

Potenciál mykorhizy z hlediska zlepšení funkce zelených střech

Jesse John¹ & Gavin Kernaghan² & Jeremy Lundholm³

Springer Science+Business Media New York 2016

Abstrakt Výběr druhů rostlin pro použití na zelených střechách se zakládá především na jejich schopnosti odolávat nepříznivým klimatickým podmínkám, které panují na střechách v městských prostředích. Rostliny pro zelené střechy musí přežít v umělých substrátech, které často postrádají organický materiál a prospěšné půdní mikroorganismy, jako jsou mykorhizní houby. Tato práce se zabývá přezkumem literatury o mykorhize v kontextu zelených střešních ekosystémů a popisuje funkci zelené střechy, kterou by šlo posílit integrací mykorhizních hub. Ačkoli se vlivem mykorhizní symbiózy na rostlinách střešní zeleně zabývá jen relativně málo studií, zahrnujeme informace z různých přirozeně se vyskytujících stanovišť s obdobnými podmínkami. Dostupná literatura naznačuje, že začlenění mykorhizních hub může zlepšit řadu funkčních charakteristik zelených střech, včetně rozmanitosti rostlin, odolnosti proti suchu, kvality výluhu, účinnosti využívání živin a sekvestrace uhlíku, a to vše při současném snížení spotřeby vnějších živin. Předkládáme důkazy, že mykorhizní houby jsou obecně prospěšné pro ekosystémy zelených střech a lze je do návrhu zelených střech účinně začlenit. Pro toto začlenění navrhuje metody a směry pro budoucí výzkum.

Klíčová slova Ekosystémová funkce. Úprava půdy. Příjem živin. Organická složka půdy. Mikrobiální ekologie. Rhizosféra

Úvod

Návrh a funkce zelených střech

Technologie zelených střech se stává čím dál populárnější metodou pro řešení problémů v oblasti udržitelného městského vývoje. Ekosystémové služby poskytované zelenými střechami zahrnují zvýšenou odolnost střechy, zadržování dešťové vody, zmírnění teplotních výkyvů v interiéru, lepší estetické vlastnosti a městskou biodiverzitu, zmírnění efektu městských tepelných ostrovů a sekvestraci uhlíku (Getter a Rowe 2006; Oberndorfer a kol. 2007). Návrh zelených střech se však na ekosystémové funkce nemusí nutně zaměřovat, neboť se projektanti při návrhu primárně zabývají náklady za materiály a hmotností střechy. Návrh lehkých zelených střech byl hnací silou stojící za vývojem moderních pěstebních substrátů, jenž se skládají téměř výhradně z minerálních kameniv s velkým průměrem zrna (Beattie a Berghage 2004; Friedrich 2005). Mezi nejčastěji využívané materiály patří stavební odpad, jako je drť z cihel, střešních tašek a malta, přírodní kameniva jako škvára, pemza a písek a umělé nebo upravené materiály, jako je tepelně expandovaná jílovitá břidlice, jíl a břidlice (ESCS) (Ampim a kol. 2010).

Při hloubkách 5 až 15 cm se zelená střecha stává nehostinným prostředím pro řadu druhů rostlin. Důsledkem je spoléhání se na čeled' tlusticovitých

(Crassulaceae) rostlin, které jsou odolné vůči suchu a běžně se používají v krajinářství a rostlinných školkách. Výzkum prováděný ekology v oblasti fungování zelených střech naznačuje, že rozmanitost druhů rostlin nad rámeček čeledi tlusticovitých může zvýšit míru poskytování ekosystémových služeb (Lundholm 2015).

* Gavin Kernaghan
gavin.kernaghan@msvu.ca

¹ Škola pro studium zdrojů a životního prostředí, Dalhousie University, 6100 University Avenue, Halifax, NS B3H 4R2, Kanada

² Katedra biologie, Mount St. Vincent University, 166 Bedford Highway, Halifax, NS B3M 2J6, Kanada

³ Katedra biologie, Saint Mary's University, 923 Robie Street, Halifax, NS B3H 3C3, Kanada

Výzkumníci se pokusili o zvýšení rozmanitosti rostlin reprodukci složení přírodních rostlinných společenstev vyskytujících se v podobných podmínkách, například pobřežní vřesoviště, travní porosty a skalní výchozy (Sutton 2008; Lundholm a kol. 2010; Williams a kol. 2010; van Mechelen a kol. 2014). Tato stanoviště ovšem nelze replikovat jen s rostlinami, protože kritické vlivy představují specifické půdní, klimatické a mikrobiologické faktory. Zvláštní pozornost vyžadují půdní mikroorganismy (Molineux a kol. 2015) a mutualistické vztahy mezi kořeny rostlin a půdními houbami tvořící mykorhizu. Za přirozených podmínek se mykorhizní houby nalézají na kořenech 95 % rostlinných společenství (Smith a Read 2008). Absence těchto organismů v koncepci zelených střech může být závažnou překážkou integrace pestrosti pěstovaných rostlin a optimalizace funkčnosti mnoha ekosystémů zelených střech (obr.1). Tento přehled chce zdůraznit důležitost mykorhizní symbiomy pro systémy zelených střech a zkoumat její možné účinky na fungování zelených střech.

Mykorhizní houby

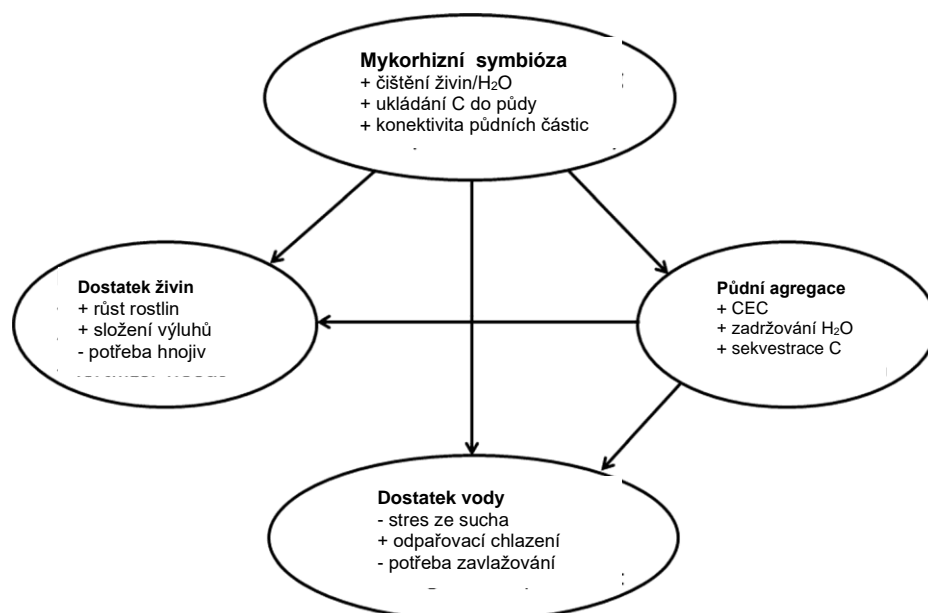
Mykorhizní vztahy se tvoří když půdní houby kolonizují kořenový systém hostitelské rostliny a přijímají produkty fotosyntézy. Tyto vztahy jsou obvykle vzájemně prospěšné, protože houby dokážou hostitelské rostlině poskytovat různé služby, mj. odolnost proti suchu (Duan a kol. 1996; Augé 2001; Allen 2007), vyšší schopnost získávání živin (Smith a Read 2008), odolnost vůči půdním patogenům (Newsham a kol. 1995; Sikes a kol. 2009), tolerance těžkých kovů (Hildebrandt a kol. 2007) a vyšší stabilitu půdních agregátů (Rillig a Mummey 2006). Mykorhizní houby produkují hyfy, které prorůstají z hostitelských kořenů do okolní půdy. Tyto extraradikální hyfy mohou mít tloušťku

jen 2 μm , což jim umožňuje penetrovat půdní mikropóry a absorbovat vodu i živiny pro předávání hostiteli. Toto mycelium je viditelné jako rozsáhlá povrchová vrstva kořenového systému, schopná využívat velké objemy půdy (Peterson a kol. 2004). Mykorhizní houby jsou tedy pro hostitelské rostliny zvláště významné v náročných podmínkách, jaké prostředí zelených střech představuje. Studií mykorhizy zelených střech je však několik (Busch a Lelley 1997; Sutton 2008; McGuire a kol. 2013; John a kol. 2014; Molineux a kol. 2014; Young a kol. 2015).

Smith a Read (2008) rozlišují sedm kategorií mykorhizní symbiomy, z nichž nejobvyklejší jsou arbuskulární mykorhiza (AM), ektomykorhiza (ECM) a erikoidní mykorhiza (ERM). Typ mykorhizy významně závisí na identitě hostitele, přičemž většina jednoletých rostlin tvoří symbiomy AM, dřevnaté rostliny (např. většina jehličnanů) ECM a vřesovcovité rostliny ERM (Kernaghan 2013). Houbami formujícími symbiomy AM jsou Glomeromycota, symbiomy ECM tvoří typy ascomycetes a basidiomycetes, symbiomy ERM tvoří specifické druhy ascomycetes. Ascomycetes a basidiomycetes tvoří spóry, které se větrem rozptylují i na velké vzdálenosti a výšky. Spóry hub AM (Glomeromycota) jsou však poměrně velké (typicky 40 až 800 μm (Bécard a Pfeffer 1993)) a obecně potřebují k šíření půdní pohyb, přenašečem však jsou i některé druhy hmyzu (McIlveen and Cole 1976; Ponder 1980; McGee and Baczocha 1994).

ERM a ECM se od AM ve schopnosti produkovat enzymy mineralizovat komplexní organické molekuly liší. ECM a ERM dokážou z organických molekul bílkovin a nukleových kyselin uvolňovat N a P, které by jinak byly pro hostitelskou rostlinu nepřístupné (Leake a Read 1990;

Obr. 1 Možnosti interakcí ekosystémového fungování mykorhizních hub v rámci systému zelené střechy



Kerley a Read 1995; Feng a kol. 2003). Houby AM mají na druhou stranu zřejmě omezené enzymatické schopnosti, byť se objevuje stále více známek o opak (Hodge a Fitter 2010; Whiteside a kol. 2012).

ECM a ERM mají tendenci kolonizovat hostitelskou rostlinu v oblastech s organickými půdami v severských či vřesových systémech, kde se většina živin vyskytuje v organické formě, naopak AM je častější v oblastech minerálních půd, zejména v tropických oblastech, kde se minerály vzhledem k vlastnostem půdy rychle splavují. Symbiózy AM se vyskytují v přibližně 80 % cévnatých rostlinných čeledí a v některých pteridofytech a bryofytech (Wang a Qiu 2006). Vzhledem k oblibě bylinných trvalek v konceptech zelených střech je u rostlin zelených střech pravděpodobnější kolonizace AM než ECM či ERM houbami. Vzhledem k tomu se tento přehled zaměřuje téměř výhradně na houby AM a jejich potenciál interakce s rostlinami i substrátem zelených střech.

Mykorhíza v ekosystémech zelených střech

John a kol. (2014) zjistili, že v komerčních substrátech na zelené střechy, které zpočátku postrádaly mykorhizní inokulum, kolonizace časem stoupá spontánně (McGuire a kol. 2013; Rumble a Gange 2013) nebo cílevědomým očkovaním (Busch a Lelley 1997; Sutton 2008; Molineux a kol. 2014) se zlepšováním nutričního stavu vnímavých rostlinných druhů (Sutton 2008; Young a kol. 2015). Některé z nejužívanějších rostlin na zelené střechy však jsou sukulenty z čeledi *Crassulaceae*, a například u *Sedum* spp. dochází jen sporadicky ke kolonizaci mykorhizními houbami (Olsson a Tyler 2004; Wang a Qiu 2006; John a kol. 2014). Na druhé straně většina jiných rostlin použitelných na zelené střechy je na mykorhizních houbách závislá (tab. 1). I když rostliny bez mykorhizních hub mohou mít zpočátku výhodu před nekolonizovanými na mykorhize závislémi druhy výhodu v relativně sterilním komerčně pěstovaných médiích, užití nemykorhizních rostlin zvyšuje pravděpodobnost zpomalení vývoje diverznějšího souboru rostlin (Klironomos a kol. 2000). Protože diverzita zvyšuje funkční schopnosti ekosystémů zelených střech (Lundholm 2015), je zřejmě integrace mykorhizních hub do konceptů zelených střech významným vylepšením efektivity a efektivity přechodu mezi ulicí a budovou.

