

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích**  
**Přírodovědecká fakulta**

# **Vliv managementu lesa po kůrovcovém žíru na společenstvo ektomykorhizních hub**

Bakalářská práce

**Sára Švehlová**

Školitel: RNDr. Michal Choma, Ph.D.

České Budějovice 2021

Švehlová, S., 2021: Vliv managementu lesa po kůrovcovém žíru na společenstvo ektomykorhizních hub [Effect of forest management after bark beetle outbreak on the community of ectomycorrhizal fungi, Bc. Thesis in Czech] – 39 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace: Bakalářská práce se zaměřuje na problematiku složení společenstva ektomykorhizních hub v závislosti na managementu smrkového lesa (bezzásahový a holosečné kácení s umělou obnovou) po kůrovcovém žíru. Práce je složena ze dvou částí, z literární rešerše a z návrhu vlastního vědeckého projektu.

Annotation: The bachelor's thesis focuses on the issue of ectomycorrhizal fungi community composition depending on contrasting forest management practice (non-intervention and clear-cut with artificial regeneration) in bark beetle disturbed areas. This thesis is composed of two parts, a literature review, and a scientific project proposal.

Prohlašuji, že jsem autorem této kvalifikační práce a že jsem ji vypracovala pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu použitých zdrojů.

V Českých Budějovicích, dne 13. dubna 2021

Sava Šiml

## **Poděkování:**

Velice děkuji mému vedoucímu bakalářské práce RNDr. Michalu Chomovi, Ph.D. za odborné vedení a poskytnutí cenných rad a informací při zpracování bakalářské práce. Také bych mu tímto chtěla poděkovat za čas, který mi vždy byl ochoten věnovat. Mé další poděkování patří Mgr. Martině Vašutové, Ph.D. za poskytnutí cenné konzultace při přípravě metodiky projektu. V neposlední řadě děkuji mé rodině a přátelům za podporu a trpělivost.

## Obsah

1	Úvod.....	2
2	Literární Rešerše .....	3
2.1	Houby v lesních půdách.....	3
2.2	Ektomykorhizní symbióza .....	5
2.2.1	Význam ektomykorhizní symbiózy.....	7
2.2.2	Význam ektomykorhizní symbiózy v lesních půdách.....	8
2.2.3	Interakce s rostlinou .....	9
2.2.4	Zpřístupňování živin a rozklad organické hmoty.....	9
2.2.5	Imobilizace živin a sekvestrace C .....	10
2.2.6	Interakce s mikrobiomem.....	10
2.2.7	Monitorování ECM hub v půdě.....	11
2.3	Smrkové lesy.....	14
2.3.1	Větrné disturbance.....	15
2.3.2	Kůrovcové disturbance.....	15
2.3.3	Managment lesa.....	16
2.3.4	Vliv kůrovcové kalamity a následného managementu na půdu .....	18
2.3.5	Vliv kůrovcových kalamit a holosečného kácení na ECM houby .....	19
3	Projektová část .....	22
3.1	Úvod.....	22
3.2	Cíle a Hypotézy .....	22
3.3	Materiály a metody .....	23
3.4	Časový harmonogram projektu.....	26
3.5	Finanční rozpočet projektu .....	27
3.6	Závěr .....	28
4	Seznam Literatury .....	29

## 1 Úvod

Větrné a kůrovcové disturbance jsou v ekosystémech smrkových lesů považovány za přirozený faktor, který ovlivňuje obnovu lesa, biodiverzitu, koloběh živin aj. (Janda et al., 2017, Čada et. al., 2016). Tyto disturbance zpravidla vedou k velkoplošnému odumírání stromů, které tvoří symbiotický vztah s ektomykorhizními (ECM) houbami. ECM houby jsou napojeny na kořínky rostlin a pomáhají rozšířit jejich rozsah. Tato symbióza zajišťuje pro rostliny lepší přísun vody a minerálních látek, což vede ke zvýšení zásobení živinami a následnému zvýšení primární produkce. ECM houby jsou na této symbióze také do značné míry závislé, jelikož rostlinné asimiláty, které dostávají od fykobionta výměnou za živiny (dusík, fosfor, hořčík atd.) jsou jejich jediným a hlavním zdrojem uhlíku a energie (Gryndler, 2004).

Pokud dojde k odumření stromů (vlivem disturbancí), ovlivní to celé společenstvo ECM hub (jejich množství, diverzitu aj.). Tím se mohou narušit jednotlivé procesy, které ECM houby zajišťují (transport živin, vody, rozšiřování dosahu kořenů, imobilizace živin atd.), což může způsobit změny ve fungování ekosystému lesa. Dá se předpokládat, že reakce společenstva ECM hub na disturbance je dále ovlivněna způsobem managementu, který se na disturbovaných plochách využije. Holosečné kácení vede v porovnání s bezzásahovým režimem k erozi, ke ztrátě živin, přehřívání půd, poškození přeživší vegetace atd. V důsledku toho se dá tedy předpokládat, že nevhodné lesnické zásahy ještě více prohloubí negativní vlivy disturbancí na ECM houby a tím pádem ovlivní fungování celého ekosystému (Veselá et.al., 2019, Štursová et. al., 2014, Čada et. al., 2016)

Cílem této bakalářské práce je poskytnout přehled současného poznání v oblasti vlivu managementu smrkového lesa po disturbance žírem kůrovce na společenstva ektomykorhizních hub a navrhnout výzkumný projekt, který se bude zabývat porovnáním dynamiky zotavení ektomykorhizního společenstva v lesích, které byly po odumření vystaveny zásahovému nebo bezzásahovému managementu.

## 2 Literární Rešerše

### 2.1 Houby v lesních půdách

Houby (Fungi) jsou nedílnou součástí půdy a jejich aktivita ovlivňuje fungování celého ekosystému. Jsou to nepostradatelní rozkladači organické hmoty (jako jediné mají schopnost rozkládat lignin), účastní se symbiotických vztahů (lišejníky, mykorhiza) a v neposlední řadě mezi houbami nalezneme patogenní zástupce parazitující na ostatních organismech (Baldrian 2017, Uroz et.al., 2016).

Většina hub je mnohobuněčná a tvoří hyfy (s výjimkou například kvasinek ze třídy Saccharomycetes; Watkinson et al., 2016). Z hyf vzniká nejdůležitější část houbového organismu – mycelium. Mycelium (podhoubí) je základní vegetativní orgán houby, kterým houba prorůstá půdu, přijímá vodu a živiny a komunikuje s okolním prostředím. Mycelium vzniká růstem apikálních špiček hyf ze spor a následným bohatým bočním větvením hyf (Islam et al., 2017). Takto zhuštěné a rozvětvené hyfy tvoří kolonie. Hustota a délka kolonií se liší v závislosti na způsobu výživy, vnějších fyziologických podmínkách a druhu houby. Pokud je prostředí bohaté na živiny, tak se bude mycelium bohatě větvit, aby zaujalo co největší plochu a aby co nejlépe využilo dostupné zdroje. Naopak pokud je prostředí chudé na živiny, tak budou hyfy využívat co nejvíce prodlužovací růst, aby mohly „dosáhnout“ do prostředí s více živinami. Členitá a propojená síť hyf je nejdůležitější vlastnost, která houbě umožňuje rychlou a efektivní interakci s prostředím (Bebber et al., 2007).

Mycelia hub mohou vytvářet další orgány se specifickými funkcemi. Rhizomorfy jsou hustě spletené provazce mycelia, které slouží k transportu látek na dlouhé vzdálenosti. Sklerocia jsou nahromaděné hyfy ve ztvrdlém myceliu, které obsahují rezervy zásobních látek (Watkinson et al., 2016). Plodnice, které většinou vyrůstají z mycelia nad povrch půdy slouží k tvorbě výtrusů, tedy k rozmnožování. Ovšem existují také houby, které mají plodnice ukryté v půdě – jedná se zejména o druhy vřekovýtrusných hub, které jsou známy jako lanýže či jelenky.

Houby jsou heterotrofní organismy, které jako zdroj uhlíku (C) a energie využívají organické látky rostlinného či živočišného původu. Velká skupina hub využívá saprotrofní způsob výživy. Pro tyto houby je typické, že rostou na mrtvé organické hmotě (spadlé stromy, suché listy, mrtvá těla živočichů aj.) a podílejí se tak na rozkladu organické hmoty a tvorbě odumřelé mikrobiální biomasy (Hou et.al., 2012). V půdě je jen malé množství jednoduchých nízkomolekulárních látek a většina C se vyskytuje ve formě složitějších látek, jako jsou například celulóza, hemicelulóza a lignin a tyto polymery slouží jako hlavní zdroj C a energie pro saprotrofní houby i jiné mikroorganismy (Baldrian & Valášková, 2008). Hyfy hub

produkují do prostředí enzymy a organické kyseliny, které jsou schopny rozkládat složité látky obsažené v půdě (cukry, škrob, lignin, bílkoviny, tuky, celulózu, aj.) na jednodušší látky, které je houba schopna přijmout (Baldrian & Valášková, 2008).

Celulóza je nejrozšířenější organickou sloučeninou na zemi, jelikož se jedná o základní stavební látku rostlinných primárních buněčných stěn (Dhawan et.al., 2007). Celulóza je složená především z beta-D-glukózy. Tyto jednotlivé molekuly glukózy jsou spojeny glykosidovou vazbou do dlouhých nevětvených řetězců, které jsou nerozpustné ve vodě. Rozklad celulózy může probíhat za aerobních i anaerobních podmínek a k rozkladu přispívají především extracelulární celulózy (enzymy, které degradují celulózu na glukózu; Den Haan et. an., 2007). Existují tři základní typy celuláz, které se liší dle funkce rozkládat celulózu. Prvním typem jsou endoglukanázy, které náhodně štěpí glykosidické vazby v celulózovém vláknu. Druhým typem jsou celobiosidázy, které odštěpují celobiózu (disacharid tvořený dvěma jednotkami glukózy). Posledním typem jsou glukosidázy, které hydrolyzují rozklad celobiózy na molekulu glukózy a alkohol (Edwards et al., 2008).

Hemicelulóza je souhrnný název pro polysacharidy (kromě škrobu), nacházející se společně s celulózou v buněčné stěně rostlin. Jen v některých případech ke štěpení hemicelulózy mohou přispívat některé endoglukanázy, které se podílejí i na rozkladu celulózy. V hemicelulóze se totiž vyskytují i xylany, které mohou být rozloženy pouze specializovanými enzymy – endoxylanázami (Yuan et al., 2015).

