu.

Role houbového symbionta je významná především při příjmu minerálních živin s nízkou mobilitou v půdním prostředí. Jejich příjem kořeny je limitován pomalou difúzí iontů půdou, hyfy hub však tuto limitaci překonávají, protože rostou rychleji, vniknou do menších pórů v půdě a náklady na jejich tvorbu jsou nižší než náklady na tvorbu kořenů. Proto jsou efektivnějšími orgány příjmu těchto živin. Největší vliv má AM symbióza na příjem fosforu a obsah fosforu v biomase rostlin je proto vedle produkce biomasy důležitým parametrem efektivnosti mykorrhizy. Dále je u mykorrhizních rostlin považován za prokázaný účinnější příjem dusíku, především ve formě  $\text{NH}_4^+$ , zinku a mědi.

Prospěch rostliny z AM symbiózy vždy závisí na poměru nákladů na houbového symbionta v podobě produktů fotosyntézy, které odčerpává, a prospěchu ze symbiózy. Rovnováha mezi náklady a prospěchem pak závisí na vlastnostech rostliny (např. nároky na fosfor, efektivita kořenového systému při příjmu živin) a konkrétních faktorech prostředí (např. obsah živin v půdě, iradiace). Obecně platí, že rostliny se silnými, málo větvenými kořeny a omezeným kořenovým vlášením reagují na infekci houbou výrazněji než rostliny s bohatě větvenými, jemnými kořeny a dlouhým vlášením. Vliv je velký při limitaci růstu rostliny minerální živinou, jejíž příjem symbióza zefektivní (většinou fosforem), a dostatku produktů fotosyntézy - tzn. v podmínkách nízké dostupnosti fosforu v půdě a vysoké rychlosti fotosyntézy.

Faktory prostředí, které ovlivňují prospěch rostlin z AM symbiózy, zároveň ovlivňují i rozvoj houbového symbionta. Z vnějších faktorů to jsou především obsah fosforu v půdě a světlo, kdy oba faktory spolu výrazně interagují. Vysoká dostupnost fosforu v půdě obecně snižuje až eliminuje kolonizaci kořenů houbovým symbiontem, stejně jako nedostatek světla, a vliv je větší při souběžném působení obou faktorů. Dále může být rozvoj AM houby zpomalen či eliminován obecně nepříznivými vlastnostmi půdního prostředí, jako jsou např. salinita, nízké pH či přítomnost toxických látek.

### 1.3 Proč je třeba studovat vliv těžkých kovů na AM symbiózu?

Rostliny jsou v přirozených ekosystémech i v produkčních systémech většinou mykorrhizní. AM symbióza podstatně ovlivňuje příjem živin rostlinami a jejich odolnost ke stresům. Lze tedy předpokládat, že bude ovlivňovat i příjem těžkých kovů a toleranci ke zvýšeným koncentracím těžkých kovů v půdě.

## **2. AM symbióza a těžké kovy**

### 2.1 Těžké kovy: definice, zdroje, příjem kořeny

Jako těžké kovy jsou označovány prvky s hustotou vyšší než 5 g/cm<sup>3</sup> schopné tvořit sulfidy (Adriano 1986). Některé z nich, jako zinek, měď, mangan, nikl a kobalt jsou pro rostliny esenciálními prvky, ve vyšších koncentracích však působí toxicky (Marschner 1995). U jiných těžkých kovů, jako např. olovo, kadmium a rtuť, není známa žádná biologická funkce.

Těžké kovy jsou ve stopových koncentracích přirozenou součástí hornin a půd, některé z nich však mohou vlivem vysokého obsahu v matečné hornině i v přirozených podmínkách dosahovat v půdě toxických koncentrací (např. olovo, kadmium, nikl, selen) (Schachtschabel et al. 1992). V převážné většině případů je však vysoký obsah těžkých kovů v půdě způsoben lidskou činností. Mezi hlavní příčiny zvýšených koncentrací těžkých kovů v prostředí patří spalování fosilních paliv, těžba a zpracování rudy, hnojení a aplikace pesticidů, komunální odpad a čistírenské kaly (Leyval et al. 1997). S tím souvisí i zájem hlavně o ty z těžkých kovů, které vlivem své zvýšené koncentraci v prostředí potenciálně ohrožují rostliny, živočichy a člověka - především olovo, kadmium, zinek, měď a rtuť.