Dosud se specifickou problematikou mykorhizních hub zelených střech zabývalo poměrně málo studií. Z těch, které byly realizovány, vyvstalo ale několik zajímavých výsledků. Extrakcí a analýzou houbových jednotek ITS z půd zelených střech, McGuire a kol. (2013, 2015) vyzorovali v zelených střechách New Yorku devět druhů hub AM, podstatně méně pak ve veřejných parcích, v nichž byla také menší diverzita souboru rostlin. Rumble a Gange (2013) prokázali, že houby AM kolonizovaly *Sedum* spp. rostoucí v zelených střechách, ale kolonizace AM nekorelovala s výskytem půdní mikroartropodů podle

očekávání. John a kol. (2014) stanovili, že komerční pěstební média zelených střech neobsahovala životaschopné AM houbové inokulum, a že kolonizace AM na *Sedum* spp. byla podstatně jiná než kolonizace polokeřů a trav v rámci uspořádání zelených střech, ale statisticky obdobná odpovídající zemní populaci.

V jiné práci se podařilo uměle naočkovat houby AM do substrátu zelených střech (Busch a Lelley 1997; Molineux a kol. 2014). Young a kol. (2015) zjistili, že přidáním hub AM do pěstebního média podstatně prodloužilo dobu kvetení *Prunella vulgaris*, Sutton (2008) pak zjistil, že houby AM v kombinaci s absorpčním polymerním gelem dokázaly podporovat růstové faktory rostlin zelených střech.

Celkově je výzkum hub AM zelených střech v počátcích a vyžaduje další pokračování ve studiích hub AM v analogických typech prostředí. Proto ilustrujeme potenciál hub AM pro zvýšení diverzity a funkčnosti zelených střech pomocí výsledků studií z přirozených stanovišť jako jsou duny, skalnaté oblasti a vulkanicky aktivní lokality. Tvrdíme, že bez integrace mykorhizních hub tvůrci zelených střech nebudou schopni rozšiřovat diverzitu rostlin a související funkčnost.

Potenciální účinky mykorhizní kolonizace na funkčnost zelených střech

Vodní hospodářství

Absorpce vody mykorhizními houbami

Ze všech námahových vlivů může být pro zelené střechy nejvýznamnější sucho. Substráty zelených střech jsou kvůli malé hloubce (3–15 cm) a velkému množství makropórů, tzn. vysokému poměru plochy k objemu a velkému podílu (gravitačně) odtékající vody velmi náchylné k vysychání (Oberndorfer a kol. 2007). V důsledku toho vypařováním může docházet k rychlému snižování vlhkosti půdy pod mez snášenlivosti pro většinu rostlin

Bez zavlažování může být schopnost přežití nesukulentních rostlinných druhů na velkých zelených střechách velmi nízká (Monterusso a kol. 2005; Boussetol a kol. 2011; Rayner a kol. 2016). Protože některé komerčně produkované substráty pro zelené střechy mohou mít nízký obsah mykorhizních hub (John a kol. 2014; Molineux a kol. 2014), může ke zlepšení tolerance vysychání pomáhat očkování, což však není v souvislosti se zelenými střechami potvrzeno. Studie ukazují přínosy mykorhizního očkování pro rostliny zelených střech (Busch a Lelley 1997; Young a kol. 2015), ale přežívání období sucha nebylo dosud důkladněji zkoumáno. Některé studie (Farrell a kol. 2013a; Sutton 2008) uvádějí zvětšení růstu po doplnění substrátu o aditiva zadržující vodu a usuzují, že zlepšení

Tabulka 1 Stav mykorrhizní kolonizace obvyklých rostlin na zelených střechách

Rod	Kmen	Čeleď	Mykorrhizní stav	Pramen
<i>Allium</i>	<i>cernuum</i>	Amaryllidaceae	AM	Bever a kol., 2009
<i>Allium</i>	<i>schoenoprasum</i>	Amaryllidaceae	AM	Wang a Qiu 2006
<i>Achillea</i>	<i>millefolium</i>	Asteraceae	AM	Wang a Qiu 2006
<i>Artemisia</i>	<i>frigida</i>	Asteraceae	AM	Wilson a kol. 2006
<i>Eriophyllum</i>	<i>lanatum</i>	Asteraceae	AM	Wang a Qiu 2006
<i>Gaillardia</i>	<i>lanceolata</i>	Asteraceae	AM	Akhmetzhanova a kol. 2012
<i>Rudbeckia</i>	<i>hirta</i>	Asteraceae	AM	Klironomos a kol. 2000
<i>Solidago</i>	<i>bicolor</i>	Asteraceae	AM	John a kol. 2014
<i>Solidago</i>	<i>canadensis</i>	Asteraceae	AM	Wang a Qiu 2006
<i>Campanula</i>	<i>rotundifolia</i>	Campanulaceae	AM	Wang a Qiu 2006
<i>Sagina</i>	<i>procumbens</i>	Caryophyllaceae	NM	Wang a Qiu 2006
<i>Cistus</i>	<i>creticus</i>	Cistaceae	ECM	Agueda a kol. 2006
<i>Hylotelephium</i>	<i>telephium</i>	Crassulaceae	AM	John a kol. 2014
<i>Rhodiola</i>	<i>rosea</i>	Crassulaceae	AM, NM	John a kol. 2014; Wang a Qiu 2006
<i>Sedum</i>	<i>acre</i>	Crassulaceae	NM	Wang a Qiu 2006
<i>Sedum</i>	<i>album</i>	Crassulaceae	NM	Wang a Qiu 2006
<i>Sedum</i>	<i>reflexum</i>	Crassulaceae	NM	Wang a Qiu 2006
<i>Sedum</i>	<i>spurium</i>	Crassulaceae	AM	Akhmetzhanova a kol. 2012
<i>Sempervivum</i>	<i>tectorum</i>	Crassulaceae	NM	Wang a Qiu 2006
<i>Carex</i>	<i>heliophila</i>	Cyperaceae	NM	Kovacic 1984
<i>Scabiosa</i>	<i>columbaria</i>	Dipsacaceae	AM	Wang a Qiu 2006
<i>Arctostaphylos</i>	<i>uva-ursi</i>	Ericaceae	ERM	Wang a Qiu 2006
<i>Empetrum</i>	<i>nigrum</i>	Ericaceae	ERM	Wang a Qiu 2006
<i>Gaultheria</i>	<i>procumbens</i>	Ericaceae	ERM	Wang a Qiu 2006
<i>Vaccinium</i>	<i>vitis-idaea</i>	Ericaceae	ERM	Wang a Qiu 2006
<i>Amorpha</i>	<i>canescens</i>	Fabaceae	AM	Wilson a Hartnett 1998
<i>Hypericum</i>	<i>perforatum</i>	Hypericaceae	AM	Wang a Qiu 2006
<i>Thymus</i>	sp.	Lamiaceae	AM	Wang a Qiu 2006
<i>Plantago</i>	<i>maritima</i>	Plantaginaceae	AM	Hildebrandt a kol. 2001
<i>Calamagrostis</i>	sp.	Poaceae	AM	Wang a Qiu 2006
<i>Danthonia</i>	<i>spicata</i>	Poaceae	AM	John a kol. 2014
<i>Deschampsia</i>	<i>flexuosa</i>	Poaceae	AM	Wang a Qiu 2006
<i>Festuca</i>	<i>rubra</i>	Poaceae	AM, ECM, NM	Wang a Qiu 2006
<i>Koeleria</i>	<i>macrantha</i>	Poaceae	AM	Wang a Qiu 2006
<i>Poa</i>	<i>compressa</i>	Poaceae	AM, NM	Wang a Qiu 2006
<i>Schizachyrium</i>	<i>scoparium</i>	Poaceae	AM	Wang a Qiu 2006
<i>Spartina</i>	<i>alterniflora</i>	Poaceae	NM	Wang a Qiu 2006
<i>Sporobolus</i>	<i>heterolepis</i>	Poaceae	AM	Wang a Qiu 2006
<i>Fragaria</i>	sp.	Rosaceae	AM	Akhmetzhanova a kol. 2012
<i>Verbena</i>	<i>hastata</i>	Verbenaceae	AM	Wang a Qiu 2006

AM arbuskulární mykorrhiza, ECM ektomykorrhiza, ERM erikoidní mykorrhiza, NM bez mykorrhizy

vlhkostních poměrů pomocí mycorrhizal inoculation může být příčinou rozdílnosti v růstu a schopnosti přežít rostlin na zelených střechách.

V přirozeně vzniklém suchém prostředí si rostliny vytvářejí různé mechanismy obrany proti suchu, například modifikací listů, fotosyntézy CAM,

vývojem tkání schopných uchovávat vodu a zvýšení koncentrace rozpouštěných látek v kořenových buňkách. Mykorrhizní symbióza může být také velkou předností v suchém prostředí (Allen 2007), zejména díky zvýšení absorpční plochy pro extraradikální hyfy, které využívají

půdu. Z hlediska uhlíkových nákladů pro hostitelskou rostlinu (Augé 2001; Allen 2009) jsou tyto hyfy relativně levné a mohou dosahovat délky až 125 cm a tloušťky 2 μm , což jim umožňuje přístup k vlhkosti v prostoru půdních pórů příliš malých na pronikání kořenových vlasů. To se stává kritickým, když se půda blíží bodu trvalého vadnutí (potenciál půdní vody pod $-1,5$ MPa) a vlhkost se vrací do mikropórů a ultramikropórů (Allen 2009). Navíc ve strukturovaných půdách s nízkou hustotou a vyšším podílem částic o velkém průměru, které se často používají na zelených střechách, není celý kořenový systém v kontaktu s půdou a mezi kořeny a zeminou existují mezery (Nobel a Cui 1992). V přemostění těchto mezer mohou extraradikální hyfy tvořit nepřerušovaný tok vody k hostitelské rostlině.

Transport vody do kořenové kůry hostitele dále podporují integrované mykorhizní hyfy. Když kolonizují nový kořen rostliny, vytvářejí kontakt s epidermem kořenu a postupně jej penetrují (Bonfante a kol. 2000). V kolonizaci AM hyfy hub invaginují, ale nepenetrují plazmatickou membránu, a tvoří rozhraní rostliny s houbou, zvané periarkbuskulární membrána. V hostitelských buňkách můžou houby produkovat arbuskuly (Bstromečky) nebo hyfální cívky pro přenos živin a vesikuly pro ukládání lipidů. Z vnějšího povrchu kořenového epidermu se tvoří silnostěnné hyfy (o průměru cca 20 μm) umožňující rozvoj větvených absorpčních sítí se zužujícími se jednotlivými dalšími větvemi v osminovém dělení, tj. s potenciálně 128 myceliálními hroty o průměru zhruba 2 μm (Friese a Allen 1991; Bago a kol. 1998; Allen a kol. 2003). V intervalech 1 mm se mohou vyskytovat kolonizační body produkující až 100 m extraradikálních hyf v jednom gramu půdy (Fitter 1991; Miller a kol. 1995). Proces hyfálního větvení, tvořící hyfy o malém průměru maximalizuje využití prostoru půdních pórů a podstatně zlepšuje potenciál pro příjem vody rostlinou. Na efektivitě příjmu vody se dále podílí nedostatek hyfálních příčných stěn (přepážek). Tyto koenocytární hyfy umožňují průchod vody buněčnými membránami při přechodu z hyfálních hrotů a intracelulárních výměnných struktur (arbuskul nebo hyfálních cívek) (Allen 2007), což dovoluje rychlý pohyb vody do kořenového kortexu hostitele. Hyfy hub tedy dokážou přívodem vody snižovat hydraulický odpor zvyšováním relativního členění apoplastického (mezibuněčného) toku vody (Bárzana a kol. 2012). To je v kontrastu s přímou absorpcí kořenovým systémem hostitele, která probíhá s asi polovičním hydraulickým odporem v cévním systému (Passioura 1988).