Celulózy a hemicelulózy se vyskytují převážně v lignocelulózovém komplexu, který je možný rozložit jen za přítomnosti ligninolytických enzymů. Lignindegradující enzymy tedy uvolňují celulózu a hemicelulózu do půdy souběžně se štěpením ligninu. Lignin je heterogenní polymer, který se vyskytuje v sekundární buněčné stěně rostlin. Základní stavební jednotkou ligninu jsou deriváty fenyl propanu, které jsou vázány etherovými vazbami (nebo vazbami mezi dvěma atomy C) do trojrozměrných struktur. Lignin, na rozdíl od celulózy, nemá jednoduchou a pravidelnou vazbu, proto ho dokážou rozštěpit jen specializované enzymy, jejichž produkce jsou schopny jen některé organismy (Bugg et al., 2011). Enzymy, které jsou schopné štěpit lignin, nejsou hydrolytického charakteru, ale oxidativního charakteru a patří do oxidoreduktáz (Kirk & Cullen, 1998). Jedná se zejména o peroxidázy, lakázy a enzymy produkující vodík. Průběh rozkladu ligninu lze uspořádat do třech kategorií. Nejprve se musejí vytvořit volné radikály, které napomáhají k oxidaci ligninu. Volné radikály jsou vytvářeny například pomocí mangan peroxidázy. Poté mohou být menší fragmenty ligninu štěpeny dále lakázou, nebo se mohou podílet na dalším štěpení ligninu (Kirk & Cullen, 1998). Produkce ligninodegradujících enzymů se dá považovat za ojedinělou schopnost, která se vyskytuje

pouze u basidicomycetních hub (Šušla & Svobodová, 2006). Poměrně velké množství (až 90 %) dřevo-rozkládajících basidicomycetních hub jsou také označovány jako houby bílé hniloby, což je odvozeno od vzhledu dřeva, když dojde k jeho napadení (Šušla & Svobodová, 2006, Hatakka & Hammel 2010, Rytioja et al. 2014). Je to dáno tím, že houby bílé hniloby nejprve spotřebují tmavý lignin ze dřeva a na takto napadeném dřevě poté zůstává bílý vláknitý materiál, který je tvořen zejména celulózą.

Vedle saprotrofního způsobu života existují i jiné strategie, díky kterým houby získávají přístup k organickému C – parazitismus a symbióza. Klasická definice popisuje parazitismus hub jako vztah mezi houbou a jiným organismem (rostlinou, živočichem nebo jinou houbou), kdy houba parazituje na svém hostiteli a jen „bere“ a nic nedává (Badet et.al., 2017). Jedná se tedy o jednostranný vztah, kdy hostitel ztrácí svou fitness, biologickou zdatnost, na úkor parazita. Parazitismus u hub jde dále rozdělit na dvě kategorie, podle způsobu získávání živin od hostitele – nekrotrofní a biotrofní (Deacon, 2006). U nekrotrofních druhů hub dochází nejprve k tomu, že houba svého hostitele usmrtí (toxiny, enzymy, aj.) a až poté z něj čerpá živiny. Mezi nekrotrofní houby patří například voskovička jasanová (*Hymenoscyphus fraxineus*; Queloz et.al., 2011). Naopak biotrofní parazité se živí z živých tkání hostitele a jsou pro ně typické hostitelské specializace (vazba na konkrétní druh/rod hostitele). Mezi biotrofní houby patří zejména padlí (Erysiphales), či rzi (Pucciniales; Mieslerová et al., 2015).

Další životní strategií je mutualistický vztah mezi dvěma organismy. Jedná se o vzájemnou interakci obou partnerů, která je pro oba prospěšná. Může se jednat například o lichenismus. Lichenismus zajišťuje vztah mezi houbou (mykobiontem) a řasou nebo sinicí (fotobiont). Tento vztah je popisován jako partnerský a stálý, jelikož se nejedná o jednostranný vztah. Fotobiont dodává asimiláty svému partnerovi a mykobiont zajišťuje zdroj vody a minerálních látek (Watkinson et al., 2016). Ovšem daleko rozšířenější a pro fungování ekosystémů důležitější je mutualistický vztah houbových organismů a rostlin – mykorhiza.

## **2.2 Ektomykorhizní symbióza**

Mykorhiza je oboustranně prospěšný vztah mezi houbou (mykobiont) a cévnatou rostlinou (fykobiont). Mykorhizní houby patří mezi houby stopkovýtrusné (Basidiomycetes), vřekovýtrusné (Ascomycetes) a Glomeromycota, které tvoří především arbuskulární mykorhizu. (Gryndler et.al., 2004). Houby poskytují hostitelským rostlinám lepší přístup k minerálním živinám i vodě, a na oplátku od rostlin získávají uhlíkaté látky (Smith & Read, 2008). I když se tento vztah bere jako oboustranně prospěšný, je lepší ho popisovat jako



dynamický. Za určitých podmínek prostředí může dojít k tomu, že jeden z partnerů se začne chovat jako parazit a poruší se oboustranná rovnováha mezi houbou a rostlinou (Honrubia M., 2009).

Existuje několik typů mykorhizní symbiózy. Endomykorhizní symbióza (kam patří arbuskulární, erikoidní a orchideoidní mykorhizní symbióza) je charakteristická tím, že mykobiont proniká do vnitřního prostoru buněk hostitelova kořene. Dalším typem je ektomykorhizní symbióza, která je naopak charakteristická tím, že se mykobiont nachází pouze v mezibuněčných (intercelulárních) prostorech (Gryndler et.al., 2004).

Arbuskulární mykorrhizní symbióza (AM) je typ endomykorrhizy, kde hyfy hub pronikají do buněk kořenů cévnatých rostlin. Arbuskulární mykorrhiza vytváří pouze zástupci divize Glomeromycota (Piliarová et.al., 2019). Arbuskulární mykorrhiza je nejrozšířenějším typem mykorrhizy na Zemi, vyskytuje se asi u 95 % druhů cévnatých rostlin. Mycelium u arbuskulárních mykorrhizních hub je cenocytické (nepřehrádkované) a celé je tvořeno jen jednou trubicovitou buňkou (Gryndler et.al., 2004). Arbuskulární houby musejí nejprve proniknout do buněk kořenové kůry, kde následně tvoří arbuskuly a vesikuly. Tyto dva orgány jsou rozděleny dle své funkce. Arbuskuly zajišťují intenzivní výměnu živin mezi fykobiontem a mykobiontem a vesikuly zajišťují zásobní funkci (Piliarová et.al., 2019).

Erikoidní mykorrhizní symbióza je také, stejně jako arbuskulární, endomykorhizním typem (Leopold, D. R., 2016). Erikoidní mykorrhizní symbióza se vyskytuje zejména u rostlin, které patří do řádu vřesovcotvarých (Ericales; Perotto et.al., 2018). Kořínky erikoidních rostlin (hair roots) jsou charakteristickou anatomickou strukturou u erikoidní mykorrhizy. Erikoidní houby (některé druhy *Hymenoscyphus*, většina druhů rodu *Oidiodendron* a řada askomycetů z řádu Leotiales (Chambers et al. 2000) mechanicky napadají tyto kořínky a poté uvnitř buněk kořenů tvoří klubky a smyčky (Leopold, D. R., 2016). Tyto dva jednoduché orgány slouží jako místo, kde si fykobiont a mykobiont vyměňují živiny a informace. Erikoidně mykorrhizní houby jsou částečně saprotrofní, proto mohou žít (10-20 let) v půdě i saprotrofně, pokud nenaleznou vhodného hostitele (Bergero et al., 2003).

Dalším endomykorrhizním typem je orchideoidní mykorrhizní symbióza. Je typická pro čeleď vstavačovitých (Orchidaceae) a houby, které s rostlinami tvoří symbiózu jsou většinou ze stopkovýtrusných (Basidiomycota). Tento typ mykorrhizní symbiocy je označován jako endotrofní, neboť jsou rostliny zcela adaptované a závislé na mykobiontu.

Posledním a v temperátních a boreálních lesích nejvýznamnějším typem mykorrhiz je ektomykorhizní symbióza. Tento druh symbiocy mezi rostlinou a houbou se liší od

předchozích typů mykorhiz zejména tím, že se jedná o ektotrofní mykorrhizu (houba tedy nevniká přímo do rostlinných buněk).

### 2.2.1 Význam ektomykorhizní symbiózy

Hyfy ektomykorhizních (ECM) hub na povrchu kořinek rostlin vytvářejí hyfový plášť, z něj dále pronikají do pokožky a primární kůry rostlin, čímž vytvářejí útvar označovaný jako Hartigova síť (Schrey et al., 2005). Hartigova síť umožňuje vzájemný kontakt mezi houbou a rostlinou, kde dochází k přenosu látek mezi partnery. Hartigova síť také houbě slouží jako zásobárna živin. (Smith & Read, 2008).

Hyfy rostoucí směrem od kořinek rostlin do půdy vytvářejí mimokořenové mycelium (Smith & Read, 2008). Mimokořenové mycelium je nejdůležitější funkční částí ektomykorhizní symbiózy (Taylor et.al. 2005). Jeho funkcí je získat a transportovat vodu a živiny z míst vzdálenějších od kořinek rostlin a následně je přepravit buď směrem k rostlině, nebo do jiných částí houbového mycelia, kde jsou konkrétní živiny potřeba. Mycelium je morfologicky a funkčně odlišné a specifické u různých druhů hub (Smith & Read, 2008).

Podle struktury mimokořenového mycelia jako například množství hyf, schopnost tvořit rhizomorfní provazce a jejich vlastností (např. hydrofobní vs. hydrofilní) lze ECM druhy rozdělit do tzv. exploračních typů. Podle Agerera (2001) odlišujeme pět hlavních exploračních typů: *contact type*, *short-distance*, *medium-distance fringe*, *medium-distance mat*, *medium-distance smooth a long-distance* (Obr. 1). Nediferencované hyfy a rhizomorfy mají vlastní specifickou úlohu v ekologii (Smith & Read, 2008) a na základě toho se předpokládá, že ECM houby se stejným exploračním typem mají velice podobnou strategii v získávání živin (Agerer, 2001).

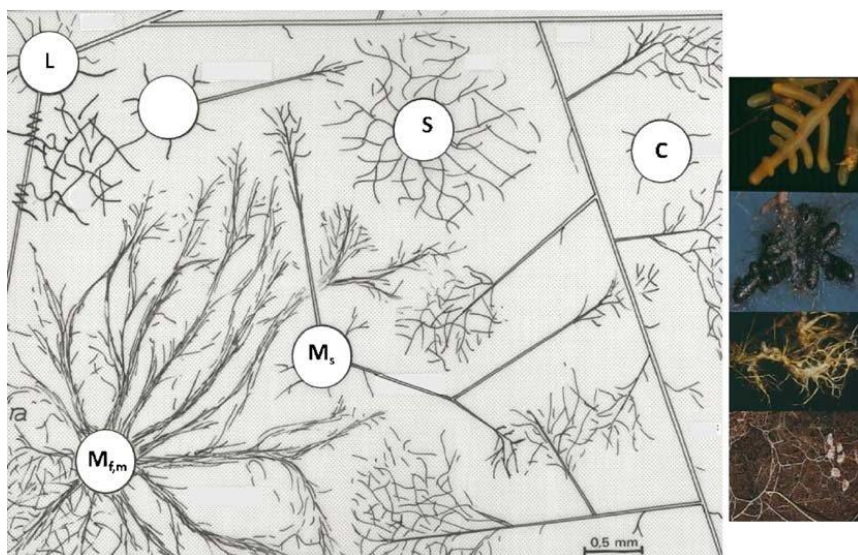
První dva explorační typy (*contact type* a *short-distance*) tvoří rhizomorfy a tím pádem mají jen krátký dosah od kořene do půdy díky nediferencovaným hyfám. *Contact type* (kontaktní typ) má hladký plášť a malé množství hyf, které jsou v těsném kontaktu se substrátem. Vyskytuje se např. u rodů holubinka, ryzec, vatička a lanýž (Agerer, 2001). Explorační typ *short-distance* tvoří kolem kořenu rostliny obal houbových hyf, které dosahují délky několika milimetrů. Vyskytuje se u rodů vatiček, sluk, jelenek a lanýžů.