Toxicita těžkých kovů v půdě a příjem rostlinami záleží na jejich biologické dostupnosti. Ta je pro každý kov specificky ovlivněna především pH a redoxním potenciálem půdy, obsahem organických látek a jílových částic (Schachtschabel et al. 1992). Těžké kovy vstupují difuzí do apoplastu kořenů rostlin, kde jsou vázány v buněčných stěnách nebo vstupují do symplastu. Přechod plasmatické membrány je aktivní a využívá specifické přenašeče pro daný iont nebo iont podobného poloměru, přenašeče s nízkou specificitou nebo iontové kanály (Marschner 1995). Propustnost plasmatické membrány pro průchod těžkých kovů se zvyšuje při jejím poškození, například vlivem vytěsňování vápníku v membránových fosfolipidech hliníkem (Cumming & Taylor 1990).

### 2.2 Přístupy ke studiu AM symbiόzy a těžkých kovů

První práce zaměřené na vliv toxických koncentrací těžkých kovů na AM symbiózu se objevily začátkem osmdesátých let (Gildon & Tinker 1981, Gildon & Tinker 1983, Killham & Firestone 1983). V devadesátých letech pak došlo k velkému nárůstu zájmu o problematiku. V rámci publikovaných prací lze definovat 4 základní přístupy k jejímu studiu:

- 1) Studium kontaminovaných lokalit. Tento přístup umožňuje rámcové odhadnutí vlivu těžkých kovů na rostliny a AM houby, ale především poskytuje materiál (půdu, rostliny, AM houby) a hypotézy pro experimentální studie.
- 2) Experimenty využívající půdu z kontaminovaných lokalit. Výhodou testování kontaminovaných půd z reálných lokalit je dobrá interpretovatelnost výsledů, pokud jsou například srovnávány různé druhy rostlin, různé izoláty AM hub nebo mykorrhizní a nemykorrhizní rostliny. Na druhou stranu je však obtížné definovat přímý vliv těžkých kovů, protože ke kontaminované půdě ve většině případů neexistuje kontrolní půda stejných vlastností (pH, obsah živin apod.) bez těžkých kovů. Půdy z kontaminovaných lokalit navíc většinou obsahují zvýšené koncentrace více těžkých kovů zároveň.

- 3) Experimenty pracující s uměle obohacenými substráty. Při tomto přístupu je možné studovat přímo vliv těžkých kovů ve srovnání s kontrolním substrátem bez těžkých kovů. Navíc lze substrát obohatit o těžký kov ve více hladinách. Nevýhodou představuje často umělost systému, především pokud je využíván nepřirozený substrát (př. čistý písek) a kov je dodáván průběžně se zálivkou.
- 4) Testy toxicity ve zjednodušených in-vitro systémech. Vzhledem k nemožnosti kultivovat AM houby bez rostlinného partnera, jsou možnosti rychlých a jednoduchých testů v definovaných systémech omezené. Jednu možnost představuje klíčení spor (např. Weissenhorn et al. 1993), které je spolu s omezeným růstem klíčících hyf jedinou částí životního cyklu hub, která není závislá na rostlině. Další možností je proliferace hyf z kolonizovaných segmentů kořenů (Gryndler et al. 1998).

Otázky, které byly těmito přístupy studovány lze pak rozdělit na tři základní okruhy:

- 1) Vliv zvýšených koncentrací těžkých kovů na AM houby.
- 2) Vliv AM symbiózy na toleranci rostlin k těžkým kovům.
- 3) Vliv AM symbiózy na příjem těžkých kovů rostlinami.

Poslední dva okruhy otázek nelze od sebe oddělit a v experimentech jsou tolerance rostlin k těžkým kovům a jejich příjem většinou studovány současně. Samostatnou část pak představují studie, které jsou zaměřené na mechanismy interakce mykorrhizy s těžkými kovy, například pomocí lokalizace těžkých kovů v kořenech mykorrhizních rostlin (Turnau et al. 1993, Turnau 1998, Kaldorf et al. 1999), srovnávání sorpční kapacity mycélia hub pro těžké kovy (Joner et al. 2000, Gonzalez-Chavez et al. 2002) a pomocí molekulárně biologických metod (Lanfranco et al. 2002, Repetto et al. 2003).

### 2.3 Vliv těžkých kovů na arbuskulární mykorrhizní houby

Při studiu lokalit kontaminovaných těžkými kovy bylo většinou zjištěno, že kořeny rostlin jsou kolonizovány AM houbami (Gildon a Tinker 1981, Dueck et al. 1986, Weissenhorn et al. 1995a, Weissenhorn et al. 1995b). Úroveň kolonizace byla někdy velmi nízká (Griffioen et al. 1994), v jiných případech však naopak vyšší než v sousedních půdách bez těžkých kovů (Turnau et al. 1996). Důvodem pro absenci AM hub v některých kontaminovaných půdách může být nepřítomnost propagulí po disturbanci půdy, spíše než obsah těžkých kovů (Zak a Parkinson 1982). Jiné faktory půdního prostředí jako pH, obsah fosforu nebo půdní organické hmoty pak mohou kolonizaci kořenů houbami ovlivnit významněji než celkový obsah těžkých kovů v půdě (Weissenhorn et al. 1995a).