Transport vody v hyfních gradientech je považován za ekologicky relevantní zejména v suchých podmínkách. Faber a kol. (1991) oddělili AM hyfy hub a zjistili 35% snížení příjmu vody, Ruth a kol. (2011) odhadli, že houby AM obstarávají v kolonizovaných rostlinách ječmene až 20 % příjmu vody. Odhadovaný objem

toku se pohybuje od 0,1 do 0,76 $\mu\text{l H}_2\text{O hod}^{-1}$ pro každý hyfální vstupní bod v závislosti na kombinaci hub s rostlinami a vlhkosti půdy (Allen 1991; Faber a kol. 1991). Marulanda a kol. (2003) zjistili, že u rostlin kolonizovaných AM je příjem vody až o 4,75 ml na rostlinu a den vyšší než u kontrolních nekolonizovaných rostlin. Vedle toho Ruiz-Lozano a Azcón (1995) zjistili, že houby AM ovlivňují vodní poměry způsobem specifickým podle druhu hub. *Rhizophagus fasciculatus* (dříve *Glomus fasciculatum*) manifestoval zlepšení účinnosti využití vody pouze v podmínkách dobrého zavlažování, naopak u *Glomus deserticola* se projevilo vyšší průchod plynu a stomatální vodivost jak za sucha tak za dobrého zavlažování, což ukazuje, že diverzity hub by mohla být významným faktorem vodního hospodaření rostlin.

Vliv hub AM na reakci hostitele za sucha

Konkrétní studie schopnosti hub AM namáhání hostitelských rostlin suchem v prostředí zelených střech nejsou dosud k dispozici, několik studií však mělo zaměření podobné. Například Allen a kol. (1992) zjistili, že na po erupci pemzou pokrytých svazích hory sv. Heleny vykázal *Lupinus* podstatné zlepšení růstu i doby přežití po kolonizaci AM houbami. Jde o druh obecně nereagující na kolonizaci AM ve středně vlhkém prostředí, ale v podmínkách pemzou působeného extrémního nedostatku vody kořenové systémy dokázaly extraradikální hyfy AM přemostovat pórovitost kolem kořenu a translokovat vodu z mikropórů do hostitelských rostlin (Allen a kol. 1992).

Komunity rostlin byly také vystaveny suchu při růstu v tenké vrstvě půdy na povrchu zvětralého podloží v suchém středomořském klimatu. V těchto situacích dokázaly žulové a živcové mateřské materiály působit jako významný zásobník vody. Hubbert a kol. (2001) zjistili, že v obdobích sucha v Kalifornii rostliny využívaly téměř výhradně vodu zadržovanou zvětralým žulovitým podložím, není ovšem jasné, jak se rostliny k této vodě dostávaly, neboť jejich kořeny nebyly schopné penetrovat mikropóry. V další studii Egerton-Warburton a kol. (2003) objevili extraradikální hyfy hub AM i ECM v až 200cm hloubce podloží. Vyslovili názor, že kámen zadržuje množství vody rychle svedené z nadloží, a hypotézu, že mykorhizní houby translokují vodu z podloží do kořenu hostitelů a brání vysychání během delší doby sucha. Rostliny kolonizované AM v hrubé, mělké, na vodu chudé serpentínové půdě (s nízkým obsahem Ca, vysokým obsahem Mg a s nedostatečnou kapacitou zadržování vody) také vykazovaly nižší poměr kořenu k výhonkům a větší míru využívání živin, fotosyntézy, transpirace a biomasy než rostliny nekolonizované (Doubková a kol. 2013).

Birhane a kol. (2012) pěstovali mladé rostlinky *Boswellia* za kontinuálního a pulzního zavlažování, a napodobovali výskyt období vlhka a sucha v přírodě. Zjistili, že při přerušení přísunu vody mladým rostlinám na 15 dnů vykazovaly rostliny s kolonizací AM

zvýšenou efektivitu využívání vody, stomatální vodivost a asimilaci uhlíku a biomasu, s nejvyšší akumulací biomasy v hrubé kořenové frakci sloužící k ukládání vody. Také Goicoechea a kol. (2004) když vystavili druh *Anthyllis* výraznému suchu, zjistili, že rostliny s kolonizací AM produkovaly na povrchu kutikuly listů větší množství vosku, s účinkem v nižším poškozování suchem.

Houby AM ovlivňují také hospodaření rostlin s vodou vlivem na rozsah transpirace. Allen (1982) zjistil 100% zvýšení transpirace AM kolonizovaných rostlin *Bouteloua* a vyslovil názor, že to bylo důsledkem vyšší míry kontaktu s půdními houbami umožňujícími vyšší míru průtoku vody a transpirace v rostlinách s AM kolonizací. Transpirace je velkou měrou regulována fungováním průduchů, malých otvorů v povrchu listů, které regulují výměnu plynů (zejména CO₂ a H₂O) prostřednictvím povrchu listů. Pohyb vody otevřenými průduchy představuje přibližně 95 % transpirace listů, 5 % zbývá na kutikuly (Hetherington a Woodward 2003). Vodivost průduchů je proto klíčovým faktorem pro regulaci transpirace a pohyb půdy, vlhkosti rostlinou. Průměr průduchů se podle podmínek prostředí zmenšuje na míru potřebnou pro výpar z povrchu listů a vyvážení s doplňováním xylenem. Schopnost rostlin dostat se k půdní vodě je tedy kritická pro udržování vodivosti průduchů na úrovni potřebné k fotosyntéze. Augé a kol. (2015) zjistil, že rostliny kolonizované houbami AM mají mnohem větší vodivost průduchů než rostliny nekolonizované, zejména v podmínkách charakteristických výrazným suchem a minerálních půd. Zvýšený příjem vody vyžaduje větší kapacitu pro zadržování vody v deštích (Stovin 2010), rostliny s vyšší mírou transpirace potřebují pro energetickou úspornost větší chlazení korunových listů za horka (Del Barrio 1998).

Studie transpirace a vodivosti průduchů rostlin pro zelené střechy odhalují velké rozdíly mezi druhy i v rámci růstových forem (Farrell a kol. 2013b; Starry a kol. 2014; Raimondo a kol. 2015). Druhy se liší také tím, jak transpirace relativně přispívá k fungování ekosystému (Ouldboukhitine a kol. 2014; Vaz Monteiro a kol. 2015), ale není těžké předvídat fungování ekosystému pomocí fyziologických vlastností.

Wu a Xia (2006) zjistili, že míra transpirace mykorrhizních rostlin *Citrusů* byla až o 30 % vyšší než u kontrolních nemykorrhizních rostlin, což připsali zvýšení příjmu iontů podílejících se na osmoregulaci (K⁺, Ca²⁺, and Mg²⁺). Naproti tomu Goicoechea a kol. (1997) pozorovali zvýšenou míru transpirace rostlin *Medicago* v suchých podmínkách, nezjistili však žádné důkazy zvýšeného příjmu vody. Pozorovali ale za veškerých vlhkých podmínek nižší úroveň produkce kyseliny abscisové (ABA) v kořenech rostlin kolonizovaných AM. ABA je fytohormon produkovaný v době osmotického stresu a nízké vlhkosti půdy. ABA se tvoří v kořenech

a translokují se do listů, spouští zavírání průduchů a redukuje ztráty vody transpirací. Ačkoliv je mechanismus dosud neznámý, snížením produkce ABA v kořenech hostitelských rostlin umožňují houby AM zvyšovat transpiraci a výměnu CO₂ (Goicoechea et al. 1997). Green a kol. (1998) zjistili, že některé mechanismy, kterými houby AM ovlivňují transpiraci hostitelské rostliny a vodivost průduchů mohou spočívat v listech samotných. Listy oddělené z AM kolonizovaných rostlin *Rosa* ještě vykazovaly zvýšenou transpiraci a vodivost průduchů. To vede k úsudku, že houby AM jsou schopné modifikovat některé základní aspekty fyziologie listů, které vedou k permanentní modifikaci míry výměny plynů.

Účinky na příjem živin rostlin

Vedle vodního stresu vzešlého z podmínek zelených střech musí být rostliny také schopné přežít v podmínkách špatné výživy, protože některé substráty na zelené střechy jsou koncipované pro odolávání místně rozšířených plevelů (Emilsson a Rolf 2005). To vytváří pro mnohé rostlinné druhy obtížné prostředí, zejména v období suchy, kdy nejsou mnohé živiny rozváděny průtokem. Několik studií zaměřených na problematiku zelených střech ukazuje větší růst rostlin po doplnění hnojiv (např. Clark a Zheng 2012) a mezi zásady oboru patří doporučení k pozvolnosti hnojení (FLL 2002), tyto studie byly však zaměřené zejména na druhy *Sedum*. Nesukulentní druhy také reagují pozitivně na obohacení výživy kompostem přidávaným do substrátu (Kotsiris a kol. 2013; Young a kol. 2014), ale větší produkce biomasy může být omezená v podmínkách s omezenou vlhkostí (Nagase and Dunnett 2011; Farrell a kol. 2012; Bates a kol. 2015). Hnojení také obecně vede k vysokým koncentracím živin v odtocích zelených střech (Emilsson a kol. 2007). To však představuje zátěž pro životní prostředí, naproti tomu zlepšení výživového stavu rostlin vyšší mykorrhizní kolonizací bez přidávání živin do systému umožňuje zlepšit celkový environmentální užitek zelených střech.

Schopnost mykorrhizních hub zvyšovat pro rostliny přístupnost živin z půdy (zejména za sucha) je dobře zdokumentována (Marschner a Dell 1994; Clark a Zeto 2000; Smith a Read 2008; Neumann a George 2010; Veresoglou a kol. 2012). Nejlépe definovaný mechanismus spočívá ve zvýšení plochy absorpčního povrchu extraradikálním mycéliem. Přes schopnost mykorrhizních hub zlepšovat absorpci široké škály živin (N, K, Ca, Cu, Zn a Fe) (Govindarajulu a kol. 2005; Richardson a kol. 2009), zůstává v řadě prostředí nejproblematičtější zlepšení schopnosti získávat P, které je také nejčastěji zkoumanou funkcí hub AM (Smith a Smith 2011).

Pomocí izotopického značení byly identifikovány dvě samostatné cesty, kterými AM kolonizované rostliny vstřebávají P. Jednak přímo, pomocí vysoké afinity bílkovinných nosičů P

v kořenovém systému hostitele, a jednak zprostředkovaně pomocí extraradikálního mycelie (Pearson a Jakobsen 1993; Gashaw Deressa a Schenk 2008; Smith a kol. 2011). Není jasné, zda tyto dvě cesty interagují. Dřívější výzkumy předpokládaly, že cesta AM jednoduše doplňovala určitým objemem P absorbovaný cestou přímou (Koide a Mosse 2004; Smith a Smith 2012), novější poznatky ale ukazují, že kolonizace houbami AM může ve skutečnosti vést ke snížení absorpce P kořenovým systémem, potenciálně prostřednictvím regulačního omezení genů kódujících P transportéry v přímé cestě (Smith a Smith 2012). Výsledkem je, že hostitelská rostlina může být úplně závislá na mykobiontu pro absorpci P, protože kořenový systém bude mít omezenou schopnost absorpce P (Pearson a Jakobsen 1993; Facelli a kol. 2010).