Explorační typ *medium-distance* lze rozdělit do tří podskupin, podle bližší specifikace rhizomorfů (anglické označení lze volně přeložit na: trásnitý, polštářovitý a hladký podtyp). První podskupina je označována jako *fringe* (trásnitý) díky tomu, že hyfy jsou shluknuty do vějíře. Rhizomorfy jsou hydrofobní po celé své délce a zároveň se bohatě větví. Charakteristický rod pro tuto podskupinu je pavučinec. Další podskupina je označována jako

*mat* (polštářovitý) a pro ni je charakteristická loupavka. Od podskupiny *fringe* se liší zejména tím, že má nediferencované rhizomorfy. Poslední podskupina je *smooth* (hladký). Má nediferencované hydrofilní rhizomorfy, hladký plášť a hyfy, které se bočně větví. Je typická pro čeled' slíd'ákovitých.

Poslední explorační typ je typ *long-distance*. U něj najdeme hyfy, které dosahují délky i několika desítek centimetrů. Má dlouhé rhizomorfy, které jsou hydrofobní. Tento typ lze najít u hřibovitých hub.

Explorační částečně odpovídají tomu, jakou funkci mají dané druhy ECM hub v celém ekosystému a zároveň s tím, jaké prostředí preferují. V živinami bohatých podmínkách, např. mladých fázích vývoje lesa (kde ještě není zapojen porost) jsou rozšířené kratší explorační typy (Mason et al., 1983). Jedná se zpravidla o tzv. nitrofilní druhy (Lileskov et.al., 2011), které vytvářejí méně rozsáhlá mycelia, a tudíž mají menší nároky na obsah C. Naopak ve starých fázích vývoje lesa převládají tzv. nitrofóbní druhy, mezi které patří např. pavučince (Lileskov et.al., 2011). Nitrofóbní druhy jsou efektivnější v získávání málo dostupných živin a tím pádem mají vysoké nároky na obsah C v půdě. Celý tento koncept je zjednodušený, jelikož podmínky k těmto předpokladům jsou mnohem komplexnější, a proto se tato problematika musí dále studovat (Peay et.al., 2011).



Obrázek 1: Schéma exploračních typů (contact (C), short-distance (S), medium-distance smooth (M<sub>s</sub>), medium distance fringe or mat (M<sub>f,m</sub>) a long-distance (L)).

## 2.2.2 Význam ektomykorhizní symbiózy v lesních půdách

Mykorhizní houby byly již v minulosti často studovány jako významný mutualistický partner dřevin, ovšem postupný směr zkoumání se obracel spíše na individuální výhody, které ektomykorhizní symbióza přináší svým hostitelům (Smith & Read, 2010). V současnosti je kladen stále větší význam na pochopení toho, jak se ECM houby podílejí na rozkladu

organické hmoty v půdě a dalších procesech. Ektomykorhizní symbióza je dominantní formou mykorhizy a podstatnou částí mikrobiální biomasy v půdě zejména v boreálních a temperátních lesích na půdách s nízkým obsahem dusíku, který je vázán převážně v organické hmotě. Důležitou roli hraje i rozklad opadu, který ovlivňuje celý ekosystém – jeho produktivitu, rychlost kolonizace houby na rostlině, ztráty živin z ekosystému atd. (Gryndler, 2004, Watkinson et. al., 2015).

### 2.2.3 Interakce s rostlinou

Hlavní význam ektomykorhizních hub v interakci s rostlinou spočívá v kumulaci a následném přenosu živin od houby k rostlině. Na rozdíl od hub, rostliny mají k živinám omezený přístup. Dokážou zpracovat jen volné a okamžitě dostupné formy živin, které jsou navíc v lesních půdách uloženy zpravidla v organické hmotě, odkud je sama rostlina nemůže získat (Lindahl & Tunlid 2015). Mykobiont tedy zajišťuje fykobiontu dosah, transport a získávání zdrojů.

Některé mykorhizní houby také dokážou vyrábět růstové hormony (auxiny, cytokininy aj.) a dodávat je hostitelské rostlině. Díky těmto fytohormonům dochází k morfologickým změnám kořene, a tudíž ke zlepšení vzájemného transportu látek mezi fykobiontem a mykobiontem (Tesařová et. al, 2000).

Další významná funkce ECM hub je ochrana kořenového systému hostitelské rostliny před infekcemi či predátory. ECM houby také zvyšují obecnou toleranci vůči abiotickým stresům (nízké teploty, sucho, výkyvy pH aj.; Mejstřík, 1988, Baláž, 1996, Varma, Hock, 1999).

ECM houby mohou také hrát významnou roli pro uchycení nových semenáčků v prostředí chudém na živiny (Lapeyrie & Chilvers 1985). ECM houby začínají kolonizovat semenáčky hned po jejich vyklíčení a tím pádem ihned znásobí dosah jejich kořenů, což je pro mladé semenáčky příznivé. Pokud dojde ke kolonizaci ECM hub, semenáčky stromů jsou zároveň propojeny a mohou být podpořeny dospělými stromy v jejich blízkosti (Peay et.al., 2011, Liang et.al., 2020). Kolonizace semenáčků ECM houbami je jedním z klíčových předpokladů pro jejich úspěšné uchycení (Hatch, 1936).

### 2.2.4 Zpřístupňování živin a rozklad organické hmoty

ECM houby se během evoluce vyvinuly ze saprotrofičtých předchůdců několikrát nezávisle na sobě, a z toho důvodu je mnoho ECM druhů schopno produkovat enzymy umožňující rozklad komplexní organické hmoty (např. celulólytické a lignolytické; Andlar et.al., 2018). Nicméně enzymatická výbava je mezi jednotlivými druhy ECM vysoce variabilní, jelikož

saprotrofické linie hub, které daly vzniknout novým ECM skupinám, měly samy o sobě různou enzymatickou výbavu (Tedersoo & Smith, 2013). Navíc postupem času docházelo u některých linií ECM hub k vymizení genů kódujících tyto enzymy z genomu. Na základě toho mají různé taxony ECM hub širokou škálu různě diferenciované a specializované enzymatické aktivity (Lindahl a Tunlid, 2015) a tak mezi ECM houbami nalezneme druhy, které ligninocelulotické enzymy zcela postrádají, např. houby druhu *Amanita* (Wolfe et.al., 2012) a zároveň takové, které mají vysoký potenciál enzymaticky štěpit lignin, např. *Tylospora fibrillosa*, *Phanerochaete chrysosporium*, *Pisolithus albus* aj. (Chen et.al., 2001).

### 2.2.5 Imobilizace živin a sekvestrace C

Půda je obrovským zásobníkem uhlíku (několikanásobně překračuje množství uhlíku v atmosféře). Clemmensen et al. (2013) uvádí, že nejméně polovina uhlíku v organické hmotě v boreálních lesích pochází původem z kořenů a hub. ECM houby získávají až 20-25 % uhlíku z čisté primární produkce (Hobbie, 2006). Mycelium ECM hub tvoří podstatnou část půdní mikrobiální biomasy a jejich pozůstatky velkou měrou přispívají k tvorbě stabilní organické hmoty (Högberg et.al., 2002), což z nich tvoří významnou součást sekvestrace uhlíku v půdě (Fernandez et.al., 2016, Zak et.al., 2019). ECM houby ale na druhou stranu mohou díky aktivnímu rozkladu organické hmoty přispívat ke snižování množství C uloženého v SOM. Přestože SOM pravděpodobně nevyužívají jako zdroj energie a C a spíše si jeho rozkladem zpřístupňují minerální živiny (Lindahl & Tunlid, 2015, Zak et.al., 2019), jejich činností může docházet ke snížení množství SOM a uvolňování uloženého C.

ECM jsou efektivní v imobilizaci živin, které jsou v půdě volně dostupné nebo byly jejich činností zpřístupněny (Cairney, 2011). Jejich biomasa je tak důležitá nejen pro sekvestraci C, ale i pro zadržování minerálních živin v ekosystému (Blaško et.al., 2013).

### 2.2.6 Interakce s mikrobiomem

Ektomykorhizní houby mění fyzikálně-chemické a biologické podmínky v bezprostřední blízkosti mykorrhizních kořenů a extraradikálního mycelia. Toto prostředí se nazývá ektomykorrhizosféra. Kořeny rostlin a na ně napojené mycelium působí jako zdroj organického uhlíku a to způsobuje, že se populační hustota mikroorganismů je mnohonásobně vyšší v ektomykorrhizosféře než ve volné půdě (Hinsinger, 1998). Zároveň kořeny vylučují ionty, což způsobuje změny pH v půdě a zároveň přijímají nebo uvolňují O<sub>2</sub>, což mění redoxní potenciál (Marschner et al., 1991). Z fyzikálního hlediska ektomykorrhizosféra zlepšuje agregaci půd a tím upravuje i strukturu půdy ve srovnání s rhizosférou (Schreiner & Bethlenfalvay, 1995). ECM houby aktivně mění množství a složení látek exudovaných do

okolní půdy, které je odlišné od nekolonizovaných kořenů (Rygiewicz et.al., 1994). Tato modifikace půdního prostředí se nazývá „ektomykorhizní efekt“ (Linderman, 1988). Díky němu se složení mikrobiomu ektomykorhizosféry výrazně liší od mikrobiálního společenstva volné půdy i rhizosféry neektomykorhizních kořenů (Uroz et.al., 2007). Složení mikrobiálního společenstva v ektomykorhizosféře může záviset na druhu ECM houby (Izumi et.al., 2011).

Přítomnost ECM hub v půdě ovlivňuje ostatní organismy. Klasickým příkladem je tzv. „Gadgil effect“ (Fernandez et.al., 2016), který popisuje interakci ECM se saprotrofními mikroorganismy: pokud jsou v půdě přítomny ECM houby, tak je dekompozice (tedy aktivita saprotrofofů) nižší a naopak (Fernandez et.al., 2016). Podstata tohoto efektu ještě nebyla plně pochopena a existuje několik možných mechanismů, kterými mohou ECM houby saprotrofy ovlivňovat. První způsob je ten, že ECM houby se saprotrofickými soupeři o zdroje (Smith et.al., 2019), další je ten, že jsou konkurenčně zvýhodněny díky přísunu živin od hostitelské rostliny a poslední způsob je ten, že ECM houby mění podmínky kolem sebe a tím zároveň znevýhodňují situaci saprotrofním houbám (Sietiö et.al., 2019, Smith et.al., 2019).

### 2.2.7 Monitorování ECM hub v půdě

ECM houby, tráví většinu svého životního cyklu skryty v půdě, což znesnadňuje jejich monitorování. Dlouhou dobu se muselo spoléhat na hojnost, rozložení a určení jednotlivých znaků u nadzemních plodnic (sporokarpů), bez ohledu na jejich podzemní vegetativní mycelium. Tento postup je klasický přístup mykologů s dlouhou tradicí, ovšem získané výsledky mohou být zkreslené a nepřesné (Sietse van der Linde et.al., 2012). Na tvorbu plodnic, které se vyznačují různými mikro a makro znaky, má totiž pravděpodobně vliv mnoho faktorů (teplota, podnebí, míra vlhkosti v půdě, struktura půdy aj.). ECM houby mohou vytvářet plodnice jen v určitých obdobích v roce a zároveň vytváření plodnic nemusí být pravidelné v intervalu jednou za rok, přestože se na daném místě konkrétní druhy ECM hub nacházejí (Wearn et.al., 2012; Kausrud et al., 2008).