V nádobových experimentech se substrátem uměle obohaceným o těžké kovy však bylo prokázáno, že těžké kovy inhibují rozvoj AM hub (Gildon a Tinker 1983, Graham et al. 1986, Vidal et al. 1996). Izoláty hub získané z kontaminovaných půd často vykazovaly vyšší toleranci k těžkým kovům než kontrolní izoláty z půd nekontaminovaných (Gildon a Tinker 1981, Gildon a Tinker 1983, Weissenhorn et al. 1993, Malcová et al. 2003). Na otázku, zda jsou arbuskulární mykorrhizní houby tolerantnější nebo citlivější k těžkým kovům v půdě než rostliny, však neexistuje jednoznačná odpověď. I tolerantní izolát z kontaminované půdy reagoval na kadmium citlivěji než rostliny kukuřice (Weissenhorn & Leyval 1995), na druhou stranu však izolát z nekontaminované půdy vykazoval vyšší toleranci ke kadmiu než tolerantní genotyp hrachu (Rivera-Becerril et al. 2002).

## **3. Vliv arbuskulární mykorrhizní symbiózy na toleranci a příjem těžkých kovů rostlinami**

### 3.1 Typy vlivu

Role AM symbiózy v toleranci a příjmu těžkých kovů rostlinami, které jsou vystavené toxickým koncentracím v půdě, není zcela jasná.

U mykorrhizních rostlin byl v půdě s vysokým obsahem těžkých kovů často pozorován lepší růst než u rostlin nemykorrhizních (Díaz et al. 1996, Hildebrandt et al. 1999, Rivera-Becerril et al. 2002). V jiných pracích však nebyl zjištěn žádný vliv mykorrhizy na růst rostlin (Griffioen & Ernst 1989, Guo et al. 1996) nebo dokonce vliv záporný (Killham & Firestone 1983, Weissenhorn & Leyval 1995). Protože však AM symbióza může pozitivně ovlivnit růst rostlin i v nekontaminované půdě, nemusí být lepší růst mykorrhizních

rostlin v kontaminované půdě vždy spojen se zvýšenou tolerancí k těžkým kovům. Meharg a Cairney (2000) dospěli k názoru, že neexistují konzistentní důkazy, že by AM houby zvyšovaly odolnost svých hostitelských rostlin k těžkým kovům a pozitivní vliv hub připisují efektivnějšímu příjmu živin, stejně jako v půdách nekontaminovaných. Zůstává ovšem skutečností, že v některých případech (Díaz et al. 1996, Hildebrandt et al. 1999) rostliny přežívaly a rostly v kontaminované půdě pouze v asociaci s AM houbou.

Podobně nejednotný obraz jako u vlivu AM symbiózy na růst rostlin se nabízí i u vlivu na příjem těžkých kovů rostlinami. Byla pozorována snížená (Schüepp et al. 1987, El Kherbawy et al. 1989, Hetrick et al. 1994), nezměněná (Gildon & Tinker 1983, Dueck et al. 1986) i zvýšená (Killham & Firestone 1983, Weissenhorn & Leyval 1995, Joner & Leyval 2001) koncentrace těžkých kovů v biomase mykorrhizních rostlin ve srovnání s rostlinami nemykorrhizními. Bylo prokázáno, že extraradikální mycélium AM hub přijímá a transportuje těžké kovy do kořenů rostlin, a to jak esenciální zinek (Bürkert & Robson 1994), tak i neesenciální kadmium (Guo et al. 1996, Joner a Leyval 1997). Dalším možným vlivem mykorrhizy je zvýšená akumulace těžkých kovů v kořenech rostlin a snížená translokace do nadzemních částí (Loth a Höfner 1994, Joner a Leyval 1997). Při hodnocení vlivu mykorrhizy na příjem těžkých kovů rostlinami je také třeba odlišit parametry koncentrace těžkých kovů v biomase a celkový obsah těžkého kovu v rostlině: pokud mykorrhizní rostliny vykazují oproti rostlinám nemykorrhizním zlepšený růst, mohou i při snížené koncentraci těžkého kovu v biomase celkově obsahovat těžkého kovu více než rostliny nemykorrhizní.