Schopnost hub AM v přístupu k P stojí na fyziologii jejich mycelia a chování P v půdním roztoku. P je absorbován kořeny rostliny ve formě orthofosfátu (H_2PO_4^-), iontu s extrémně omezenou mobilitou v půdním roztoku (Tinker a Nye 2000). Rostliny typicky absorbují orthofosfát rychleji, než je nahrazen v půdních pórech vyplněných kořeny, s výsledkem ve vyčerpání kolem kořenů (Gobat a kol. 2004). Houby AM tuto situaci zlepšují přemostěním zón vyčerpání, tj. udržováním spojení mezi kořenovou sítí a zdroji P v půdě (Peterson a kol. 2004). Navíc jim minimální průměr extraradikálních hyf umožňuje dostat se k P v půdních mikropórech, vlastně stejně jako při absorpci vody z mikropórů (Pearson a Jakobsen 1993; Drew a kol. 2003).

I když se po mykorhizní kolonizaci často předpokládá zvětšení biomasy rostliny, reakce rostlin ve skutečnosti závisí na identitě hostitelské rostliny i mykorhizní houby. Biomasa hostitele může být v některých kombinacích podstatně snížena (Klironomos 2003). Příčinou růstové deprese může být úbytek uhlíku u houbového symbionta bez adekvátní náhrady minerálních živin (tj. parazitismus) nebo regulační omezení absorpce P hostitele, které nelze náležitě kompenzovat mykorhizní houbou (Smith a kol. 2011). V experimentu zkoumání akumulace biomasy v rostlinách rajčat byla sledována růstová deprese v AM kolonizovaných rostlinách při pěstování hostitelských a nehostitelských rostlin v oddělených nádobách, ale rozdíly biomasy byly opačné když byly kolonizované a nekolonizované rostliny pěstované ve stejné nádobě (Facelli a kol. 2010), jak se dalo očekávat když AM kolonizace dala hostitelským rostlinám výhodu přístupu k omezeným zdrojům P. Účinnějším vytěžením P než kořeny nekolonizovaných rostlin dokázaly houby AM zlepšit kondici rostlin vůči jejich sousedům (Janoušková a kol. 2011).

Stále více důkazů ukazuje, že houby AM dokážou přispívat také k získávání N pro hostitelské rostliny (Schroeder a Janos 2005; Leigh a kol. 2009; Veresoglou a kol. 2012). Johansen a kol. (1992) zjistili, že AM kolonizované rostliny *Cucumis* se dostaly

ke 30 % aplikovaného ^{15}N z NH_4^+ lokalizovaného ve vedlejší přihrádce oddělené pomocí 20 μm sítky, zatímco nemykorhizní rostliny tyto zdroje nedokázaly čerpat. Hodge a kol. (2001) stanovili schopnost rostlin *Plantago* získávat N z organického rozkládaného ^{15}N . Kolonizované rostliny, u nichž se extraradikální mycelia mohla dostat přímo ke zdroji, dokázaly získat přibližně třikrát více uvolněného N než kolonizované rostliny, které se dostaly pouze k organickému materiálu prostřednictvím difúze rozpuštěných látek. Ekologická relevance schopnosti hyf hub AM absorbovat a transportovat N z půdy do rostliny je ovšem ještě předmětem diskuse (Veresoglou a kol. 2012).

Zadržování živin pomocí kontroly kvality výluhu

Loužení živin je dalším problémem konstrukce zelených střech. Loužení vede k úbytku biomasy rostlin, ale množství odtékající dešťové vody souvisí také s proporcemi městského prostoru opatřeného nepropustnými povrchy a odtok z městského prostředí je jedním z nejvýznamnějších přenašečů znečištění do povrchových vod (Paul a Meyer 2008). Kvalitu výluhu je proto třeba brát v úvahu při konstrukci zelených střech, a omezit stékání živin do kanalizace.

Zelené střechy mohou být zdrojem a zásobníkem kontaminantů v závislosti na složení, hloubce a stáří substrátu, hnojení, druhu porostu, pokrytí, na kvalitě vzduchu a intenzitě srážek (Berndtsson 2010). Studie P, N a těžkých kovů v odtokových výluzích zelených střech poskytují komplexní sadu výsledků zkoumání kvality odtoku a proměnlivosti podle typů zelených střech (Buffam a Mitchell 2015). P je v odtocích zelených střech téměř obecně nalézán ve zvýšených koncentracích – až 20násobně vyšších než z konvenčních střech (Berndtsson 2010). Nejvyšší hladiny P v odtoku se spojují s aktuálně aplikovaným hnojením a stářím střech, přičemž nové střechy uvolňují více P (Köhler a kol. 2002; Emilsson a kol. 2007; Hathaway a kol. 2008; Berndtsson a kol. 2009; Aitkenhead-Peterson a kol. 2011). Naopak zadržování P je vyšší na starších zelených střechách, a P se s vyšší pravděpodobností uvolňuje v nerozpustné formě (Köhler a kol. 2002; Teemusk a Mander 2007). Köhler a kol. (2002) zjistili, že obsah P v odtoku z rozměrných zelených střech klesá po 4 letech o 54 % a přisuzují to zvýšení potřeby P ve vegetaci a ztrátám z dřívějšího loužení (Köhler et al. 2002; Emilsson a kol. 2007). Protože P se jeví jako limitující živina pro vodní ekosystémy, eutrofizace antropogenním P může působit závažné zhoršení kvality vody (Carpenter a kol. 1998). Větší míra aplikace zelených střech by tedy mohla bez opatření přijímaných k prevenci nadměrného loužení vést ke zvyšování množství P dostávajícího se do městského vodního systému.

Faktory určování obsahu N v odtoku ze zelených střech jsou hůře pochopitelné. Retzlaff a kol. (2008) zjistili,

že koncentrace N v odtocích ze zelených střech jsou mezi 10 a 50 ppm, a podobně jako u P mohou zelené střechy působit jako zdroje či zásobníky N.

Aitkenhead-Peterson a kol. (2011) a Hathaway a kol. (2006) zjistili, že vegetací porostlé zelené střechy zadržují více N než střechy konvenční a střechy bez vegetace (jen s pěstebním substrátem). Rozpouštěný organický N však odtéká ve vyšších koncentracích než anorganický N. Monterusso a kol. (2002); Moran a kol. (2005) a Hathaway a kol. (2008) pozorovali pravděpodobně kvůli hnojení zvýšené koncentrace N v odtoku zelených střech ve srovnání s kontrolními střechami s dešťovou vodou. Podobně jako u P souvisí množství N odtékajícího ze zelených střech zřejmě se stářím střechy a druhovým složením rostlin (Köhler a kol. 2002; Monterusso a kol. 2002).

Také obsah těžkých kovů (Cu, Pb, Cd a Fe) v odtoku ze zelených střech souvisí se složením substrátu, četností a intenzitou srážek a zadržováním dešťové vody (Alsup a kol. 2010; Berndtsson 2010; Alsup a kol. 2011). I v tomto kontextu mohou být zelené střechy zdrojem i zásobníkem. Alsup a kol. (2011) zjistili, že určité zelené střechy představovaly významný zdroj Pb a hodnoty v odtoku z nich dvakrát překračovaly meze akutní toxicity. Naopak Gregoire a Clausen (2011) a Berndtsson a kol. (2009) zjistili zvýšené zadržování Pb zelenými střechami. Častější než u kontrolních konvenčních střech byla také detekce Cu v odtoku zelených střech, pravděpodobně v důsledku hnojení (Berndtsson a kol. 2009; Gregoire a Clausen 2011). Zn je v některých případech zadržován (Gregoire a Clausen 2011), v jiných loužen do odtoku (Berndtsson a kol. 2009).

Složení vegetační vrstvy je klíčovým faktorem pro kvalitu výluhu zelené střechy s druhem *Sedum* spp. produkujícím odtok bohatý na živiny a druhy s vyšší potřebou živin a mírou transpirace vykazující větší míru zadržování živin. Velký význam má také spojení mykorhizních hub s vegetační vrstvou, neboť hyfy hub jsou velmi účinné pro absorpci a zadržování živin a kovů. Houby AM dokážou díky vysoké hustotě extraradikálních mycelií podstatně zvyšovat absorpční plochu hostitele, což mu dovoluje zachycovat vertikálně i horizontálně půdou proudící živiny. Van der Heijden (2010) ověřoval schopnost hub AM snížit loužení živin pomocí písčité půdy z dun s jedním ze tří druhů – hostitelů AM. Aplikací nízkého množství živin do půdy dosahovala koncentrace PO³⁻

ve výluhu u kolonizovaných rostlin v průměru hodnot o 60 % nižších než u rostlin nekolonizovaných. Také hodnota NH⁺ byla nižší

o 7,5 %. Podobný výsledek zaznamenali Asghari a kol. (2005), kteří připisovali snížení množství P a N v odtoku vlastnostem mykorhizních mycelií. Houby AM také akumulují ve své tkáni těžké kovy jako Cd, Cu a Zn, a tím omezují jejich obsah v odtoku zelených střech nebo v hostitelských rostlinách (Hildebrandt a kol. 2007). Protože živiny splavené odtokem nejsou nadále k dispozici rostlinám zelené střechy a jsou také škodlivé městským podzemním vodám,

zasluhuje schopnost hub AM uzavírat živinové cykly a zlepšovat kvalitu odtoku pozornost konstruktérů zelených střech.

Účinky struktury a složení půdy

Organický materiál na zelených střechách

Pěstební médium má fundamentální význam pro přežití rostlin. Struktura půdy (rozměry, rozložení a četnost agregátů a pórů) zprostředkovává distribuci a dostupnost vody a živin, aeraci, erozní vlastnosti, růst a rozvoj kořenů (Bronick a Lal 2005; Larcher 1996). Rozvoj agregátů závisí na výrazně interagujících biotických a abiotických součástích a je úzce propojen s organickým materiálem půdy (Six a kol. 2004; Lützow a kol. 2006; Rillig a Mummey 2006). Potřeby nízké hmotnosti a nenáročné údržby zelených střech ale vedou k vývoji substrátů z anorganických materiálů odolných proti rozpadu a jen střídavému využívání organických materiálů (Friedrich 2005).

Zvyšující se obsah organických materiálů v substrátech zelených střech dokáže zlepšovat schopnost zadržovat vodu (Graceson a kol. 2014). Nagase a Dunnett (2011) uvádějí až 10% zlepšení růstu trvalých polokeřů se zvyšováním obsahu organického materiálu, ale použili zelený kompost z rostlinného odpadu zemědělské seče s pravděpodobně vyšším obsahem živin. Zdůraznili, že organický materiál přidávaný do substrátu zelených střech může výrazně ovlivnit výsledky. Jiná práce uvádí, že v porovnání se *Sedum* reagují trávy a polokeře na zvyšování obsahu organického materiálu v substrátu pozitivně (MacIvor a kol. 2013). Zaměření na hrubozrnné substráty s nízkým organickým obsahem tudíž může potlačovat biodiverzitu zelených střech, protože výběr rostlin je omezen na druhy tolerantní vůči minerálním půdám.

Zvýšení diverzity rostlin bez použití většího podílu organických materiálů v substrátech je ovšem možné díky užití mykorhizních hub. Houby AM jsou efektivním stavitelem půdy mechanickým působením na částice půd a ukládáním labilních i obtížně rozložitelných sloučenin uhlíku. I když by konstruktéři zelených střech mohli pro rostliny upřednostňovat substráty, které zůstávají stálé, dlouhodobě se jeví, že fyzikální vlastnosti substrátů pro zelené střechy jsou v čase výrazně proměnlivé (Schradler a Böning 2006). Protože struktura substrátů ovlivňuje vlastnosti jako jsou schopnost zadržovat dešťovou vodu, potlačit louhování a uchovávat vodu pro rostliny, konstruktéři musí pro vývoj půdy brát v úvahu houby AM.