Další metoda monitorování ECM hub spočívá v určování morfotypů na kořenech symbiotických rostlin. Mykorhizy různých taxonů se mohou morfologicky i anatomicky lišit. A právě na základě těchto odlišností a sdílených znaků lze zařadit mykorhizu do systematické skupiny, rodu i druhu (Agerer 1987-2006). Tato metoda ovšem může být nepřesná, jelikož se na jenom mykorhizním kořínku může vyskytovat více druhů hub zároveň (Erland et al., 1999, Wurzbürger et Bledsoe, 2001). Studie podle Menkise et. al. (2005) poté ukazuje, že jeden mykorhizní morfotyp může obsahovat 1 až 41 taxonů hub. I přesto má popis morfotypů v současné době své nezastupitelné místo, zpravidla předchází aplikaci molekulárních metod, které se použijí jen na reprezentativní vzorek každého morfotypu (Horton et Bruns, 1998).

Výsledná data založená na morfotypech mohou tedy lépe odrážet spíše např. funkční stránku celého společenstva než detekci jednotlivých druhů ECM hub.

Obě výše uvedené metody nedokážou poskytnout informaci o množství a druhovém složení ECM mycelia v půdě (Cairney, 2005). To je možné studovat pomocí půdní DNA. Hlavní princip spočívá ve vyizolování DNA z půdního vzorku a následného sekvenování specifického úseku DNA (v případě hub je to ITS region). Podle pořadí bází v jednotlivých sekvencích pak lze pomocí databáze přiřadit jednotlivé sekvence DNA k druhům hub. Tato metoda má ovšem také svá omezení a nedostatky. Abundance některých druhů mohou být nadhodnocené, podhodnocené, nebo nemusí být vůbec detekované, přestože se v půdě vyskytují (Bellemain et.al. 2010; Schoch et al., 2012; Tedersoo, et. al., 2016; Bálint et.al., 2016).

Každá z výše uvedených metod má svoje výhody i limitace, a proto je vhodné využívat jejich kombinace, aby bylo možno získat co nejvěrnější zachycení reálného druhového složení ECM společenstva na dané lokalitě (Krejčíková, 2019).

Výše jmenované přístupy lze využít ke zjištění druhového složení ECM společenstva, ale žádný z nich nedokáže poskytnout odhad biomasy ECM hub. Existuje několik nepřímých metod, které lze využít ke studiu množství mycelia v půdě. Běžné metody k určení biomasy mycelia v půdách je pomocí měření specifických houbových biomarkerů jako jsou fosfolipidové mastné kyseliny a ergosterol. Každá buňka má svou vlastní fosfolipidovou membránu a každý organismus má specifický typ této membrány. Princip určení biomasy ECM tak spočívá ve změření koncentrace fosfolipidických mastných kyselin (PLFA) specifických pro membrány houbových buněk nebo ve změření koncentrace ergosterolu, který je také obsažen buněčných membránách hub. Nicméně PLFA ani ergosterol, které jsou specifické pouze pro ECM houby neexistují, takže zjištěné hodnoty poskytují pouze odhad celkové houbové biomasy. Na určení biomasy se využívá také kvantifikace genů (např. pro 18S podjednotku RNA), ovšem tato metoda je ze všech uvedených nejméně přesná (Baldrian et.al. 2013). Na základě kombinace znalostí celkové biomasy houbového společenstva a jeho složení pomocí sekvenace DNA, lze odhadovat biomasu ECM hub. Nicméně takto získaný semikvantitativní odhad je nutné brát s patřičnou rezervou, jelikož ani jedna ze zahrnutých metod nám nezajistí přesné hodnoty.

Určení biomasy ECM hub se dá také pomocí tzv. ingrowth mesh bags metodou, kterou ve svých studiích využívá Hagenbo et.al., 2018. Tato metoda je založená na principu prorůstání hub skrz síťku se sterilním pískem, která má takový rozměr, že ji nemohou prorůst kořeny rostlin. Po nějaké době, kdy se síťka nechá v půdě a dojde k růstu hub, se celý mesh

bag odejme. V jejím obsahu se měří koncentrace PLFA nebo ergosterolu a odhaduje se, jaké množství hub se tam vyskytuje. Pomocí DNA lze poté zjistit druhové složení houbového společenstva. Tato metoda může mít nepřesné a zkreslené výsledky, jelikož sítkou prorůstají nejen ECM, ale i saprotrofní houby (byť v menší míře). Zároveň tam dochází k selekci druhů, které se vyskytují v daném prostředí, kdy jsou častěji detekovaná ECM druhy s delšími exploračními typy (Hagenbo et.al., 2018).



### 2.3 Smrkové lesy

Smrk ztepilý (*Picea abies*) se v současnosti vyskytuje na většině území České republiky, ale areál přirozených smrčín, kde je smrk dominantní dřevinou, je omezen na specifické podmínky. Jedná se především o oblasti v nadmořských výškách zhruba od 950 m. n. m. do 1350 m. n. m. V nižších nadmořských výškách se přirozené smrčiny vyskytují nepravidelně v určitých podmínkách prostředí (například podmáčená nebo oglejená půda aj.; Chytrý, 2010).

Na území České republiky se smrkové lesy nacházejí ve velké míře i v nižších polohách mimo původní areál díky umělému vysazování (Svoboda et al., 2010). Největší oblast přirozených smrčín na našem území se nachází na Šumavě. Z dosavadních analýz vyplývá, že ač v některých oblastech Šumavy byly smrčiny významně ovlivněny člověkem (hospodaření, umělé vysazování, aj.), stále najdeme oblasti přirozených smrčín, kde byl antropogenní vliv v minulosti minimální nebo žádný (Svoboda et al., 2010, Čada et al., 2016, Kjučkov et. al., 2019). Přirozené areály smrčín na Šumavě tak představují největší území ve střední Evropě, které se může trvale udržet a kde můžeme pozorovat přirozenou dynamiku těchto lesních ekosystémů (Vacek, Krejčí a kol., 2009). Na území Šumavy se vyskytují všechny tři typy smrčín (horské třtinové smrčiny, rašelinné a podmáčené smrčiny a papratkové smrčiny).

Ekosystém smrčín je charakteristický výraznou dominancí (až 100 %) smrku ztepilého, ale v menší míře se v nich mohou vyskytovat také další dřeviny, jejichž podíl se liší v závislosti na typech smrčín. Jednotlivé typy smrčín se odlišují na základě druhového složení stromů a rostlin v podrostu. Horské třtinové smrčiny jsou charakteristické různověkostí porostu v několika patrech a převahou trav v podrostu oproti ostatní vegetaci. Tyto smrčiny se vyskytují v nejvyšších polohách (oproti dalším dvou). Stromová vegetace se skládá především ze smrku ztepilého (*Picea abies*), ale vyskytují se i listnaté stromy jako javor klen (*Acer pseudoplatanus*), buk lesní (*Fagus sylvatica*) a jeřáb obecný (*Sorbus aucuparia*).

Rašelinné a podmáčené smrčiny vznikají především na silně zamokřených půdách, kde dochází k tvorbě rašeliny. Tyto smrčiny se nacházejí zejména na Šumavských pláních a jejich povrch až ze 70 % pokrývá mech. V těchto smrčínách, kromě smrku ztepilého, převládají také bříza bělokorá (*Betula pendula*) a bříza pýřitá (*Betula pubescens*).

Poslední typ smrčín, papratkové, tvoří oblast smrčín, kde hojně převládají kapradiny. Jsou typické pro Trojmezenskou vrchovinu (Chytrý et.al., 2001). Pro tento typ jsou charakteristické vtroušené druhy stromů: jeřáb obecný (*Sorbus aucuparia*), javor klen (*Acer pseudoplatanus*) a buk lesní (*Fagus sylvatica*).

### 2.3.1 Větrné disturbance

Disturbance způsobené zejména kůrovcem a vichřicemi jsou vnímány jako přirozená součást ekosystémů smrkových lesů. V závislosti na typu a míry disturbance je ovlivněna celková dynamika ekosystému: přirozená obnova lesa, druhová diverzita, sekvestrace uhlíku, ochrana půdy, koloběh živin aj. (Janda et al., 2017, Čada et. al., 2016).

Disturbance větrem a vichřicemi jsou mnohem častější v horských oblastech než v oblastech nížin a jsou vnímány jako hybné síly místních lesních ekosystémů. Ovlivňují strukturu lesních ekosystémů (druhové složení vegetace, stáří a výška stromů, jejich prostorové rozmístění) a charakteristiku lokality (půdní podmínky, topografii oblasti, aj.; Janda et. al., 2017). Nejdůležitějšími faktory u disturbancí větrem jsou frekvence výskytu a rozsah poškození.

Vítr může na ekosystém působit různě a je to ovlivněno mnoha podmínkami (rychlost, síla nárazu a směr větru, topografie terénu, stáří vegetace). V horských smrčinách je běžný silnější vítr, který způsobuje maloplošné disturbance, u kterých dochází jen k bodovému narušení a poničení. Ten se vyskytuje cca. dvakrát do roka. Avšak vichřice, které způsobují rozsáhlejší a závažnější poškození jsou vzácné a podle historických podkladů se objeví maximálně dvakrát za století (Čada et.al., 2016, Janda et.al., 2014, Svoboda et.al., 2010). Tyto vichřice mohou narušit a zničit až desítky hektarů horských smrčin. Pokud jsou dané horské smrčiny vystaveny ještě jiným disturbancím (zejména následné přemnožení kůrovce), jsou narušení větší a mnohem závažnější (Janda et.al., 2017, Panayotov et.al., 2011).

### 2.3.2 Kůrovcové disturbance

V České republice se můžeme setkat s mnoha druhy kůrovců, ovšem nejčastější jsou lýkožrout smrkový (*Ips typographus*), lýkožrout severský (*Ips duplicatus*) a lýkožrout menší (*Ips aminitus*), kteří patří do čeledi nosatcovitých (Curculionidae), podčeledi kůrovcovitých (Scolytidae). Lýkožrout smrkový je tzv. sekundárním škůdcem stromů, který napadá oslabené nebo vyvrácené stromy. Původně byl kůrovec rozšířen jen v přirozených horských smrčinách, ale s vysazováním smrkových monokultur se začal postupně šířit i do nižších nadmořských výšek (Abdullah et.al., 2018, Sommerfeld et.al., 2020, Veselá et. al., 2019).

Životní cyklus lýkožrouta smrkového začíná na jaře, kdy kůrovci začínají vykusovat snubní komůrky ve stromech, kde chtějí založit novou generaci. Nálet kůrovců prozrazuje hnědá drť na kůře stromů v místech, kde se kůrovci „zavrtávají“ dovnitř. Po oplodnění samiček se snubní komůrky rozšiřují o matečné chodbičky, do kterých poté samičky nakladou vajíčka (až 60 vajíček na jednu samičku). Z vajíček se vylíhnou larvy, které mají 3 stádia,

během nichž larvy vykusují horizontální chodbičky, kde na konci svého posledního stádia vytvoří tzv. kukelní komůrku. Tam se z larev během metamorfózy stávají dospělci. Po přeměně z larvy na dospělé následuje období, které je označováno jako úživný žír. Mladí dospělci potřebují rozvinout a posílit zejména létací svaly, a proto ihned začínají přijímat potravu. Úživný žír trvá až dva týdny. Po něm brouci vylétají ze „svého“ stromu a hledají další jedince, aby mohlo dojít k založení další generace. Celkový počet generací se obvykle pohybuje mezi 1–2, a to v závislosti na podmínkách prostředí, ale v posledních letech dochází k vytvoření až 3 generací (Hlásny et al., 2011, Veselá et.al., 2019, Lange et.al., 2006, Štefková et.al., 2017).