### 3.2 Faktory vlivu

Popsané nejednotné výsledky naznačují, že vliv AM symbiózy na toleranci a příjem těžkých kovů rostlinami bude určován celou řadou faktorů a do určité míry specifický pro konkrétní podmínky. Výsledky publikovaných prací naznačují a popisují vliv následujících faktorů:

#### **3.2.1 Těžký kov a jeho koncentrace v půdě**

Při použití půd z lokalit kontaminovaných více těžkými kovy zároveň byl běžně pozorován odlišný vliv mykorrhizy na příjem různých těžkých kovů (př. Griffioen & Ernst 1989, Heggio & Angle 1990, Weissenhorn et al. 1995c). Dehn & Schüepp (1989) zaznamenali výraznější potlačení příjmu kadmia než zinku vlivem mykorrhizy. Guo et al. (1996) naopak zjistili, že AM houba významně přispěla k příjmu kadmia kukuřicí a fazolem z půdy se zvýšenou koncentrací tohoto kovu, ne však niklu. Zatím není k dispozici dostatek výsledků, aby bylo možné vyvodit závěry o rozdílech mezi jednotlivými těžkými kovy.

Konzistentní výsledky však poskytují studie, kde byl srovnáván příjem těžkého kovu při jeho různých hladinách v půdě. Opakovaně byl u mykorrhizních rostlin, ve srovnání s rostlinami nemykorrhizními, pozorován při nízkých koncentracích těžkého kovu v půdě jeho zvýšený příjem, zatímco při vysokých koncentracích kovu v půdě byl příjem snížený (Schüepp et al. 1987, Dehn a Schüepp 1989, Díaz et al. 1996, Heggio a Angle 1990). Tyto výsledky korespondují s faktem, že mykorrhiza zvyšuje příjem esenciálních těžkých kovů jako zinek a měď z půd s běžnými nebo deficitními koncentracemi těchto prvků (Faber et al. 1990, Killham 1985, Li et al. 1991).

#### **3.2.2 Druh a odrůda rostliny**

Rostliny se liší ve své toleranci k těžkým kovům a v závislosti na AM symbióze při příjmu živin. Tomu odpovídají i odlišné růstové reakce na inokulaci AM houbami v kontaminovaných půdách. Díaz et al. (1996) zaznamenali výraznější zvýšení tolerance k těžkým kovům vlivem inokulace u rostlinného druhu více závislém na mykorrhize než u druhu méně závislém. Repetto et al. (2003) zjistili pozitivní účinek inokulace AM houbami u genotypu hrachu, který byl citlivější ke kadmiu, ne však u genotypu méně citlivého. Rozdílný vliv na hmotnostní poměr prýtu ke kořenům zjistili mezi tolerantní a netolerantní populací trávy *Agrostis capillaris* Griffioen & Ernst (1989).

#### **3.2.3 Druh a izolát AM houby**

Jednotlivé druhy a izoláty AM hub se liší v toleranci k těžkým kovům (např. Weissenhorn et al. 1993, Jacquot et al. 2000). Zároveň bylo opakovaně zaznamenáno, že izoláty z různou tolerancí odlišně působí na toleranci a příjem těžkých kovů rostlinami. Hildebrandt et al. (1999) prokázali lepší ochranu rostliny před toxickým vlivem zinku při inokulaci tolerantním izolátem pocházejícím z kontaminované půdy než izolátem



netolerantním. Podobné výsledky zaznamenali Malcová et al. (2003) pro mangan a DÍaz et al. (1996) pro olovo a zinek. Větší ochranný vliv byl v těchto případech spojený s nižšími koncentracemi kovu v biomase rostlin. Vliv na toleranci a příjem těžkých kovů kukuřičí však nezaznamenali Weissenhorn & Leyval (1993) a Weissenhorn et al. (1995c), kteří také srovnávali dva izoláty s odlišnou tolerancí.

### **3.2.4 Kultivační podmínky**

Faktory jako osvětlení nebo živinový režim ovlivňují prospěch rostlin z mykorrhizy (viz Smith a Read 1997). Zatím však neexistuje mnoho prací, které by testovaly, jak experimentální podmínky ovlivňují interakci AM symbiózy s těžkými kovy. Weissenhorn et al. (1995c) zjistili nižší koncentrace těžkých kovů v biomase mykorrhizních rostlin kukuřice při nižší intenzitě osvětlení, a nezměněné či dokonce vyšší koncentrace při vyšší intenzitě osvětlení. Joner a Leyval (2001) popsali vliv hustoty kořenů (tzn. prokořenění pokusných nádob) na roli AM symbiózy v příjmu těžkých kovů rostlinami. Tyto poznatky jsou cenné zejména proto, že ukazují na další faktory, které mohou ovlivňovat výsledky experimentů. Bohužel jsou obtížně uchopitelné, protože např. hustota kořenů není v experimentech běžně stanovovaným parametrem. Je však pravděpodobné, že podobné faktory mohou částečně vysvětlit nekonzistentnost publikovaných výsledků.