Houby AM mohou pro strukturu substrátu znamenat jeden z nejnápadnějších biotických faktorů (Bearden a Petersen 2000; Hallett a kol. 2009). V písčitéch půdách mohou představovat 30 % celkové mikrobiální biomasy (Olsson a Wilhelmsson 2000) tvořící strukturu formováním

nových agregátů a zesilováním vazeb mezi starými, typicky o průměru nad 250 mm (Rillig a Mummey 2006). Houby AM ovlivňují strukturu substrátu fyzickým proplétáním a síťováním částic extraradikálními hyfami a „slepováním“ půdních částic hyfálními exsudáty a jinými produkty hub – slizy, polysacharidy a bílkovinovým glomalinem (Augé 2004; Rillig a Mummey 2006).

Extraradikální hyfy šířící se strukturou substrátu prorůstají půdní částice různých velikostí s různou hustotou. Přitom se silou působící na sousedící půdní částice a organický materiál tvoří vazby a vznikají mikroagregáty (Tisdall a kol. 1997; Rillig a Mummey 2006). Hyfy dokážou vyrovnat jílové částice po délce kombinací působení vylučovaných polysacharidů a absorpce hyfální vody (Tisdall 1991; Chenu a Stotzky 2001). Polysacharidy vylučované z hyf vytlačují jílové částice z povrchu mikroagregátů (Tisdall a kol. 1997) a absorpci vody z půdních pórů se jílové částice organizují kolem hyf a sorbují do jejich povrchu polysacharidovými exsudáty (Aspiras a kol. 1971; Tisdall 1991). Prostorovou aplikaci procesu s hustou sítí externích AM hyf, jílové částice, polysacharidy a hyfy se proplétají a tvoří mikroagregáty, redukující objemovou hustotu půdy. I po uhynutí hostitelské rostliny a hyf zůstávají fragmenty nekrotických hyf aktivní a utvářejí agregáty (Tisdall ad Oades 1982).

Degens a kol. (1996) zjistili, že v hrubozrnném písku se množství větších agregátů podstatně zvýšilo po naočkování rostlin *Lolium* houbami AM. Výsledek byl téměř výhradně přisuzován zesíťování působením hyf. Bearden a Petersen (2000) pěstovali rostliny očkované AM v síťových pytlech, které omezovaly růst kořenů, ale dovolovaly, aby hyfy prorůstaly do okolní půdy. Zjistili podobné zvýšení množství agregátů uvnitř pytlů (s kořeny AM kolonizovaných rostlin) i mimo pytle, kde hyfy AM aktivně působily. Ukazuje to, že rozhodujícím činitelem agregace půdy nejsou kořeny, ale hyfy. Wilson a kol. (2009) zjistili, že biomasa externího mycélia se podílela na tvorbě makroagregátů, ale že destrukce mycélia aplikací fungicidu vyústila v rozsáhlou degradaci makroagregátů.

souvislosti se stabilitou agregátů Miller a Jastrow (1990) a Daynes a kol. (2012) zjistili, že houby AM měly mnohem větší vliv než jemné a velmi jemné kořeny, které kolonizovaly. Bedini a kol. (2009) zjistili, že objem kolonizovaných kořenů je dobrým prediktorem stability půdy, zatímco celkový objem kořenů je méně podstatný. Význam má i to, že stabilita agregátů byla více v korelaci s půdním organickým materiálem houbového původu než s celkovým objemem půdního organického materiálu. Pozorování prováděli také Jastrow a kol. (1998). Podle něj houby AM dokážou zlepšovat kvalitu organického materiálu v rhizosféře zvýšením tvorby agregátů a zvýšením stability.

V polosuché savaně, kde organický materiál tvořil pouze 1,4 % objemu půdy zjistil O’Dea (2007), že houby AM byly na rozdíl od organického půdního materiálu hlavním činitelem strukturální stability půdy, a usuzoval, že houby AM mohou být zvláště významné při udržování struktury půd s nízkým podílem organického materiálu (Bedini a kol. 2009). Houby AM dokážou také účinně zlepšovat strukturu půd s vyšším podílem organického materiálu. Při podílu kompostu mezi 6 a 18 % zjistili Daynes a kol. (2012), že u AM kolonizovaných rostlin *Dodonaea* se významně zvýšil počet vodově stabilních agregátů se oproti nekolonizovaným rostlinám zvýšil. Protože houby AM rychle přenášejí nové fotoasimiláty z hostitele do půdy (Staddon a kol. 2003; Johnson 2008), mohou být užitečné k udržování přiměřeného a stálého podílu organického materiálu v pěstebních substrátech zelených střech.

Agregace půdy zlepšená mykorrhizními houbami zlepšuje kapacitu zadržování vody a vlhkost půdy využitelnou rostlinami. Vlivem na agregaci půdy dokážou houby AM také zlepšovat podmínky pro nemykorrhizní rostliny. Augé a kol. (2004) zjistili, že ne-AM rostliny pěstované v půdách, kde předtím byly rostliny s AM kolonizací také vykazují zlepšení tolerance sucha což dokládala v období dostatku vody i v období sucha jejich schopnost udržovat vyšší vodivost průduchů, umožňující vyšší výměnu plynů. Tento účinek může být významný pro mnoho nemykorrhizních rostlin používaných na zelených střechách.

Kromě mechanického působení hyf ovlivňovaly houby AM agregaci půdy ukládáním organických sloučenin. Jednou z nejlépe prozkoumaných sloučenin je AM mykoprotein glomalin, obtížně rozložitelný hydrofobní glykoprotein produkovaný ve velkém druhu Glomeromycota (Wright a Upadhyaya 1998; Driver a kol. 2005; Gadkar a Rillig 2006). Ukazuje se, že je úzce spojen s fugálními buněčnými stěnami a uvolňuje se do půdy po zestárnutí hyf (Driver a kol. 2005). Role glomalínu v hyfě zůstává spekulativní, i když produkce může záviset na environmentálních stresech, jako jsou nepříznivá teplota, pH a napadení mikroačlenovci (Steinberg a Rillig 2003; Purin a Rillig 2008). Přímé mechanismy nejsou plně objasněné, ale důkazy naznačují vliv glomalínu na agregaci půdy (Wright a kol. 1999; Rillig a Mummey 2006). Několik autorů uvedlo stabilizační účinek glomalínu na agregaci půdy (Wright a Anderson 2000; Rillig 2004; Purin a Rillig 2008; Emran a kol. 2012; Singh 2012). Například Bedini a kol. (2009) poukázali na silnou pozitivní korelaci mezi glomalinem a objemem kořenů rostlin očkovaných dvěma druhy *Glomus*. Extrahovatelný glomalin byl významně vyšší v půdách kolonizovaných rostlin, s hojností stabilních agregátů v kategorii průměru 1 až 2 mm. Glomalin se zřejmě

podílí na tvorbě zbytků působících jako „lepídko“ vázající mikroagregáty na makroagregáty a jako hydrofobní vrstva chránící agregáty před rozdělením hydratací (Rillig 2004). Obtížně rozložitelný glomalin má schopnost dlouhodobé rezidence v půdě (6 až 42 let) (Rillig a kol. 2001) a schopnost dlouhodobé stabilizace půdy. Rillig a Steinberg (2002) zjistili, že produkce glomalinu ve špatně strukturovaných půdách byla sedmkrát větší (průměr velikosti pórů <106 μm) než ve vysoce agregovaných půdách (s velikostí pórů 710–1180 μm) přesto, že délka externích hyf byla o 80 % menší.

Houbové exsudáty jako je glomalin mohou také ovlivňovat sekvestraci uhlíku v půdě, protože obtížně rozložitelný uhlík ukládaný ve stabilních agregátech je méně náchylný k mikrobiální degradaci a bude pomaleji vypouštěn do atmosféry jako CO₂. Sice máme nedostatek informací k době setrvávání uhlíku v substrátech zelených střech, ukazuje se však, že nemykorhizní povaha oblíbených sukulentů (např. mnoha druhů *Sedum*) pravděpodobně limituje jejich vliv na ukládání uhlíku (Getter a kol. 2009; Whittinghill a kol. 2014). Alternativně mají na mykorhize závislé skupiny rostlin potenciál zvyšovat sekvestraci uhlíku v zelených střechách.

Erozní regulace

Dalším výsledkem působení mykorhizních hub na strukturu půdních částic je zvýšení odolnosti půdy proti erozi. Vzdor nedostatku dlouhodobého zkoumání vlivu eroze na zelené střechy je pravděpodobné, že časem dochází ke ztrátám některých substrátů, zvláště na šikmých střechách a střechách s neúplným vegetačním pokrytím. Obecně jsou houby AM užitečné pro omezení vlivu větrné eroze, potvrzení výzkumem však je omezené. Burri a kol. (2011) prováděli ve větrném tunelu experiment k ověření toho, zda mykorhizní kolonizace ovlivní míru eroze kořenových balů druhů *Lolium* a *Anthyllis*. Nekolonizované vzorky druhu *Anthyllis* vykázaly erozní úbytek půdy 38,8 %, u mykorhizních rostlin však jen 14,7 %. Účinky však byly závislé na hostiteli, protože míra eroze u kolonizovaného druhu *Lolium* nebyla podstatně zhoršena.

Na šikmých zelených střechách je třeba brát v úvahu také erozní působení vody. Pěstební média jsou sice koncipována pro extrémně rychlé odvodňování, velké náhlé srážky působí erozi. Výsledky řady výzkumných prací nasvědčují, že houby AM snižují erozi půdy při velkých srážkách (Degens a kol. 1996; Augé 2001; Bearden 2001; Rillig a Mumme 2006; Burri a kol. 2011). Bearden a Petersen (2000) zjistili, že AM kolonizované druhy *Sorghum* zvyšují stabilitu systémů se středním (100–1000 μm) a velkým (>1000 μm) průměrem půdních pórů. V jejich modelu byly za stabilitu velkých pórů odpovědné kořeny rostlin, integritu hyf AM obstarávaly středně velké póry. Udržování pórů je integrální součástí péče o dobrou strukturu půdy, ale projevuje se také v provázání primárních částic

s agregáty jako prevence eroze. Také Degens a kol. (1996) zjistili, že hrubozrný písek byl stabilizován provázáním hyfami AM, a že hyfy jednotlivě prorůstají do půdy, ovíjejí se kolem vícero půdních zrněk a tvoří vodě odolné agregáty bez rhizosféry. Tento typ působení může být s většinou komerčně nabízených substrátů velmi užitečný v prostředí zelených střech vzhledem k hojnosti hrubozrných minerálních agregátů.

Syntéza a závěry

Konstrukce dobrých zelených střech musí vyvážit funkčnost ekosystému (teplotní regulace, svod dešťové vody, biodiverzitu, sekvestraci uhlíku, estetiku a odolnost středy) s náklady vyšší hmotnosti a dlouhodobé údržby. Proto se zájem soustřeďuje na vývoj lehkých součástí, nenáročnou údržbu a efektivní hodnotu. Mykorhizní houby představují nepostradatelného partnera pro velkou většinu rostlin v přírodních podmínkách. Svou užitečností umožňují hostitelským rostlinám odolávat mnoha environmentálním stresům. Na zelených střechách mohou mykorhizní houby zlepšit kondici rostlin a fungování ekosystému díky schopnosti zlepšovat dostupnost vody využíváním půdních pórů, účinně využívat organické materiálové vstupy, omezit obsah živin a nečistot v odtoku dešťové vody, potlačit loužení živin a snížit riziko eroze..