Hlavní rostlina, kterou se kůrovci živí a ve které probíhá jejich životní cyklus je smrk ztepilý, a tím pádem jsou smrčiny hlavním biotopem jejich výskytu. Zdravé stromy se mohou proti kůrovci bránit. Produkují pryskyřici, fenoly, terpeny a další jedovaté látky. Pokud je tato produkce dostatečná, zalévá pryskyřice prostory chodbiček i brouky samotné, kteří posléze hynou. Ovšem u stromů, které jsou nějakým způsobem oslabeny (nadměrným suchem, nadměrným osvětlením, kyselými dešti atd.), může být produkce pryskyřice a dalších látek omezená či zcela nedostatečná. Tyto oslabené stromy mohou kůrovci vyhledat přednostně pomocí pachových stop (Erbilgin et al., 2006, Wermelinger, 2004). Silné napadení způsobuje úplné zničení lýka stromu, které je ve většině případů pro smrky smrtelné.

Disturbance kůrovcem se považuje, stejně jako disturbance vichřicemi, za přirozenou součást ekosystémů, která řídí vývoj/dynamiku smrčín. V závislosti na typu a míře disturbance se ovlivňuje celková dynamika, přirozená obnova smrčín, ochrana biodiverzity, sekvestrace uhlíku, ochrana půdy, koloběh živin aj. (Janda et al., 2017, Čada et. al., 2016).

Pokud dojde k velkému navýšení generací kůrovce nad obvyklou míru napadá kůrovec i zcela neoslabené a zdravé stromy (Sommerfeld et.al., 2020). Když je strom napaden přemnoženým kůrovcem, jeho obranné mechanismy nejsou dostatečné a dochází k uschnutí. Na přemnožení kůrovcem působí více faktorů. Jestliže se na území smrčín vyskytnou silné vichřice, ve většině případů dochází k polomu velkého množství stromů. Na těchto spadlých stromech se často kůrovec snadno namnoží, protože stromy se nemohou dostatečně bránit. Příčinou přemnožení mohou být také antropogenní vlivy na management lesa a vysazování smrků na místech s nevhodnými podmínkami (teplá a suchá místa; Seidl et al., 2016).

### 2.3.3 Management lesa

Na území České republiky jsou lesy rozděleny dle zákona č. 289/1995 Sb. - o lesích a o změně a doplnění některých zákonů (lesní zákon), na lesy hospodářské, ochranné a zvláštního určení.

Každý typ lesa je při disturbancích jinak obhospodařovaný a u každého se využívá jiný management. V hospodářském lese se při disturbancích využívá zásahového managementu. Napadená či poškozená vegetace je zpravidla co nejrychleji odtěžena, aby se předešlo dalšímu narušení nebo šíření škůdců (zejm. kůrovců). Při těžbě lesa však často dochází k utužení a poničení struktury půd, díky využívání těžkých mechanizačních prostředků. Tato poničení mohou vést až k erozi, a k následným změnám v koloběhu látek a vyplavování živin z půdy (Šach 1986, 1990). V lesech ochranných a zvláštního určení se při disturbancích volí management zásahový či bezzásahový podle stupně ochrany pro danou oblast a jednotlivé zásahy mohou být zároveň méně invazivní a rozsáhlé (Pierce et.al., 1993, Niemelä, 1999, Hubený, 2019). U bezzásahového managementu se vyloučí jakékoliv přímé lidské zásahy a les se ponechá samovolnému a přirozenému vývoji. Bezzásahový režim ve vybraných lokalitách také umožňuje člověku pozorovat přírodní děje a získané poznatky o jejich fungování využít v hospodářské krajině (Niemelä, 1999).

V České republice jsou bezzásahové oblasti na území národních přírodních rezervací, v přírodních rezervacích a na území 1. zón chráněných krajinných oblastí a národních parků (Hubený, 2019). Bezzásahový management se vyznačuje tím, že se celý ekosystém ponechá bez lidských intervencí. V tomto lese tedy zůstává mrtvé popadané dřevo. Díky tomu zde tedy mohou prosperovat organismy, které jsou vázány na tlející dřevo (například brouci krasec měďák, kovařík rezavý, tesařík zavalitý, roháč obecný aj. a houby ucho Jidášovo, troudnatec kopytovitý, troudnatec růžový aj.; Čížková et al., 2011, Matějka, 2018). Především ale mrtvé dřevo zlepšuje podmínky obnovy lesa, jelikož poskytuje stín, brání erozi, drží vodu a také je zdrojem postupně se uvolňujících se živin, které mohou být následně využity regenerujícím se lesem (Mikkelsen et.al., 2013, Barrena et. al. 2013).

Naproti tomu při odvezení veškeré mrtvé biomasy stromů dochází k velkoplošnému obnažení půd. Jelikož jsou obnažené půdy vystaveny přímému slunečnímu záření, dochází k jejich vysychání. Naproti tomu půdy, na kterých se nechaly volně ležet mrtvé stromy, nevysychají a zachovávají si zdravý vodní režim (Kopáček et.al., 2020). Obnažování a vysychání půdy také vede k jejímu zahřívání, což přispívá ke zrychlení metabolické činnosti půdních mikroorganismů. Ty rychleji mineralizují půdní organickou hmotu, jejíž množství v půdě tím prudce ubývá. Živiny se uvolňují v přebytku a nevyužité jsou následně vyplavovány z půdy (Kopáček et.al., 2020).

K dalším nepříznivým faktorům nevhodného zásahového managementu patří zejména přeměna lesních ekosystémů mimo jejich přirozený stav (změna druhové skladby, změna věkového rozložení stromů atd.), změny v obhospodařování půd (odlesnění nebo zalesnění

územních celků), export biomasy, degradace a odnos povrchových vrstev půd aj. (Hruška et.al., 2001, Vestin et.al., 2020, Elliott et.al., 2020).

Podle mnoha studií (Jonášová et al., 2010; Prach, Jonášová, 2004; Bače et. al., 2012) vyplývá, že les, ve kterém se používá nevhodný zásahový management, je více náchylný na změny stresových faktorů prostředí– výkyvy teplot, větrné pohromy, hmyzí kalamity aj., a tím pádem je větší pravděpodobnost, že dojde k jeho poškození nebo k úplnému zničení. Z hlediska ochrany půdy je cílem managementu minimalizovat velkoplošnou těžbu, narušení svrchní vrstvy půdy a ztrátu odumřelého dřeva.

#### **2.3.4 Vliv kůrovcové kalamity a následného managementu na půdu**

V přírodních podmínkách smrkových lesů vzniká půda s nadložním humusem typu mor. Mor se nejčastěji vytváří v oblastech, kde se hromadí opad s nízkým obsahem živin a s vysokým obsahem fenolických látek v silně kyselém prostředí (jsou to nejčastěji jehličnaté lesy). Tento poměr způsobí, že nedokonalým rozkladem vznikají organické kyseliny, které ještě zvyšují kyselost prostředí. Tyto podmínky nejsou příliš příznivé pro rozsáhlý výskyt půdních organismů citlivých na kyselé pH (půdní živočichové, bakterie, aktinobakterie; Uroz et.al., 2016, Baldrian, 2017), ovšem relativně dobře je tolerují houby, a proto v lesních půdách tvoří dominantní složku mikrobiálního společenstva. Podstatnou část těchto hub tvoří ECM houby (Korkama et.al., 2007). Lesní půdy jsou také důležitou součástí globálního koloběhu uhlíku, protože ukládají značné množství C v půdní organické hmotě a v biomase (Myneni et.al., 2001, Ruckstuhl et.al., 2011).

Kůrovcové kalamity značně ovlivňují a mění charakteristiku lesních půd. Pokud les podlehne rozsáhlému napadení kůrovcem, značná část (až 90 %) stromů uhyne. Studie podle Cigan et.al. 2015 prokázala, že se objem lesního opadu zvyšuje s množstvím odumřelých stromů a zároveň se tímto vytváří dlouhodobé změny v biogeochemických procesech a koloběhu vody. Je to dáno tím, že koncentrace živin (zejména dusíku, fosforu, draslíku a uhlíku) je vyšší v opadu stromech po napadení kůrovcem, než v opadu zdravých a neponičených stromů. Tento jev způsobuje strategie využití živin u rostliny. Když strom (či jiná rostlina) shazuje staré listy, tak se snaží uchovat si co největší množství živin na tvorbu další generace listů. Když ale strom uhyne a nestihne živiny z listů realokovat, zůstávají v něm nahromaděné. To vede k tomu, že je opad vstupující do půdy díky žíru kůrovce živinově bohatější než za běžných podmínek (Kopáček et.al., 2020). Dále se změny vstupy dusíku a uhlíku do půdního systému. Nejprve se téměř zastaví transpirace a fotosyntéza a poté nejsou vylučovány kořenové exsudáty (Brouillard et.al., 2017). Tyto změny v cyklech živin mohou

vyvolat sekundární efekty, které mají za důsledek změnu vodního toku v hydrosféře a změny plynného toku v atmosféře. Vyplavené živiny (zejména dusičnany), ovlivňují kvalitu vody v povodí a mohou zvyšovat riziko eutrofizace (Kaňa et.al., 2015, Kosunen et.al., 2020). A se zastavením transpirace se mění tok skleníkových plynů CO<sub>2</sub> a N<sub>2</sub>O do atmosféry (Cigan et. al., 2015, Brouillard et.al. 2017).

Při holoseči (jednorázovém smýcení všech stromů v daném porostu) dochází k náhlé expozici lesní půdy, která je po dobu až dvou let (než zaroste bylinnou vegetací) obnažena a vystavena přímému slunečnímu svítu a dešti (Hais et.al., 2008). Na těchto půdách je tedy nejvíce rozšířené riziko eroze. Výše rizika eroze půdy se mění v závislosti na přírodních a antropogenních podmínkách. Eroze jsou masivnější na půdách, které se nacházejí na strmých a dlouhých svazích, kde dopadá velké množství srážek. Člověk erozi napomáhá zejména používáním těžkých mechanizačních prostředků, které se používají při těžbě a odvozu dřeva. Takto urychlené eroze mají za následek výrazné zhoršení hydrologických vlastností půd (snížení vodní kapacity a propustnosti, narušení struktury půd atd.; Kort et.al., 1998, Swanson et.al., 1975, Mohr et.al., 2013, Pobědinskij et. al., 1984, Šindelář, 2001).

Ovšem nejvýraznější změna v půdách při holosečích je v kvalitě a množství organických látek. Vlivem vysokých teplot, kterým jsou půdy vystaveny, se zvyšuje metabolická činnost půdních mikroorganismů, kteří tak zrychlují rozklad organické hmoty. Tím roste obsah volných živin, které jsou odplavovány. Experiment podle Likens a Borman (1975) ukázal, že se koncentrace anorganických látek ve vodním toku zvýšila třicetinásobně, když došlo k odstranění veškeré vegetace. Koncentrace dusíku může vzrůst až šedesátinásobně (Likens & Borman, 1974, Vestin et.al., 2020). Holosečné způsoby také snižují věkovou, prostorovou, druhovou a genetickou diverzitu lesních ekosystémů a oslabují jejich stabilitu při přírodních disturbancích. Zároveň lesy, které podléhají holosečnému kácení, jsou méně úspěšné v celkové a dlouhodobé regeneraci, protože zásahovým managementem ubývá množství ECM hub a tím se celý proces regenerace ztěžuje (Elliott et.al., 2020). Přestože les po holosečích uschne, tak pokud se tam dál již nebude zasahovat, zůstanou na plochách živé semenáčky, které pomáhají ECM houbám udržet se v půdě (Bače et.al., 2012).