### **3.3 Mechanizmy vlivu AM hub na toleranci a příjem těžkých kovů hostitelskými rostlinami**

Studium mechanismů interakce AM symbiózy s těžkými kovy je zatím v počátcích. Soustředilo se především na identifikaci těch z mechanismů, které by mohly vysvětlit pozorovaný pozitivní vliv inokulace AM houbami na toleranci rostlin vůči těžkým kovům.

V případě, že je vyšší tolerance mykorrhizních rostlin v kontaminované půdě provázena sníženým příjmem těžkých kovů nebo sníženou translokací těžkých kovů do nadzemních částí, nabízí se jako mechanismus tohoto účinku imobilizace těžkých kovů ve strukturách houby - extraradikálních v prvním případě a intraradikálních v případě druhém. Lokalizace těžkých kovů v kořenech mykorrhizních rostlin ukázala, že intraradikální struktury AM hub mohou obsahovat více těžkých kovů než rostlinné buňky (Turnau et al. 1993, Turnau 1998, Kaldorf et al. 1999). AM symbióza by tak mohla působit jako mechanismus detoxifikace a imobilizace těžkých kovů v kořenech. Interakci extraradikálního mycélia AM hub s těžkými kovy studovali Joner et al. (2000), kteří zjistili relativně vysokou sorpční kapacitu mycélia pro kadmium a zinek. Ta byla vyšší u tolerantních izolátů z kontaminované půdy než u izolátu netolerantního. Sorpční kapacitu extraradikálního mycélia pro měď studovali Gonzalez-Chavez et al. (2002) a zjistili rozdíly dokonce mezi více izoláty pocházejícími ze stejné kontaminované půdy, a to nejen v sorpční kapacitě, ale i v lokalizaci těžkých kovů v mycéliu. Tyto výsledky ukazují, že AM houby mohou imobilizovat těžké kovy v půdě a naznačují možné důvody opakovaně zjišťovaných rozdílů mezi izoláty v toleranci a schopnosti ovlivnit růst a příjem kovů rostlinami.

Teprve v počátcích je studium molekulární úrovně interakce AM hub s těžkými kovy. U druhu *Gigaspora margarita* byl identifikován gen kódující protein podobný metalothioneinům, u kterého byla prokázána schopnost zvýšit toleranci ke kadmium a mědi u kvasinek (Lanfranco et al. 2002). Repetto et al. (2003) ukázali, že AM symbióza a kadmium mohou indukovat expresi stejného proteinu v kořenech hrachu, který se tak může účastnit detoxifikačních procesů.

Kromě přímé interakce AM hub s těžkými kovy však toleranci mykorrhizních rostlin k těžkým kovům zvyšují mechanismy, kterými mykorrhiza podporuje rezistenci rostlin vůči stresům obecně. Nejdůležitějším z nich je efektivnější příjem živin. Meharg & Cairney (2000) dokonce považují zvýšení příjmu fosforu za mechanismus jediný a sníženou asimilaci těžkých kovů rostlinami vlivem AM symbiózy za neprokázanou. Při vyšší produkci biomasy mykorrhizními rostlinami může při stejném příjmu těžkého kovu dojít k jeho „naředění“ v biomase (Weissenhorn et al. 1995c, Kucey & Janzen 1987). V podmínkách toxického působení těžkých kovů byl také pozorován lepší růst kořenů u mykorrhizních rostlin než u rostlin nemykorrhizních (Loth a Höfner 1994, DÍaz et al. 1996), který může zlepšit schopnost příjmu živin obecně.

## **4. Perspektivy dalšího výzkumu a praktické využití**

Vzhledem k množství faktorů, které ovlivňují interakci AM symbiózy s těžkými kovy v půdě, je pro lepší porozumění problematice potřeba zaměřit další výzkum na mechanismy této interakce. Jako perspektivní nástroj se jeví monoxenická kultivace AM hub na Ri T-DNA transformovaných kořenech (Bécard et al. 1988), která umožňuje sledování genové exprese v rostlinných kořenech nebo extraradikálním mycéliu hub. Důležitý

materiál představují izoláty AM hub z kontaminovaných půd, u kterých byla prokázána vyšší tolerance k těžkým kovům. Evoluce a stabilita tolerance k těžkým kovům u AM hub je důležitým tématem i z praktického hlediska pasážování kultur a inokulace rostlin na kontaminovaných lokalitách.