Přes potvrzení mykorhízy v ekosystémech zelených střech (Busch a Lelley 1997; Sutton 2008; Rumble a Gange 2013; John a kol. 2014) není dosud úplně objasněn užitek, který poskytují svým hostitelským rostlinám. Pro 90 % rostlinných čeledí podílejících se na symbióze (Wang a Qiu 2006) může nedostatek mykorhizní očkovací látky v relativně sterilních substrátech zelených střech (John a kol. 2014) znamenat podstatnou překážku integrace do vegetační pestrosti zelených střech. Bez houbových symbiontů mohou mít rostlinné druhy závislé na mykorhize v počátečním období a později například v době sucha nedostatek půdních živin a vody. Mnohé rostliny v suchém prostředí chrání mykorhizní symbionty zlepšením přívodu vody a propojují zóny vyčerpaných živin tvořící se kolem kořenů rostlin (Allen 2009). Vzhledem k nízké vlhkosti půdy a nedostatku živin v systémech zelených střech se snaha o využití rostlinných druhů závislých na mykorhize na surových zelených střechách může ukázat jako neúčinná. Několika výzkumným pracovištím se však podařilo naočkovat zelené střechy houbami AM a ověřit jejich užitečnost pro hostitelské rostliny (Busch a Lelley 1997; Sutton 2008; Young a kol. 2015). Naopak druhy s nízkou závislostí na AM, jako je třeba *Crassulaceae*

uvedené překážky neznají, ale nemohou také využívat potenciál přednosti mykorrhizní symbiózy.

Rozhodně lze konstatovat, že hodnota integrace hub AM do konstrukce zelené střechy představuje nepominutelný krok, protože zelené střechy mohou být osazovány poměrně malou škálou druhů rostlin, které nevyžadují mykorrhizní symbionty. Houby AM nebudou potřeba tam, kde není cílem druhová diverzita a optimalizovaná funkčnost. Není však pravděpodobné, že fungování ekosystému zelených střech lze maximalizovat bez většího počtu druhů rostlin (Lundholm 2015).

Mykorrhizní druhy rostlin lze s úspěchem integrovat do konstrukce zelené střechy pod podmínkou naočkování předem. Young a kol. (2015) zjistili, že toho lze dosáhnout využitím komerční očkovací látky přímou aplikací do rostliny nebo vpravením do substrátu zelené střechy. Molineux a kol. (2014) zjistili, že houbovou biomasu bylo možné zvyšovat aplikací „kompostového čaje“. Ještě přímočařejší techniku použil Sutton (2008), který aby dostal mykorrhizní inokulum do substrátu zelených střech, přidával zeminu sbíranou z pole. Přidávání mykorrhizních hub může být přínosné pro sukulenty zelených střech a druhy jako *Sedum spurium* či *Rhodiola rosea* coby hostitele (John a kol. 2014), zatímco sousední nehostitelské rostliny mohou těžit ze zlepšení kapacity zadržování vody substrátem obsahujícím AM houby (Augé a kol. 2004).

Budoucí výzkum by se měl zaměřit na využití mykorrhizních hub pro zlepšení schopnosti zelených střech plnit klíčové funkce ekosystému jako jsou teplotní regulace a zadržování dešťové vody. Měl by začít další výzkum ekologie půdy, zejména vztahů mezi mikroorganismy rhizosféry a hostitelskými rostlinami. Přestože existují rozsáhlé prameny výzkumu v zemědělských podmínkách, jsou potřebné další práce specifického zaměření na podmínky zelených střech s relevantními výsledky. Je také třeba dále zkoumat diverzitu interakcí rostlin s houbami v přirozeném prostředí, neboť účinky různých mykorrhizních hub na hostitelské rostliny mohou být druhově proměnné. Tato cesta výzkumu může být produktivnější než výzkum malého počtu druhů hub ze škály komerčních mykorrhizních očkovacích látek.

Do potenciálně produktivní výzkumné strategie lze řadit začlenění mykorrhizních hub do přístupů k šablonám stanovišť, kde se perspektivní rostliny pěstují tandemově se svými přirozeně se vyskytujícími mykorrhizními houbami, výzkum schopnosti mykorrhizních hub extrahovat vodu ze substrátů specifických pro zelené střechy a agregátů jako jsou tepelně roztažná břídlíce, rozsah druhů rostlin zaměnitelných v čase na mykorrhizních i nemykorrhizních zelených střechách a metody účinného očkování zelených střech mykorrhizními houbami. Tyto cesty výzkumu pomohou stanovit ekonomický a environmentální potenciál integrace mykorrhizy do systému zelených střech.

Reference

- Agueda B, Parladé J, de Miguel AM, Martínez-Peña F (2006) Characterization and identification of field ectomycorrhizae of *Boletus edulis* and *Cistus ladanifer*. *Mycologia* 98:23–30
- Aitkenhead-Peterson JA, Dvorak BD, Volder A, Stanley NC (2011) Chemistry of growth medium and leachate from green roof systems in south-Central Texas. *Urban Ecosyst* 14:17–33
- Akhmetzhanova AA, Soudzilovskaia NA, Onipchenko VG, Cornwell WK, Agafonov VA, Selivanov IA, Cornelissen JH (2012) A rediscovered treasure: mycorrhizal intensity database for 3000 vascular plant species across the former soviet union: ecological archives e093-059. *Ecology* 93:689–690
- Allen MF (1982) Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizae on water movement through *Bouteloua gracilis* (HBK) lag ex Steud. *New Phytol* 91:191–196
- Allen MF (1991) The ecology of mycorrhizae. Cambridge University Press, Cambridge
- Allen MF (2007) Mycorrhizal fungi: highways for water and nutrients in arid soils. *Vadose Zone J* 6:291–297
- Allen MF (2009) Water relations in the mycorrhizosphere. In: Ulrich Lüttge U, Beyschlag W, Büdel B, Francis D (eds) *Progress in botany*, 1st edn. Springer, Berlin, pp. 257–276
- Allen MF, Crisafulli C, Friese CF, Jeakins SL (1992) Re-formation of mycorrhizal symbioses on mount St Helens, 1980–1990: interactions of rodents and mycorrhizal fungi. *Mycol Res* 96:447–453
- Allen MF, Swenson W, Querejeta JI, Egerton-Warburton LM, Treseder KK (2003) Ecology of mycorrhizae: a conceptual framework for complex interactions among plants and fungi. *Annu Rev Phytopathol* 41:271–303
- Alsop S, Ebbs SD, Battaglia LL, Retzlaff WA (2011) Heavy metals in leachate from simulated green roof systems. *Ecol Eng* 37:1709–1717
- Alsop S, Ebbs S, Retzlaff W (2010) The exchangeability and leachability of metals from select green roof growth substrates. *Urban Ecosyst* 13:91–111
- Ampim PA, Sloan JJ, Cabrera RI, Harp DA, Jaber FH (2010) Green roof growing substrates: types, ingredients, composition and properties. *J Environ Hort* 28:244
- Asghari HR, Chittleborough DJ, Smith FA, Smith SE (2005) Influence of arbuscular mycorrhizal (AM) symbiosis on phosphorus leaching through soil cores. *Plant Soil* 275:181–193
- Aspiras RB, Allen ON, Harris RF, Chesters G (1971) The role of microorganisms in the stabilization of soil aggregates. *Soil Biol Biochem* 3:347–353
- Augé RM (2001) Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* 11:3–42
- Augé RM (2004) Arbuscular mycorrhizae and soil/plant water relations. *Can J Soil Sci* 84:373–381
- Augé RM, Moore JL, Sylvia DM, Cho K (2004) Mycorrhizal promotion of host stomatal conductance in relation to irradiance and temperature. *Mycorrhiza* 14:85–92
- Augé RM, Toler HD, Saxton AM (2015) Arbuscular mycorrhizal symbiosis alters stomatal conductance of host plants more under drought than under amply watered conditions: a meta-analysis. *Mycorrhiza* 25:13–24
- Bago B, Azcon-Aguilar C, Piché Y (1998) Architecture and developmental dynamics of the external mycelium of the arbuscular mycorrhizal fungus *glomus intraradices* grown under monoxenic conditions. *Mycologia* 90:52–62
- Bárzana G, Aroca R, Paz JA, Chaumont F, Martínez-Ballesta MC, Carvajal M, Ruiz-Lozano JM (2012) Arbuscular mycorrhizal symbiosis increases relative apoplastic water flow in roots of the host plant under both well-watered and drought stress conditions. *Ann Bot* 109:1009–1017