### **2.3.5 Vliv kůrovcových kalamit a holosečného kácení na ECM houby**

Disturbance kůrovcem snižuje schopnost lesa pohlcovat a ukládat uhlík, jelikož se jeho sekvestrace snižuje se ztrátou asimilačních orgánů. S tímto souvisí přerušení toku fytyosyntátů do kořenů rostlin, kde jsou využívány ECM houbami. ECM houby, jak už bylo řečeno výše, jsou životně závislé na svých rostlinných partnerech. Pokud tedy dojde k plošnému odumření

stromového patra, jsou ECM houby poškozeny. V důsledku značeného poškození nebo odumření stromů mají ECM houby omezený zdroj uhlíku, a proto se v mnoha případech mění struktura jejich společenstva (Högberg & Högberg, 2002). Nedávná studie (Krejčíková, 2019) ukázala, že na plochách, ve kterých docházelo ke kůrovcovým disturbancím, došlo ke snížení počtu druhů i plodnic ECM hub ve srovnání s nedisturbovanými plochami. Nicméně nedošlo k jejich úplnému vymizení. Zároveň bylo zjištěno, že na plochách, které podlely disturbanci před více jak deseti lety, dochází k postupné obnově ECM společenstev a zároveň se zde začínají objevovat druhy ECM hub, které jsou charakteristické pro mladá disturbovaná stanoviště. Tento výzkum podporují i studie, které jasně prokazují, že se zvyšujícím se procentem poškozených stromů dochází k úbytku ECM hub, a to jejich plodnic (Treu et al., 2014) i sekvencí DNA v půdě (Pec et al., 2017, Veselá et.al., 2019, Štursová et. al., 2014), ovšem nikdy nedojde k jejich úplnému vymizení.

Studie podle Högberg et al. (2001); Jones et al. (2003); Kyaschenko et al. (2017); Varenus et al. (2016, 2017); Wallander et al. (2010) prokazují, že jsou ECM houby velice citlivé na management lesa, zejména na holosečné kácení. Když je les vystaven holosečnému kácení, změní se, stejně jako při kůrovcových kalamitách koncentrace živin v půdě a rozmanitost vegetace. Jeden z důvodů, proč mnoho druhů ECM hub mizí po holosečném kácení je ten, že hlavní zdroje uhlíku (živé kořenové systémy, kde probíhá symbiotická výměna) jsou zcela odstraněny. Tím pádem početnost a druhová bohatost ECM hub závisí na počtu zachovaných stromů na jednotlivých územích. Studie (Sterkenburg et.al., 2019) prokázala, že ECM houby, po holosečném kácení, přežívají v blízkosti zachovaných stromů a na okrajích lesů, kde mohou kolonizovat mladé semenáčky. Ovšem na druhou stranu studie od Varenus et.al. (2017) ukázala, že několik druhů ECM hub bylo v malém množství detekováno v půdě tři roky po holosečném kácení. Hlavním důvodem přežití těchto ECM hub mohou být mladé semenáčky, které byly zasázeny ještě před těžbou dřeva. Tyto mladé semenáčky ve většině případů kolonizují stejné druhy ECM hub, jako u dospělých stromů, které byly později vytěženy (Kyaschenko, J. et.al., 2017, Varenus et.al., 2016, 2017, Sterkenburg et.al., 2019, Jones et al., 2003).

Veselá et.al. (2019) ve své práci publikuje rozdíly diverzity ECM hub na plochách s bezzásahovým režimem a na plochách, kde bylo dřevo zcela odtěženo. Výsledky její práce ukazují, že přestože ve vytěžených plochách klesl obsah ECM hub v rámci celého houbového společenstva, druhové složení ECM hub se nezměnilo v porovnání s nedisturbovaným lesem. Oproti tomu na plochách, které byly po odumření stromového patra ponechány přirozenému vývoji, došlo v porovnání se živým lesem k mnohem významnější redukci v relativní

abundanci ECM hub. Toto pozměněné společenstvo bylo tvořeno hlavně druhy charakteristickými pro mladé lesní porosty. Přestože tato práce přináší hodnotný vhled do problematiky, přímé porovnání reakce ECM společenstev na odlišný druh managementu je do jisté míry omezeno jiným časovým horizontem, jelikož monitoring probíhal tři roky po odumření lesa v případě bezzásahové plochy a pouze jeden rok po větrném polomu a následném odstranění padlých stromů v případě vytěžené plochy.

Obečně se dá říct, že je tato tématika v literatuře málo zastoupena a pro její plné pochopení je potřeba věnovat více pozornosti nejen krátkodobému vlivu managementu na ECM společenstvo, ale i dynamice jeho následného zotavení. Takový výzkum nám pomůže pochopit principy fungování lesního ekosystému za různých podmínek hospodaření. Tato znalost může být následně promítnuta do plánování takového hospodaření, které povede k tvorbě trvale udržitelných lesů.



### 3 Projektová část

#### 3.1 Úvod

ECM houby se zásadně podílí na fungování ekosystému lesa. Ovlivňují primární produkci stromů, přispívají k přeměnám a zadržení živin a také zvyšují úspěšnost růstu semenáčků, tudíž regenerace lesa. Znalost reakce ECM společenstva na různé způsoby managementu po kůrovcovém žíru nám pomůže lépe pochopit fungování celého ekosystému během jeho regenerace a jeho ovlivnění lidskými zásahy a následně tak přispět k nalezení co nejoptimálnějšího způsobu hospodaření v disturbovaných lesích.

Předkládaný projekt je zaměřen na porovnání dynamiky vývoje druhového a funkčního složení společenstev ektomykorhizních hub v půdách porostů narušených žírem kůrovce, v nichž byl následně aplikován bezzásahový nebo holosečný způsob hospodaření.

#### 3.2 Cíle a Hypotézy

Cíle:

Cílem tohoto projektu je shrnout současné poznání o ECM houbách a následné zhodnocení stavu společenstva ektomykorhizních hub na výzkumných plochách, na kterých došlo vlivem disturbancí k velkoplošnému odumření stromového patra a na kterých byl následně udržován bezzásahový režim nebo provedeno holosečné kácení a následná umělá obnova. Výzkum bude proveden na třech lokalitách s různou dobou od disturbance v rozpětí od recentně odumírajícího porostu po cca 25 let od rozpadu. Monitorování odhadu biomasy a složení ECM společenstva bude probíhat na základě kombinace tří metod. První metoda je monitoring plodnic, druhá metoda je určování ECM hub pomocí sekvenace půdní DNA a třetí metoda je odhad biomasy ECM hub pomocí měření koncentrace ergosterolu v půdě a v ingrowth mesh-bags.

Hypotézy:

a) Po rozpadu porostu smrku po kůrovcovém žíru dojde k redukci biomasy, tvorby plodnic a ke změně druhového složení ve společenstvu ECM hub. Zároveň na daných lokalitách začnou převládat houby mladých stádií lesa. V průběhu budoucí regenerace se společenstvo ECM hub bude zotavovat.

b) Holosečné kácení na disturbovaných plochách způsobí větší redukci biomasy, množství plodnic a diverzity ECM hub v porovnání s bezzásahovým managementem.

c) Regenerace druhového složení, množství plodnic a biomasy ECM hub bude na bezzásahových plochách rychlejší, než pokud po odumření lesa dojde k holosečnému kácení.

### 3.3 Materiály a metody

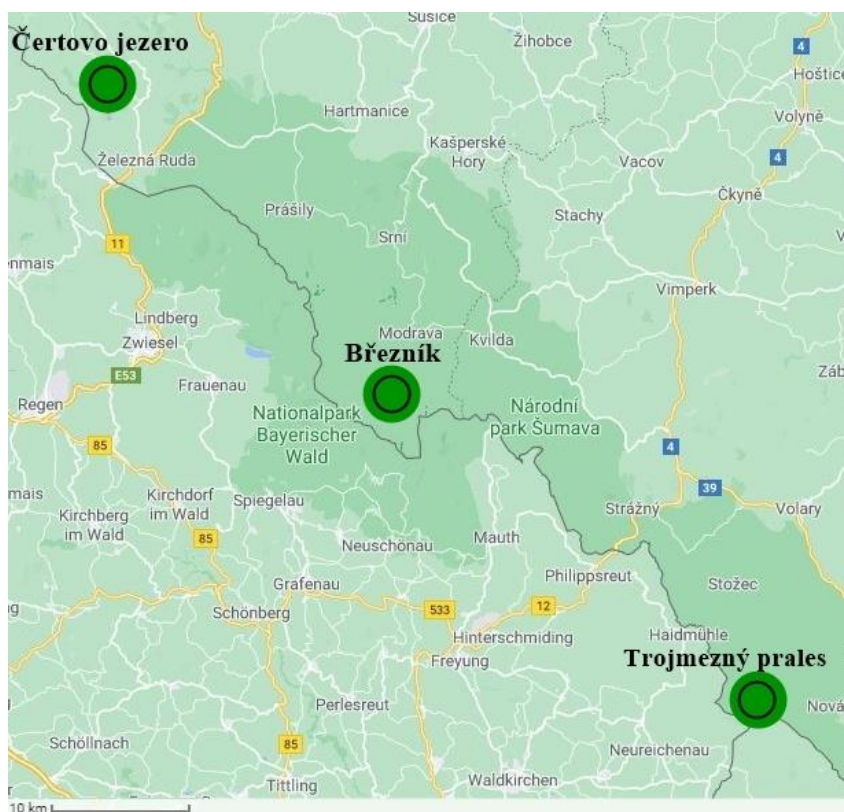
#### I. Lokality

Předmětem výzkumu budou tři lokality – lokalita v blízkosti Trojmezne hory, lokalita v povodí Čertova jezera a lokalita Březník (směrem na Luzný). Všechny lokality se nacházejí na územích, kde v minulosti došlo k rozpadu smrčín a v současné době tam jdou najít místa, kde se nechal les bez zásahu i s ním. Lokality tvoří časový gradient délky regenerace ekosystému z rozpadu stromového patra, který poskytuje možnost porovnat dynamiku vývoje ECM společenstva na bezzásahových a holosečných plochách.

Lokalita Březník se nachází na území NP Šumava východně od Malé Morkůvky. V letech 1995–1996 došlo na tomto území k disturbanci kůrovcem, která zasáhla až 80% celkové plochy. Tehdejší vedení NP Šumava proto přijalo opatření spočívající v rekultivaci dřevní biomasy za účelem zastavení expanze kůrovce. Napadený les byl proto v některých místech podroben holosečnému kácení a v roce 1996 se na holinách vysadily nové stromy, které se skládaly především ze smrku (*Picea abies*), jeřábu (*Sorbus aucuparia*), jedle (*Abies alba*) a platanu (*Platanus hispanica*; Hais et.al. 2008).