Pro aplikovaný výzkum se pak nabízí tři základní směry. Jeden představuje revegetace narušených půd, například výsypek nebo odkališť, kde může být inokulace vysazovaných rostlin AM houbami nástrojem pro zlepšení jejich přežívání a růstu. Další směr spočívá ve využití AM symbiózy ke snížení koncentrací těžkých kovů v zemědělských plodinách pěstovaných na půdách s jejich zvýšeným obsahem. Třetí možné využití mykorrhizy spočívá ve fytoremediačních technologiích zaměřených na odstranění těžkých kovů z půd nebo jejich imobilizaci. Vliv symbiózy s AM houbami na příjem těžkých kovů rostlinami je specifický pro určité podmínky (druh rostliny, použitý izolát houby, obsah živin v půdě a pod.). Proto představuje AM inokulace potenciální nástroj i při tak rozdílných žádaných reakcích jako jsou zvýšení tolerance v případě revegetace, snížení koncentrace těžkých kovů v určitých částech rostliny v případě zemědělských plodin, zvýšení celkového obsahu v nadzemní biomase v případě fytoextrakce nebo imobilizace těžkých kovů v půdě u fytostabilizace. Pro odhadnutí potenciálu AM technologie v daných podmínkách je pak nutné provést předběžné pokusy s konkrétním materiálem.

## Reference:

- Adriano DC (2001): Trace elements in terrestrial environments. Springer, Berlin Heidelberg New York
- Bécard G, Fortin JA (1988): Early events of vesicular-arbuscular mycorrhiza formation on Ri T-DNA transformed roots. *New Phytol* 108:211-218
- Bürkert B, Robson A (1994): <sup>65</sup>Zn uptake in subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.) by three vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in a root-free sandy soil. *Soil Biol Biochem* 26: 1117-1124
- Cumming JR, Taylor GJ (1990): Mechanisms of metal tolerance in plants: physiological adaptations for exclusion of metal ions from the cytoplasm. In: Alscher RG, Cumming JR (Eds) *Stress responses in plants: adaptation and acclimation mechanisms*. Wiley, Chichester, pp 329-356
- Dehn B, Schüepp H (1989): Influence of VA mycorrhizae on the uptake and distribution of heavy metals in plants. *Agr Ecosyst Environ* 29: 79-83
- Díaz G, Azcón-Aguilar C, Honrubia M (1996): Influence of arbuscular mycorrhizae on heavy metal (Zn and Pb) uptake and growth of *Lygeum spartum* and *Anthyllis cytisoides*. *Plant Soil* 180:241-249
- Dueck TA, Visser P, Ernst WHO, Schat H (1986): Vesicular-arbuscular mycorrhizae decrease zinc-toxicity to grasses growing in zinc-polluted soil. *Soil Biol Biochem* 18:331-333
- El-Kherbawy M, Angle JS, Heggo A, Chaney RL (1989): Soil pH, rhizobia, and vesicular-arbuscular mycorrhizae inoculation effects on growth and heavy metal uptake of alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Biol Fertil Soils* 8: 61-65
- Faber BA, Zasoski RJ, Burau RG, Uriu K (1990): Zinc uptake by corn affected by vesicular-arbuscular mycorrhizae. *Plant Soil* 129: 121-130
- Gildon A, Tinker PB (1981): A heavy metal tolerant strain of mycorrhizal fungus. *Trans Br Myc Soc* 77: 648-649
- Gildon A, Tinker PB (1983): Interactions of vesicular-arbuscular mycorrhizal infection and heavy metals in plants. I. The effects of heavy metals on the development of vesicular-arbuscular mycorrhizas. *New Phytol* 95:247-261
- Gonzalez-Chavez C, D'Haen J, Vangronsveld J, Dodd JC (2002): Copper sorption and accumulation by the extraradical mycelium of different *Glomus* spp. (arbuscular mycorrhizal fungi) isolated from the same polluted soil. *Plant Soil* 240: 287-297
- Graham JH, Timmer LW, Fardelmann D (1986): Toxicity of fungicidal copper in soil to Citrus seedlings and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Phytopathology* 76: 66-70
- Griffioen WAJ, Ernst WHO (1989): The role of VA mycorrhiza in the heavy metal tolerance of *Agrostis capillaris* L.. *Agr Ecosyst Environ* 29:173-177
- Griffioen WAJ, Ietswaart JH, Ernst WHO (1994): Mycorrhizal infection of an *Agrostis capillaris* population on a copper contaminated soil *Plant Soil* 158: 83-89
- Gryndler M, Hršelová H, Chvátalová I, Vosátka M (1998): In vitro proliferation of *Glomus fistulosum* intraradical hyphae from mycorrhizal root segments of maize. *Mycol Res* 102: 1067-1073
- Guo Y, George E, Marschner H (1996): Contribution of an arbuscular mycorrhizal fungus to the uptake of cadmium and nickel in bean and maize plants. *Plant Soil* 184: 195-205
- Heggo A, Angle JS (1990): Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on heavy metal uptake by soybeans. *Soil Biol Biochem* 22(6):865-869
- Hetrick BAD, Wilson GWT, Figge DAH (1994): The influence of mycorrhizal symbiosis and fertilizer amendments on establishment of vegetation in heavy metal mine spoils. *Environ Pollut* 86:171-179
- Hildebrandt U, Kladorf M, Bothe H (1999): The zinc violet and its colonization by arbuscular mycorrhizal fungi. *J Plant Physiol* 154:709-717