- Bates AJ, Sadler JP, Greswell RB, Mackay R (2015) Effects of varying organic matter content on the development of green roof vegetation: a six year experiment. *Ecol Eng* 82:301–310
- Bearden BN (2001) Influence of arbuscular mycorrhizal fungi on soil structure and soil water characteristics of vertisols. *Plant Soil* 229:245–258
- Bearden BN, Petersen L (2000) Influence of arbuscular mycorrhizal fungi on soil structure and aggregate stability of a vertisol. *Plant Soil* 218:173–183
- Beattie D, Berghage R (2004) Green roof media characteristics: the basics. In: Proceedings of the 2nd Greening rooftops for sustainable communities, Portland, USA
- Bécard G, Pfeffer PE (1993) Status of nuclear division in arbuscular mycorrhizal fungi during in vitro development. *Protoplasma* 174:62–68
- Bedini S, Pellegrino E, Avio L, Pellegrini S, Bazzoffi P, Argese E, Giovannetti M (2009) Changes in soil aggregation and glomalin-related soil protein content as affected by the arbuscular mycorrhizal fungal species *Glomus mosseae* and *Glomus intraradices*. *Soil Biol Biochem* 41:1491–1496
- Berndtsson JC (2010) Green roof performance towards management of runoff water quantity and quality: a review. *Ecol Eng* 36:351–360
- Berndtsson JC, Emilsson T, Bengtsson L (2006) The influence of extensive vegetated roofs on runoff water quality. *Sci Total Environ* 355:48–63
- Berndtsson JC, Bengtsson L, Jinno K (2009) Runoff water quality from intensive and extensive vegetated roofs. *Ecol Eng* 35:369–380
- Bever JD, Richardson SC, Lawrence BM, Holmes J, Watson M (2009) Preferential allocation to beneficial symbiont with spatial structure maintains mycorrhizal mutualism. *Ecol Lett* 12:13–21
- Birhane E, Sterck FJ, Fetene M, Bongers F, Kuyper TW (2012) Arbuscular mycorrhizal fungi enhance photosynthesis, water use efficiency, and growth of frankincense seedlings under pulsed water availability conditions. *Oecologia* 169:895–904
- Bonfante P, Genre A, Faccio A, et al. (2000) The *Lotus japonicus* LjSym4 gene is required for the successful symbiotic infection of root epidermal cells. *Mol Plant-Microbe Interact* 13:1109–1120
- Bousselot JM, Klett JE, Koski RD (2011) Moisture content of extensive green roof substrate and growth response of 15 temperate plant species during dry down. *Hortscience* 46:518–522
- Bronick C, Lal R (2005) Soil structure and management: a review. *Geoderma* 124:3–22
- Buffam APDI, Mitchell ME (2015) Nutrient cycling in green roof ecosystems. In: Sutton R (ed) Green roof ecosystems, 1st edn. Springer International Publishing, New York, pp. 107–137
- Burri K, Gromke C, Graf F (2011) Mycorrhizal fungi protect the soil from wind erosion: a wind tunnel study. *Land Degrad Dev* 24:385–392
- Busch E, Lelley JI (1997) Use of endomycorrhizal fungi for plant cultivation on buildings. *Angew Bot* 71:50–53
- Carpenter SR, Caraco NF, Correll DL, Howarth RW, Sharpley AN, Smith VH (1998) Nonpoint pollution of surface waters with phosphorus and nitrogen. *Ecol Appl* 8:559–568
- Chenu C, Stotzky G (2001) Interactions between microorganisms and soil particles: an overview. In: Huang PM, Bollag JM, Senesi N (eds) Interactions between microorganisms and soil particles: impact on the terrestrial ecosystem, 1st edn. Wiley, New York, pp. 3–40
- Clark MJ, Zheng Y (2012) Evaluating fertilizer influence on overwintering survival and growth of *Sedum* species in a fall-installed green roof. *Hortscience* 47:1775–1781
- Clark RB, Zeto SK (2000) Mineral acquisition by arbuscular mycorrhizal plants. *J Plant Nutr* 23:867–902
- Daynes CN, Field DJ, Saleeba JA, Cole MA, McGee PA (2012) Development and stabilisation of soil structure via interactions between organic matter, arbuscular mycorrhizal fungi and plant roots. *Soil Biol Biochem* 57:683–694
- Degens B, Sparling G, Abbott L (1996) Increasing the length of hyphae in a sandy soil increases the amount of water-stable aggregates. *Appl Soil Ecol* 3:149–159
- Del Barrio EP (1998) Analysis of the green roofs cooling potential in buildings. *Energy and Buildings* 27:179–193
- Doubková P, Vlasáková E, Sudová R (2013) Arbuscular mycorrhizal symbiosis alleviates drought stress imposed on *Knautia arvensis* plants in serpentine soil. *Plant Soil* 370:149–161
- Drew E, Murray R, Smith S, Jakobsen I (2003) Beyond the rhizosphere: growth and function of arbuscular mycorrhizal external hyphae in sands of varying pore sizes. *Plant Soil* 251:105–114
- Driver JD, Holben WE, Rillig MC (2005) Characterization of glomalin as a hyphal wall component of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biol Biochem* 37:101–106
- Duan X, Neuman DS, Reiber JM, Green CD, Saxton AM, Augé RM (1996) Mycorrhizal influence on hydraulic and hormonal factors implicated in the control of stomatal conductance during drought. *J Exp Bot* 47:1541–1550
- Egerton-Warburton L, Graham R, Hubbert K (2003) Spatial variability in mycorrhizal hyphae and nutrient and water availability in a soil-weathered bedrock profile. *Plant Soil* 249:331–342
- Emilsson T, Rolf K (2005) Comparison of establishment methods for extensive green roofs in southern Sweden. *Urban For Urban Green* 3:103–111
- Emilsson T, Berndtsson JC, Mattsson JE, Rolf K (2007) Effect of using conventional and controlled release fertiliser on nutrient runoff from various vegetated roof systems. *Ecol Eng* 29:260–271
- Emran M, Gispert M, Pardini G (2012) Patterns of soil organic carbon, glomalin and structural stability in abandoned Mediterranean terraced lands. *Eur J Soil Sci* 63:637–649
- Faber BA, Zasoski RJ, Munns DN, Shackel K (1991) A method for measuring hyphal nutrient and water uptake in mycorrhizal plants. *Can J Bot* 69:87–94
- Facelli E, Smith SE, Facelli JM, Christophersen HM, Andrew Smith F (2010) Underground friends or enemies: model plants help to unravel direct and indirect effects of arbuscular mycorrhizal fungi on plant competition. *New Phytol* 185:1050–1061
- Farrell C, Ang XQ, Rayner JP (2013a) Water-retention additives increase plant available water in green roof substrates. *Ecol Eng* 52:112–118
- Farrell C, Mitchell RE, Szota C, Rayner JP, Williams NSG (2012) Green roofs for hot and dry climates: interacting effects of plant water use, succulence and substrate. *Ecol Eng* 49:270–276
- Farrell C, Szota C, Williams NS, Arndt SK (2013b) High water users can be drought tolerant: using physiological traits for green roof plant selection. *Plant Soil* 372:177–193
- Feng G, Song YC, Li XL, Christie P (2003) Contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to utilization of organic sources of phosphorus by red clover in a calcareous soil. *Appl Soil Ecol* 22:139–148
- Fitter AH (1991) Costs and benefits of mycorrhizas: implications for functioning under natural conditions. *Experientia* 47:350–355
- Friedrich CR (2005) Principles for selecting the proper components for a green roof growing media. In: Proceedings of the 3rd Intl. Green Roof Conf., Washington, USA
- Friese CF, Allen MF (1991) The spread of VA mycorrhizal fungal hyphae in the soil: inoculum types and external hyphal architecture. *Mycologia* 83:409–418
- Gadkar V, Rillig MC (2006) The arbuscular mycorrhizal fungal protein glomalin is a putative homolog of heat shock protein 60. *FEMS Microbiol Lett* 263:93–101
- Gashaw Deressa T, Schenk MK (2008) Contribution of roots and hyphae to phosphorus uptake of mycorrhizal onion (*Allium cepa* L.) - a mechanistic modeling approach. *J Plant Nutr Soil Sci* 171:810–820
- Getter KL, Rowe DB (2006) The role of extensive green roofs in sustainable development. *Hortscience* 41:1276–1285
- Getter KL, Rowe DB, Robertson GP, Cregg BM, Andresen JA (2009) Carbon sequestration potential of extensive green roofs. *Environmental science & technology* 43:7564–7570
- Gobat JM, Aragno M, Matthey W (2004) The living soil: fundamentals of soil science and soil biology. Science Publishers, Enfield

- Goicoechea N, Antolin M, Sánchez-Díaz M (1997) Gas exchange is related to the hormone balance in mycorrhizal or nitrogen-fixing alfalfa subjected to drought. *Physiol Plant* 100:989–997
- Goicoechea N, Merino S, Sánchez-Díaz M (2004) Contribution of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) to the adaptations exhibited by the deciduous shrub *Anthyllis cytisoides* L. Under water deficit. *Physiol Plant* 122:453–464
- Govindarajulu M, Pfeffer PE, Jin H, et al. (2005) Nitrogen transfer in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Nature* 435:819–823
- Graceson A, Hare M, Hall N, Monaghan J (2014) Use of inorganic substrates and composted green waste in growing media for green roofs. *Biosyst Eng* 124:1–7
- Green CD, Stodola A, Augé RM (1998) Transpiration of detached leaves from mycorrhizal and nonmycorrhizal cowpea and rose plants given varying abscisic acid, pH, calcium, and phosphorus. *Mycorrhiza* 8:93–99
- Gregoire BG, Clausen JC (2011) Effect of a modular extensive green roof on stormwater runoff and water quality. *Ecol Eng* 37:963–969
- Hallett PD, Feeney DS, Bengough AG, Rillig MC, Scrimgeour CM, Young IM (2009) Disentangling the impact of AM fungi versus roots on soil structure and water transport. *Plant Soil* 314:183–196
- Hathaway A, Hunt WF, Jennings G (2008) A field study of green roof hydrologic and water quality performance. *Trans ASABE* 51:37–43
- Hetherington AM, Woodward FI (2003) The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature* 424:901–908
- Hildebrandt U, Janetta K, Ouziad F, Renne B, Nawrath K, Bothe H (2001) Arbuscular mycorrhizal colonization of halophytes in Central European salt marshes. *Mycorrhiza* 10:175–183
- Hildebrandt U, Regvar M, Bothe H (2007) Arbuscular mycorrhiza and heavy metal tolerance. *Phytochemistry* 68:139–146
- Hodge A, Fitter AH (2010) Substantial nitrogen acquisition by arbuscular mycorrhizal fungi from organic material has implications for N cycling. *Proc Natl Acad Sci* 107:13754–13759
- Hodge A, Campbell CD, Fitter AH (2001) An arbuscular mycorrhizal fungus accelerates decomposition and acquires nitrogen directly from organic material. *Nature* 413:297–299
- Hubbert K, Beyers J, Graham R (2001) Roles of weathered bedrock and soil in seasonal water relations of *Pinus jeffreyi* and *Arctostaphylos patula*. *Can J For Res* 31:1947–1957
- Janoušková M, Rydlová J, Püschel D, Száková J, Vosátka M (2011) Extraradical mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi radiating from large plants depresses the growth of nearby seedlings in a nutrient deficient substrate. *Mycorrhiza* 21:641–650
- Jastrow J, Miller R, Lussenhop J (1998) Contributions of interacting biological mechanisms to soil aggregate stabilization in restored prairie. *Soil Biol Biochem* 30:905–916
- Johansen A, Jakobsen I, Jensen ES (1992) Hyphal transport of 15 N-labelled nitrogen by a vesicular—arbuscular mycorrhizal fungus and its effect on depletion of inorganic soil N. *New Phytol* 122:281–288
- John J, Lundholm J, Kernaghan G (2014) Colonization of green roof plants by mycorrhizal and root endophytic fungi. *Ecol Eng* 71:651–659
- Johnson D (2008) Resolving uncertainty in the carbon economy of mycorrhizal fungi. *New Phytol* 180:3–5
- Kerley SJ, Read DJ (1995) The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. XVIII. Chitin degradation by *Hymenoscyphus ericae* and transfer of chitin-nitrogen to the host plant. *New Phytol* 131:369–375
- Kernaghan G (2013) Functional diversity and resource partitioning in fungi associated with the fine feeder roots of forest trees. *Symbiosis* 61:113–123
- Klironomos JN (2003) Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecology* 84:2292–2301
- Klironomos JN, McCune J, Hart M, Neville J (2000) The influence of arbuscular mycorrhizae on the relationship between plant diversity and productivity. *Ecol Lett* 3:137–141
- Köhler M, Schmidt M, Grimme FW, Laar M, de Assunção Paiva VL, Tavares S (2002) Green roofs in temperate climates and in the hot-humid tropics—far beyond the aesthetics. *Environ Manag Health* 13:382–391
- Koide RT, Mosse B (2004) A history of research on arbuscular mycorrhiza. *Mycorrhiza* 14:145–163
- Kotsiris G, Nektarios PA, Ntoulas N, Kargas G (2013) An adaptive approach to intensive green roofs in the Mediterranean climatic region. *Urban For Urban Green* 12:380–392
- Kovacic DA, St John TV, Dyer MI (1984) Lack of Vesicular-Arbuscular mycorrhizal inoculum in a ponderosa pine forest. *Ecology* 65:1755–1759
- Larcher W (1996) Physiological plant ecology. *Acta Physiol Plant* 18:183–184
- Leake JR, Read DJ (1990) Chitin as a nitrogen source for mycorrhizal fungi. *Mycol Res* 94:993–995
- Leigh J, Hodge A, Fitter AH (2009) Arbuscular mycorrhizal fungi can transfer substantial amounts of nitrogen to their host plant from organic material. *New Phytol* 181:199–207
- Lundholm JT (2015) Green roof plant species diversity improves ecosystem multifunctionality. *J Appl Ecol* 52:726–734
- Lundholm JT, MacIvor JS, MacDougall Z, Ranalli M (2010) Plant species and functional group combinations affect green roof ecosystem functions. *PLoS One* 5:e9677
- Lützw MV, Kögel-Knabner I, Ekschmitt K, Matzner E, Guggenberger G, Marschner B, Flessa H (2006) Stabilization of organic matter in temperate soils: mechanisms and their relevance under different soil conditions—a review. *Eur J Soil Sci* 57:426–445
- MacIvor JS, Margolis L, Puncher CL, Matthews BJC (2013) Decoupling factors affecting plant diversity and cover on extensive green roofs. *J Environ Manag* 130:297–305
- Marschner H, Dell B (1994) Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant Soil* 159:89–102
- Marulanda A, Azcon R, Ruiz-Lozano JM (2003) Contribution of six arbuscular mycorrhizal fungal isolates to water uptake by *Lactuca sativa* plants under drought stress. *Physiol Plant* 119:526–533
- McGee PA, Baczocho N (1994) Sporocarpic Endogonales and Glomales in the scats of *Rattus* and *Perameles*. *Mycol Res* 98:246–249
- McGuire KL, Payne SG, Palmer MI, et al. (2013) Digging the New York City skyline: soil fungal communities in green roofs and city parks. *PLoS One* 8:e58020
- McGuire KL, Payne SG, Orazi G, Palmer MI (2015) Bacteria and fungi in green roof ecosystems. In: Sutton R (ed) *Green Roof Ecosystems*, 1st edn. Springer International Publishing, pp 175–191
- McIlveen WD, Cole H Jr (1976) Spore dispersal of Endogonaceae by worms, ants, wasps, and birds. *Can J Bot* 54:1486–1489
- Miller R, Jastrow J (1990) Hierarchy of root and mycorrhizal fungal interactions with soil aggregation. *Soil Biol Biochem* 22:579–584
- Miller R, Jastrow J, Reinhardt D (1995) External hyphal production of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in pasture and tallgrass prairie communities. *Oecologia* 103:17–23
- Molineux CJ, Connop SP, Gange AC (2014) Manipulating soil microbial communities in extensive green roof substrates. *Sci Total Environ* 493:632–638
- Molineux CJ, Gange AC, Connop SP, Newport DJ (2015) Are microbial communities in green roof substrates comparable to those in post-industrial sites? - a preliminary study. *Urban Ecosyst* 18:1245–126
- Monterusso MA, Rowe DB, Rugh CL (2005) Establishment and persistence of *Sedum* spp. and native taxa for green roof applications. *HortScience* 40:391–396
- Monterusso MA, Rowe DB, Rugh CL, Russell DK (2002) Runoff water quantity and quality from green roof systems. *Acta Hort* 639:369–376
- Moran AC, Hunt WF, Smith JT (2005) In: Moglen GE (ed) *Green roof hydrologic and water quality performance from two field sites in North Carolina. Managing Watersheds for Human and Natural Impacts: Engineering, Ecological, and Economic Challenges.*