Lokalita mezi Trojmeznou horou (pralesem) a Třístoličnickem se nachází v I. Zóně NP Šumava, která je charakterizována jako zóna přírodní, kde se využívá bezzásahový režim. Z ohledu vegetace se jedná především o horské třtinové smrčiny. Zdejší porosty byly od poloviny 90. let 20. století narušovány větrnými disturbancemi a tlakem přemnoženého kůrovce a ke kompletnímu rozpadu lesa došlo po orkánu Kyrill v roce 2007 (Matějka, 2018). Zatímco rozpadající se lesy na území I. zóny byly ponechány samovolnému vývoji, v některých porostech mimo nejprísněji chráněné území došlo k asanačním zásahům.

Lokalita v povodí Čertova jezera se nachází v CHKO Šumava. Okolí Čertova jezera bylo v minulosti hospodářsky využíváno. Disturbance kůrovcem zde byla potlačována průběžnou těžbou odumřelých a popadaných smrků, čímž na některých místech vznikly holiny. S výjimkou asanovaných ploch po kůrovci a polomech po orkánu Kyrill (2007) a Herwart (2017) zůstalo stromové patro v okolí Čertova jezera zachováno. Vegetaci zde tvoří převážně smrk (*Picea abies*), jeřáb (*Sorbus aucuparia*), jedle (*Abies alba*) a buk (*Fagus sylvatica*; Matějka, 2018). V současnosti se na této lokalitě kůrovec vyskytuje znovu. Zatímco na území NPR Černé a Čertovo jezero bude dodržován bezzásahový režim, v porostech mimo přírodní rezervaci budou prováděny zásahy.



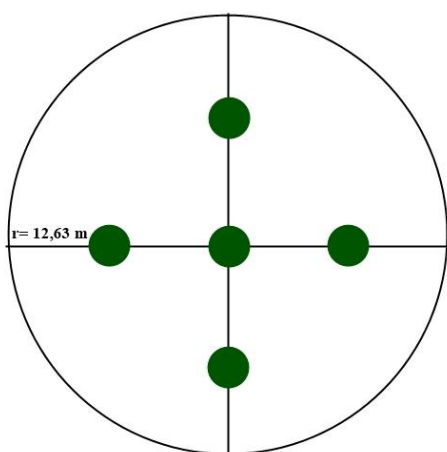
Obrázek 2: Mapa s vybranými oblastmi (google.com/maps).

## II. Uspořádání ploch

V každé z vybraných oblastí (Březník, Trojmezská hora/ prales, Čertovo jezero) budou vytipovány výzkumné plochy (každá varianta: přeživší fragment lesa, rozpadlý les ponechaný samovolné obnově, porost vystavený holosečnému kácení ve 3 opakováních) tak, aby byly mezi sebou porovnatelné z pohledu stanovištních podmínek a zároveň aby co nejlépe charakterizovaly následky managementu, kterému byly dané porosty vystaveny (holosečné kácení, bezzásahovost). Bude kladen důraz na to, aby se všechny výzkumné plochy co nejméně lišily v nadmořské výšce, měly srovnatelnou expozici a svažitosť, nebyly ovlivněny blízkou přítomností vodních těles (potok, vodní plocha atd.) nebo geologických útvarů (skalní výchozy). Výzkumné plochy také budou rozšířeny o lokalitu přeživšího lesa, který bude sloužit k poskytnutí informací o potenciálním složení společenstva ECM hub v živém a dospělém lese v co největší blízkosti disturbovaných lokalit s různými managementy.

Na jedné lokalitě bude tedy 9 výzkumných ploch, dohromady jich bude sledováno 27. Vytvoří se kruhové plochy s poloměrem 12,63 m, což je 501,14 m<sup>2</sup> (Kjučkov, 2019). Vzorky půdy (organický horizont) budou odebrány pomocí sondýrky z pěti míst: ze středu plochy a dalších čtyř bodů umístěných křížem kolem středu plochy (Obr. 3) dvakrát za 24 měsíců

projektu na podzim ve stejné době, kdy bude prováděn mykologický průzkum. Jednotlivé vyznačené body také budou sloužit jako místo k zapravení (v prvním roce projektu) a odebrání (v druhém roce projektu) ingrowth mesh-bagů, které budou moci být kolonizovány po dobu trvání celé jedné sezóny. Na jednotlivých plochách se vytvoří fytoecnologický snímek. Na celé kruhové ploše bude třikrát za jednu sezonu (celkem šestkrát) proveden monitoring výskytu plodnic ECM hub.



Obrázek 3: Schéma výzkumných ploch, zelené body vyznačují místa pro odběr půdy a k místa pro zapravení ingrowth mesh-bagů.

### III. Metody

Z odebrané půdy bude vyizolována DNA pomocí DNeasy PowerSoil Pro kitu. Vzorky DNA budou osekvenovány externím dodavatelem. Získané sekvence DNA budou taxonomicky klasifikovány pomocí databáze UNITE (Nilsson et.al., 2019). Na základě taxonomického přiřazení budou následně identifikovány ECM druhy.

Z odebrané půdy se také udělají půdní analýzy: pH, množství celkových a vodorozpustných forem fosforu, dusíku a uhlíku a koncentrace ergosterolu jako odhad houbové biomasy.

V neposlední řadě se zanalyzují ingrowth mesh-bagy. Tato metoda je založená na principu prorůstání hub skrz síťku se sterilním pískem, která má takový rozměr, že jí nemohou prorůst kořeny rostlin (velikost ok  $50 \mu\text{m}$ ). Tato metoda poskytne informaci o produkci mycelia hub po dobu jednoho roku (od sezóny v roce 2023 do sezóny v roce 2024). Po jejich odebrání z půdy, bude jejich obsah homogenizován a bude stanovena koncentrace ergosterolu.

Z homogenizovaného obsahu ingrowth mesh bagů se poté vyizoluje DNA, která bude osekvenovaná externím dodavatelem, bioinformaticky zhodnocena a jednotlivé vzorky se přiřadí ke své taxonomii pomocí databáze UNITE.

Na základě koncentrace ergosterolu a proporcí sekvencí ECM hub v celém houbovém společenstvu (jak v odebrané půdě, tak v ingrowth mesh-bagů) bude dále usuzována biomasa ECM hub. Obě tyto informace mezi sebou porovnáme a ze zjištěných rozdílů mezi jednotlivými lokalitami, kde obnova lesa po disturbanci probíhala různě dlouhou dobu (XX – XX let), bude možno vyhodnotit vliv managementu na společenstvo ECM hub a zároveň popsat případné rozdíly v pokroku jeho zotavení v závislosti na typu managementu.

### 3.4 Časový harmonogram projektu

Aktivita	7/22	8/22	9/22	10/22	11/22	12/22	1/23	2/23	3/23	4/23	5/23	6/23	7/23	8/23	9/23
Shromáždění podkladů a vyřízení															
Terénní odběry															
Laboratorní analýza															
Vyhodnocení výsledků															
Práce na publikaci															

					10/ 23
					11/ 23
					12/ 23
					1/ 24
					2/ 24
					3/ 24
					4/ 24
					5/ 24
					6/ 24

Celkové trvání projektu je 24 měsíců, během kterých je naplánováno 6 výjezdů do zkoumaných lokalit, provedení laboratorních analýz a vyhodnocení výsledků a sepsání odborného článku.

### 3.5 Finanční rozpočet projektu

Věcné náklady		Celkem za 24 měsíců projektu (Kč)
	materiál	220 000
	služby	271 200
	cestovní náklady	44 000
	režijní náklady	237 268
Mzdové náklady		Celkem za 24 měsíců projektu (Kč)
	vedoucí- 50 % na 2 roky	384 000
	mykolog – DPP	86 400
	laboratorní technik VŠ – DPP	120 000
	povinné zákonné odvody	82 742
<b>Náklady celkem</b>		<b>1 445 610</b>

Celkové finanční náklady na projekt tvoří **1 445 610 korun českých**. Nejvýznamnější položkou rozpočtu jsou mzdové náklady včetně povinných zákonných odvodů na financování 1 řídicího pracovníka zaměstnaného na 50 % po celou dobu trvání projektu a jeden laboratorní technik VŠ. Oba budou provádět terénní odběr vzorků a následnou laboratorní analýzu. Technický pracovník bude zaměstnán formou Dohody o provedení práce v obdobích příprav, terénních výjezdů a laboratorních analýz. Do položky služby spadá zhotovení některých nákladných laboratorních analýz (sekvenací). Na ostatní půdní analýzy bude využita plně

vybavená laboratoř katedry biologie ekosystému Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích. Spotřební materiál zahrnuje především nákup laboratorního spotřebního materiálu a chemikálií potřebných pro laboratorní práce a vybavení pro práci v terénu. Cestovné je tvořeno náklady pro 6 terénních výjezdů. Významnou část cestovného tvoří také náklady na ubytování a cestovní náhrady pracovníků provádějících odběr vzorků.

### **3.6 Závěr**

Navrhovaný výzkumný projekt nám poskytne nové informace o dynamice společenstva ECM hub v závislosti na typu managementu po kůrovcových disturbancích. Získané výsledky mohou přispět k optimalizaci managementu, který by co nejlépe zajistil zachování druhové diverzity a zároveň správné fungování lesního ekosystému. Výsledky projektu budou sloužit také jako základ pro srovnání s dalšími budoucími monitoringy či výzkumy, které nemusí být využity jen v rámci ECM hub, ale i v kontextu celého lesa, jeho funkcí a biodiverzity.

## 4 Seznam Literatúry

Abdullah, H., Darvishzadeh, R., Skidmore, A. K., Groen, T. A., & Heurich, M. (2018). European spruce bark beetle (*Ips typographus*, L.) green attack affects foliar reflectance and biochemical properties. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 64, 199–209. <https://doi.org/10.1016/j.jag.2017.09.009>

Agerer R. (1990) Studies on ectomycorrhizae XXIV. Ectomycorrhizae of *Chroogomphus helveticus* and *C. rutilus* (Gomphidiaceae, Basidiomycetes) and their relationship to those of *Suillus* and *Rhizopogon*. *Nova Hedwigia* 50: 1-63

Agerer R. (1991) Characterisation of ectomycorrhiza. *Methods in Microbiology* 23: 25-73, (sek. cit. in Smith et Read 1997)

Agerer R. (2001) Exploration types of ectomycorrhizae, A proposal to classify mycelial systems according to their patterns of differentiation and putative ecological importance. *Mycorrhiza* 11:107-114

Agerer R. (2006) Fungal relationships and structural identity of their ectomycorrhizae. *Mycological progress* 5: 67-107

Agerer R. [ed.] (1987-2002) *Colour Atlas of Ectomycorrhizae*. Einhorn-Verlag, Schwabisch Gmund  
Agerer R (1988) Studies on ectomycorrhizae XVII. The ontogeny of the ectomycorrhizas rhizomorphs of *Paxillus involutus* and *Thelephora terrestris* (Basidiomycetes). *Nova Hedwigia* 47: 311-334

Agerer R., Weiss M. (1989) Studies on ectomycorrhizae XX. Mycorrhizae formed by *Thelephora terrestris* on Norway spruce. *Mycologia* 81: 444-453

Andlar, Martina & Rezić, Tonci & Mardetko, Nenad & Kracher, Daniel & Ludwig, Roland & Šantek, Božidar. (2018). Lignocellulose degradation: An overview of fungi and fungal enzymes involved in lignocellulose degradation. *Engineering in Life Sciences*. 18. 10.1002/elsc.201800039.