- Jacquot E, van Tuinen D, Gianinazzi S, Gianinazzi-Pearson V (2000): Monitoring species of arbuscular mycorrhizal fungi in planta and in soil by nested PCR: application to the study of the impact of sewage sludge. *Plant Soil* 223:179-188
- Joner EJ, Briones R, Leyval C (2000): Metal-binding capacity of arbuscular mycorrhizal mycelium. *Plant Soil* 226:227-234
- Joner EJ, Leyval C (1997): Uptake of <sup>109</sup>Cd by roots and hyphae of a *Glomus mosseae* / *Trifolium subterraneum* mycorrhiza from soil amended with high and low concentrations of cadmium. *New Phytol* 135: 353-360
- Joner EJ, Leyval C (2001): Time-course of heavy metal uptake in maize and clover as affected by root density and different mycorrhizal inoculation regimes. *Biol Fertil Soils* 33:351-357
- Kaldorf M, Kuhn AJ, Schröder WH, Hildebrandt U, Bothe H (1999): Selective element deposits in maize colonized by a heavy metal tolerance conferring arbuscular mycorrhizal fungus. *J Plant Physiol* 154: 718-728
- Killham K (1985): Vesicular-arbuscular mycorrhizal mediation of trace and minor element uptake in perennial grasses: reaction to livestock herbage. In: Fitter AH, Atkinson D, Read DJ, Usher MB (Eds) *Ecological interactions in soil: plants, microbes and animals*. Blackwell, Palo Alto, Calif. pp 225-232
- Killham K, Firestone MK (1983): Vesicular arbuscular mycorrhizal mediation of grass response to acidic and heavy metal depositions. *Plant Soil* 72: 37-48
- Kucey & Janzen HH (1987): Effects of VAM and reduced nutrient availability on growth and phosphorus and micronutrient uptake of wheat and field beans under greenhouse conditions. *Plant Soil* 140: 71-78
- Lanfranco L, Bolchi A, Ros EC, Ottonello S, Bonfante P (2002): Differential expression of a metallothionein gene during the presymbiotic versus the symbiotic phase of an arbuscular mycorrhizal fungus. *Plant Physiol* 130: 58-67
- Leyval C., Turnau K., Haselwandter K. (1997): Effect of heavy metal pollution on mycorrhizal colonization and function: physiological, ecological and applied aspects. *Mycorrhiza* 7:139-153
- Li X-L, Marschner H, Röhmheld V (1991): Acquisition of phosphorus and copper by VA-mycorrhizal hyphae and root-to-shoot transport in white clover. *Plant Soil* 136: 49-57
- Loth FG, Höfner W (1995): Einfluss der VA-Mykorrhiza auf die Schwermetallaufnahme von Hafer (*Avena sativa* L.) in Abhängigkeit vom Kontaminationsgrad der Böden. *Z Pflanzernaehr Bodenk* 158: 339-345
- Malcová R, Rydlová J, Vosátka M (2003): Metal-free cultivation of *Glomus* sp. BEG 140 isolated from Mn-contaminated soil reduces tolerance to Mn. *Mycorrhiza* 13:151-157
- Marschner H (1995): *Mineral nutrition of higher plants*. Academic Press, London
- Meharg AA, Cairney JWG (2000): Co-evolution of mycorrhizal symbionts and their hosts to metal-contaminated environments. *Adv Ecol Res* 30:69-112
- Repetto O, Bestel-Corre G, Dumas-Gaudot E, Berta G, Gianinazzi-Pearson V, Gianinazzi S (2003): Targeted proteomics to identify cadmium-induced protein modifications in *Glomus mosseae*-inoculated pea roots. *New Phytol* 157:555-567
- Rivera-Becerril F, Calantzis C, Turnau K, Caussanel J-P, Belimov AA, Gianinazzi S, Strasser RJ, Gianinazzi-Pearson V (2002): Cadmium accumulation and buffering of cadmium-induced stress by arbuscular mycorrhiza in three *Pisum sativum* L. genotypes. *J Exp Bot* 53(371):1177-1185
- Schachtschabel P, Blume H-P, Brümmer G, Hartge K-H, Schwermann U (1992): *Lehrbuch der Bodenkunde*. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart
- Schüepp H, Dehn B, Sticher H (1987): Interaktionen zwischen VA-Mykorrhizen und Schwermetallbelastungen. *Angew Bot* 61: 85-96
- Smith SE, Read DJ (1997): *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press, London