- Williamsburg, USA, July 2005. American Society of Civil Engineers, Williamsburg, pp. 1–12
- Nagase A, Dunnett N (2011) The relationship between percentage of organic matter in substrate and plant growth in extensive green roofs. *Landsc Urban Plan* 103:230–236
- Neumann E, George E (2010) Nutrient uptake: the arbuscular mycorrhiza fungal symbiosis as a plant nutrient acquisition strategy. In: Koltai H, Kapulnik Y (eds) *Arbuscular mycorrhizas: physiology and function*, 2nd edn. Springer, Amsterdam, pp. 136–167
- Newsham KK, Fitter AH, Watkinson AR (1995) Arbuscular mycorrhiza protect an annual grass from root pathogenic fungi in the field. *J Ecol* 83:991–1000
- Nobel PS, Cui M (1992) Hydraulic conductances of the soil, the root-soil air gap, and the root: changes for desert succulents in drying soil. *J Exp Bot* 43:319–326
- O’Dea M (2007) Fungal mitigation of soil erosion following burning in a semi-arid Arizona Savanna. *Geoderma* 138:79–85
- Oberndorfer E, Lundholm JT, Bass B, et al. (2007) Green roofs as urban ecosystems: ecological structures, functions, and services. *Bioscience* 57:823–833
- Olsson PA, Tyler G (2004) Occurrence of non-mycorrhizal plant species in south Swedish rocky habitats is related to exchangeable soil phosphate. *J Ecol* 92:808–815
- Olsson PA, Wilhelmsson P (2000) The growth of external AM fungal mycelium in sand dunes and in experimental systems. *Plant Soil* 226:161–169
- Ouldboukhitine SE, Spolek G, Belarbi R (2014) Impact of plants transpiration, grey and clean water irrigation on the thermal resistance of green roofs. *Ecol Eng* 67:60–66
- Passioura JB (1988) Water transport in and to roots. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 39:245–265
- Paul MJ, Meyer JL (2008) Streams in the urban landscape. *Urban Ecol* 32:207–231
- Pearson J, Jakobsen I (1993) The relative contribution of hyphae and roots to phosphorus uptake by arbuscular mycorrhizal plants, measured by dual labelling with ^{32}P and ^{33}P . *New Phytol* 124:489–494
- Peterson RL, Massicotte HB, Melville LH (2004) *Mycorrhizas: anatomy and cell biology*: Cabi., UK
- Ponder F Jr (1980) Rabbits and grasshoppers: vectors of endomycorrhizal fungi on new coal mine spoil. Research Note, Forest Service, United States Department of Agriculture NC-250
- Purin S, Rillig MC (2008) Immuno-cytochemical localization of glomalin in the mycelium of the arbuscular mycorrhizal fungus *glomus intraradices*. *Soil Biol Biochem* 40:1000–1003
- Raimondo F, Trifilò P, Gullo MAL, Andri S, Savi T, Nardini A (2015) Plant performance on Mediterranean green roofs: interaction of species-specific hydraulic strategies and substrate water relations. *AoB plants* 7: plv007
- Rayner JP, Farrell C, Raynor KJ, Murphy SM, Williams NS (2016) Plant establishment on a green roof under extreme hot and dry conditions: the importance of leaf succulence in plant selection. *Urban For Urban Green* 15:6–14
- Retzlaff W, Ebbs S, Alsup S, Morgan S, Woods E, Jost V, Luckett K (2008) What is that running off my green roof? Proceedings of the Greening rooftops for sustainable communities. Baltimore, MD. In Richardson AE, Barea JM, McNeill AM, Prigent-Combaret C (2009) Acquisition of phosphorus and nitrogen in the rhizosphere and plant growth promotion by microorganisms. *Plant Soil* 321:305–339
- Rillig MC (2004) Arbuscular mycorrhizae, glomalin, and soil aggregation. *Can J Soil Sci* 84:355–363
- Rillig MC, Mummey DL (2006) Mycorrhizas and soil structure. *New Phytol* 171:41–53
- Rillig MC, Steinberg PD (2002) Glomalin production by an arbuscular mycorrhizal fungus: a mechanism of habitat modification? *Soil Biol Biochem* 34:1371–1374
- Rillig MC, Wright SF, Nichols KA, Schmidt WF, Torn MS (2001) Large contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to soil carbon pools in tropical forest soils. *Plant Soil* 233:167–177
- Ruiz-Lozano J, Azcón R (1995) Hyphal contribution to water uptake in mycorrhizal plants as affected by the fungal species and water status. *Physiol Plant* 95:472–478
- Rumble H, Gange AC (2013) Soil microarthropod community dynamics in extensive green roofs. *Ecol Eng* 57:197–204
- Ruth B, Khalvati M, Schmidhalter U (2011) Quantification of mycorrhizal water uptake via high-resolution on-line water content sensors. *Plant Soil* 342:459–468
- Schrader S, Böning M (2006) Soil formation on green roofs and its contribution to urban biodiversity with emphasis on collembolans. *Pedobiologia* 50:347–356
- Schroeder M, Janos D (2005) Plant growth, phosphorus nutrition, and root morphological responses to arbuscular mycorrhizas, phosphorus fertilization, and intraspecific density. *Mycorrhiza* 15:203–216
- Sikes BA, Cottenie K, Klironomos J (2009) Plant and fungal identity determines pathogen protection of plant roots by arbuscular mycorrhizas. *J Ecol* 97:1274–1280
- Singh PK (2012) Role of glomalin related soil protein produced by arbuscular mycorrhizal fungi: a review. *Agric Sci Res J* 2:119–125
- Six J, Bossuyt H, Degryze S, Denef K (2004) A history of research on the link between (micro) aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics. *Soil Tillage Res* 79:7–31
- Smith SE, Read DJ (2008) *Mycorrhizal symbiosis*. Academic press, Cambridge
- Smith SE, Smith FA (2011) Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. *Annu Rev Plant Biol* 62:227–250
- Smith SE, Smith FA (2012) Fresh perspectives on the roles of arbuscular mycorrhizal fungi in plant nutrition and growth. *Mycologia* 104:1–13
- Smith SE, Jakobsen I, Grønland M, Smith FA (2011) Roles of arbuscular mycorrhizas in plant phosphorus nutrition: interactions between pathways of phosphorus uptake in arbuscular mycorrhizal roots have important implications for understanding and manipulating plant phosphorus acquisition. *Plant Physiol* 156:1050–1057
- Staddon PL, Ostle N, Dawson LA, Fitter AH (2003) The speed of soil carbon throughput in an upland grassland is increased by liming. *J Exp Bot* 54:1461–1469
- Starry O, Lea-Cox JD, Kim J, van Iersel MW (2014) Photosynthesis and water use by two *Sedum* species in green roof substrate. *Environ Exp Bot* 107:105–112
- Steinberg PD, Rillig MC (2003) Differential decomposition of arbuscular mycorrhizal fungal hyphae and glomalin. *Soil Biol Biochem* 35:191–194
- Stovin V (2010) The potential of green roofs to manage urban stormwater. *Water Environ J* 24:192–199
- Sutton RK (2008) Media modifications for native plant assemblages on extensive green roofs. Cities Alive Conference, Baltimore, MD. In: Proceedings of Greening Rooftops for Sustainable Communities, Baltimore, Maryland
- Teemusk A, Mander Ü (2007) Rainwater runoff quantity and quality performance from a greenroof: the effects of short-term events. *Ecol Eng* 30:271–277
- Tinker P, Nye P (2000) *Solute movement in the rhizosphere*. Oxford University Press, New York
- Tisdall J (1991) Fungal hyphae and structural stability of soil. *Soil Research* 29:729–743
- Tisdall J, Oades J (1982) Organic matter and water-stable aggregates in soils. *J Soil Sci* 33:141–163
- Tisdall J, Smith S, Rengasamy P (1997) Aggregation of soil by fungal hyphae. *Aust J Soil Res* 35:54–60
- van der Heijden MG (2010) Mycorrhizal fungi reduce nutrient loss from model grassland ecosystems. *Ecology* 91:1163–1171

- van Mechelen C, Thierry D, Martin H (2014) Mediterranean open habitat vegetation offers great potential for extensive green roof design. *Landscape Urban Plan* 121:81–91
- Vaz Monteiro MM, Blanusa T, Verhoef A, Hadley P, Cameron R (2015) Relative importance of transpiration rate and leaf morphological traits for the regulation of leaf temperature. *Aust J Bot* 64:32–44
- Veresoglou SD, Chen B, Rillig MC (2012) Arbuscular mycorrhiza and soil nitrogen cycling. *Soil Biol Biochem* 46:53–62
- Wang B, Qiu YL (2006) Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza* 16:299–363
- Whiteside MD, Digman MA, Gratton E, Treseder KK (2012) Organic nitrogen uptake by arbuscular mycorrhizal fungi in a boreal forest. *Soil Biol Biochem* 55:7–13
- Whittinghill LJ, Rowe DB, Schutzki R, Cregg BM (2014) Quantifying carbon sequestration of various green roof and ornamental landscape systems. *Landscape Urban Plan* 123:41–48
- Williams NS, Rayner JP, Raynor KJ (2010) Green roofs for a wide brown land: opportunities and barriers for rooftop greening in Australia. *Urban For Urban Green* 9:245–251
- Wilson GW, Hartnett DC (1998) Interspecific variation in plant responses to mycorrhizal colonization in tallgrass prairie. *Am J Bot* 85:1732–1738
- Wilson GWT, Hartnett DC, Rice CW (2006) Mycorrhizal-mediated phosphorus transfer between tallgrass prairie plants *Sorghastrum nutans* and *Artemisia ludoviciana*. *Funct Ecol* 20:427–435
- Wilson GW, Rice CW, Rillig MC, Springer A, Hartnett DC (2009) Soil aggregation and carbon sequestration are tightly correlated with the abundance of arbuscular mycorrhizal fungi: results from long-term field experiments. *Ecol Lett* 12:452–461
- Wright S, Anderson R (2000) Aggregate stability and glomalin in alternative crop rotations for the central Great Plains. *Biol Fertil Soils* 31:249–253
- Wright S, Upadhyaya A (1998) A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil* 198:97–107
- Wright S, Starr J, Paltineanu I (1999) Changes in aggregate stability and concentration of glomalin during tillage management transition. *Soil Sci Soc Am J* 63:1825–1829
- Wu QS, Xia RX (2006) Arbuscular mycorrhizal fungi influence growth, osmotic adjustment and photosynthesis of citrus under well-watered and water stress conditions. *J Plant Physiol* 163:417–425
- Young T, Cameron DD, Sorrill J, Edwards T, Phoenix G (2014) Importance of different components of green roof substrate on plant growth and physiological performance. *Urban For Urban Green* 13:507–516
- Young T, Cameron DD, Phoenix GK (2015) Using AMF inoculum to improve the nutritional status of *Prunella vulgaris* plants in green roof substrate during establishment. *Urban For Urban Green* 14:959–967