- Turnau K (1998): Heavy metal content and localization in mycorrhizal *Euphorbia cyparissias* from zinc wastes in southern Poland. *Acta Soc Bot Pol* 67: 105-113
- Turnau K, Kottke I, Oberwinkler F (1993): Element localization in mycorrhizal roots of *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn collected from experimental plots treated with cadmium dust. *New Phytol* 123:313-324
- Turnau K, Miszalski Z, Trouvelot A, Bonfante P, Gianinazzi S (1996): *Oxalis acetosella* as a monitoring plant on highly polluted soils. In: Azcon-Aguilar C, Barea JM (Eds) *Mycorrhizas in integrated systems: from genes to plant development*. European Commission EUR 16728, Luxembourg, pp 483-486
- Vidal MT, Azcon-Aguilar C, Barea JM (1996): Effects of heavy metals (Zn, Cd and Cu) on arbuscular mycorrhiza formation. In: Azcon-Aguilar C, Barea JM (Eds) *Mycorrhizas in integrated systems: from genes to plant development*. European Commission EUR 16728, Luxembourg, pp 487-490
- Weissenhorn I, Leyval C (1995): Root colonization of maize by a Cd-sensitive and a Cd-tolerant *Glomus mosseae* and cadmium uptake in sand culture. *Plant Soil* 175: 233-238
- Weissenhorn I, Leyval C, Berthelin J (1993): Cd-tolerant arbuscular mycorrhizal (AM) fungi from heavy-metal polluted soils. *Plant Soil* 157:247-256
- Weissenhorn I, Leyval C, Berthelin J (1995a): Bioavailability of heavy metals and abundance of arbuscular mycorrhiza in a soil polluted by atmospheric deposition from a smelter. *Biol Fertil Soils* 19: 22-28
- Weissenhorn I, Mench M, Leyval C (1995b): Bioavailability of heavy metals and arbuscular mycorrhiza in a sewage sludge amended sandy soil. *Soil Biol Biochem* 27: 287-296
- Weissenhorn I, Leyval C, Belgy G, Berthelin J (1995c): Arbuscular mycorrhizal contribution to heavy metal uptake by maize (*Zea mays* L.) in pot culture with contaminated soil. *Mycorrhiza* 5:245-251
- Zak JC, Parkinson D (1982): Initial vesicular-arbuscular mycorrhizal development of slender wheatgrass on two amended mine spoils. *Can J Bot* 60: 2241-2248

# Obsah:

1. Úvod (zpracováno podle Smith & Read 1997)	1
1.1 Výskyt mykorrhizy a charakteristika arbuskulární mykorrhizy	1
1.2 Vliv AM symbiózy na rostlinu a faktory jejího rozvoje	1
1.3 Proč je třeba studovat vliv těžkých kovů na AM symbiózu?	2
2. AM symbióza a těžké kovy	2
2.1 Těžké kovy: definice, zdroje, příjem kořeny	2
2.2 Přístupy ke studiu AM symbiόzy a těžkých kovů	2
2.3 Vliv těžkých kovů na arbuskulární mykorrhizní houby	3
3. Vliv arbuskulární mykorrhizní symbiόzy na toleranci a příjem těžkých kovů rostlinami	3
3.1 Typy vlivu	3
3.2 Faktory vlivu	4
3.2.1 Těžký kov a jeho koncentrace v půdě	4
3.2.2 Druh a odrůda rostliny	4
3.2.3 Druh a izolát AM houby	4
3.2.4 Kultivační podmínky	5
3.3 Mechanizmy vlivu AM hub na toleranci a příjem těžkých kovů hostitelskými rostlinami	5
4. Perspektivy dalšího výzkumu a praktické využití	5
Reference	7