Bače, R., Svoboda, M., Pouska, V., Janda, P., & Červenka, J. (2012). Natural regeneration in Central-European subalpine spruce forests: Which logs are suitable for seedling recruitment? *Forest Ecology and Management*, 266, 254–262. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.11.025>

Badet, T., Peyraud, R., Mbengue, M., Navaud, O., Derbyshire, M., Oliver, R. P., ... Raffaele, S. (2017). Codon optimization underpins generalist parasitism in fungi. *ELife*, 6. <https://doi.org/10.7554/eLife.22472>

Baldrian, P. (2017). Forest microbiome: Diversity, complexity and dynamics. *FEMS Microbiology Reviews*, 41(2), 109–130. <https://doi.org/10.1093/femsre/fuw040>

Baldrian, P., & Valášková, V. (2008, May). Degradation of cellulose by basidiomycetous fungi. *FEMS Microbiology Reviews*. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2008.00106.x>

Baldrian, P., Větrovský, T., Cajthaml, T., Dobiášová, P., Petránková, M., Šnajdr, J., & Eichlerová, I. (2013). Estimation of fungal biomass in forest litter and soil. *Fungal Ecology*, 6(1), 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2012.10.002>

Bálint, M., Bahram, M., Eren, A. M., Faust, K., Fuhrman, J. A., Lindahl, B., O'Hara, R. B., Öpik, M., Sogin, M. L., Unterseher, M., Tedersoo, L., Abarenkov, K., Tedersoo, L., Nilsson, R., Ainsworth, T., Krause, L., Bridge, T., Aitchison, J., Amend, A., ... Jolliffe, I. (2016). Millions of reads, thousands of



taxa: microbial community structure and associations analyzed via marker genes. *FEMS Microbiology Reviews*, 6(24), 189–196. <https://doi.org/10.1093/femsre/fuw017>

Barrena, I., Menéndez, S., Duñabeitia, M., Merino, P., Florian Stange, C., Spott, O., ... Estavillo, J. M. (2013). Greenhouse gas fluxes (CO<sub>2</sub>, N<sub>2</sub>O and CH<sub>4</sub>) from forest soils in the Basque Country: Comparison of different tree species and growth stages. *Forest Ecology and Management*, 310, 600–611. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.08.065>

Bebber D. P., Hynes J., Darrah P. R., Boddy L., Fricker M. D. (2007) Biological solutions to transport network design. *Proc. Biol. Sci.* 274, 2307–2315.

Bellemain, E., Carlsen, T., Brochmann, C., Coissac, E., Taberlet, P., & Kausrud, H. (2010). ITS as an environmental DNA barcode for fungi: An in silico approach reveals potential PCR biases. *BMC Microbiology*, 10. <https://doi.org/10.1186/1471-2180-10-189>

Bergero R., Girlanda M., Bello F., Luppi A.M. & Perotto S. (2003) Soil persistence and biodiversity of ericoid mycorrhizal fungi in the absence of the host plant in a Mediterranean ecosystem. *Mycorrhiza*, 13, 69-75.

Blaško, R., Högberg, P., Bach, L. H., & Högberg, M. N. (2013). Relations among soil microbial community composition, nitrogen turnover, and tree growth in N-loaded and previously N-loaded boreal spruce forest. *Forest Ecology and Management*, 302, 319–328. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.02.035>

Brouillard, B. M., Mikkelsen, K. M., Bokman, C. M., Berryman, E. M., & Sharp, J. O. (2017). Extent of localized tree mortality influences soil biogeochemical response in a beetle-infested coniferous forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 114, 309–318. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.06.016>

Bugg, T. D. H., Ahmad, M., Hardiman, E. M., & Rahmanpour, R. (2011, December). Pathways for degradation of lignin in bacteria and fungi. *Natural Product Reports*. <https://doi.org/10.1039/c1np00042j>

Cairney, (2005): Basidiomycete mycelia in forest soils: dimensions, dynamics and roles in nutrient distribution. *Mycological Research* 109 (1): 7-2

Cairney, (2011). Ectomycorrhizal fungi: the symbiotic route to the root for phosphorus in forest soils. *Plant and Soil*, 344(1–2), 51–71. <https://doi.org/10.1007/s11104-011-0731-0>

Calvaruso, C., Turpault, MP., Leclerc, E. *et al.* Impact of Ectomycorrhizosphere on the Functional Diversity of Soil Bacterial and Fungal Communities from a Forest Stand in Relation to Nutrient Mobilization Processes. *Microb Ecol* 54, 567–577 (2007). <https://doi.org/10.1007/s00248-007-9260-z>

Cigan, PW, Karst, J., Cahill, JF *a kol.* Vliv ohnisek kůrovce na koloběh živin v původních borovicových porostech v západní Kanadě. *Plant Soil* 390, 29–47 (2015). <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2378-0>

Clemmensen K.E., Bahr A., Ovaskainen O., Dahlberg A., Ekblad A., Wallander H., Stenlid J., Finlay R.D., Wardle D.A., Lindahl B.D., Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science*. 2013 Mar 29;339(6127):1615-8. doi: 10.1126/science.1231923. PMID: 23539604.

- Čada, V., Morrissey, R. C., Michalová, Z., Bače, R., Janda, P., & Svoboda, M. (2016). Frequent severe natural disturbances and non-equilibrium landscape dynamics shaped the mountain spruce forest in central Europe. *Forest Ecology and Management*, 363, 169–178. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.12.023>
- Deacon, J. W. (2006): Fungal biology. 4th ed. Oxford: Blackwell Publishing. 384 pp. ISBN 978-1-4051-3066-0.
- Den Haan, R., Rose, S. H., Lynd, L. R., & van Zyl, W. H. (2007). Hydrolysis and fermentation of amorphous cellulose by recombinant *Saccharomyces cerevisiae*. *Metabolic Engineering*, 9(1), 87–94. <https://doi.org/10.1016/j.ymben.2006.08.005>
- Dhawan, Abhishek. Synthesis of block copolymers from cellulose nanoparticles via atom transfer radical polymerization[online]. Raleigh, North Carolina, 2007 [cit. 2015-12-13]. Dostupné z: <http://repository.lib.ncsu.edu/ir/bitstream/1840.16/576/1/etd.pdf>
- Edwards, I. P., Upchurch, R. A., & Zak, D. R. (2008). Isolation of fungal cellobiohydrolase I genes from sporocarps and forest soils by PCR. *Applied and Environmental Microbiology*, 74(11), 3481–3489. <https://doi.org/10.1128/AEM.02893-07>
- Elliott, K. J., Miniati, C. F., & Medenblik, A. S. (2020). The long-term case for partial-cutting over clear-cutting in the southern Appalachians USA. *New Forests*, 51(2), 273–295. <https://doi.org/10.1007/s11056-019-09731-y>
- Erbilgin, N., Krokene, P., Christiansen, E., Zeneli, G., & Gershenzon, J. (2006). Exogenous application of methyl jasmonate elicits defenses in Norway spruce (*Picea abies*) and reduces host colonization by the bark beetle *Ips typographus* [Online]. *Oecologia*, 148(3), 426–436. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0394-3>
- Erland S, Jonsson T, Mahmood S, Finlay RD (1999) Below-ground ectomycorrhizal community structure in two *Picea abies* forests in southern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research* 14: 209-217
- Fernandez C.W., Kennedy P.G., Revisiting the 'Gadgil effect': do interguild fungal interactions control carbon cycling in forest soils? *The New Phytologist*. 2016 Mar;209(4):1382-1394. DOI: 10.1111/nph.13648.
- Gryndler, M. (2004). Mykorhizní symbióza: O soužití hub s kořeny rostlin. Praha: Academia.
- Hagenbo, A., Kyaschenko, J., Clemmensen, K. E., Lindahl, B. D., & Fransson, P. (2018). Fungal community shifts underpin declining mycelial production and turnover across a *Pinus sylvestris* chronosequence. *Journal of Ecology*, 106(2), 490–501. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12917>
- Hais, M., & Kučera, T. (2008). Surface temperature change of spruce forest as a result of bark beetle attack: Remote sensing and GIS approach. *European Journal of Forest Research*, 127(4), 327–336. <https://doi.org/10.1007/s10342-008-0208-8>
- Hais, M., Langhammer, J., Jirsová, P., & Dvořák, L. (2008). Dynamics of forest disturbance in central part of the Šumava Mountains between 1985 and 2007 based on landsat TM/ETM+ satellite data. *Acta Universitatis Carolinae, Geographica*, 43(1–2), 53–62.

- Hatakka, a & Hammel, K., 2010. Fungal biodegradation of lignocelluloses. *Industrial Applications*, pp.319–2340. Available at: [http://link.springer.com/10.1007/978-3-642-11458-8\\_15](http://link.springer.com/10.1007/978-3-642-11458-8_15).
- Hatch, A. B. (1936). The Role of Mycorrhizae in Afforestation. *Journal of Forestry*, 34(1), 22–29. <https://doi.org/https://doi.org/10.1093/jof/34.1.22>
- Hinsinger, P., Plassard, C., & Jaillard, B. (2006). Rhizosphere: A new frontier for soil biogeochemistry. *Journal of Geochemical Exploration*, 88(1-3 SPEC. ISS.), 210–213. <https://doi.org/10.1016/j.gexplo.2005.08.041>
- Hlásny, T., Zajičková, L., Turčáni, M., Holuša, J., & Sitková, Z. (2011). Geographical variability of sprucebark beetle development under climate change in the Czech Republic [Online]. *Journal Of Forest Science*, 57(6), 242-249. <https://doi.org/10.17221/104/2010-JFS>
- Hobbie, E. A. (2006). Carbon allocation to ectomycorrhizal fungi correlates with belowground allocation in culture studies. *Ecology*, 87(3), 563-569.
- Högberg, M. N., & Högberg, P. (2002). Extramatrical ectomycorrhizal mycelium contributes one-third of microbial biomass and produces, together with associated roots, half the dissolved organic carbon in a forest soil. *New Phytologist*, 154(3), 791–795. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00417.x>
- Högberg, P., Nordgren, A., Buchmann, N., Taylor, A. F. S., Ekblad, A., Hogberg, M. N., ... Read, D. J. (2001). Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature*, 411, 789–792., <https://doi.org/10.1038/35081058>
- Honrubia, M. (2009). The Mycorrhizae: A plant–fungus relation that has existed for more than 400 million years. *Anales Del Jardín Botánico de Madrid*, 66(S1), 133–144. <https://doi.org/10.3989/ajbm.2226>
- Horton, Bruns (1998) Multiple-host fungi are the most frequent and abundant ectomycorrhizal types in a mixed stand of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) and bishop pine (*Pinus muricata*). *New Phytologist* 139: 331-339
- Hou, W., Lian, B., Dong, H., Jiang, H., & Wu, X. (2012). Distinguishing ectomycorrhizal and saprophytic fungi using carbon and nitrogen isotopic compositions. *Geoscience Frontiers*, 3(3), 351-356. doi: 10.1016/j.gsf.2011.12.005
- Hruška, J., et Cienciala, E.: Dlouhodobá acidifikace a nutriční degradace lesních půd – limitující faktor současného lesnictví, Ministerstvo životního prostředí, Praha 2001
- Hubený P. (2019) Základní přehled managementových opatření v jednotlivých zónách ochrany přírody (návrh nových zón NP Šumava, duben 2019) [online]. Dostupné na: <http://www.npsumava.cz/gallery/39/11998-mangementyzon2019webb.pdf> (4.12.2019).
- Chen, D. M., Taylor, A. F. S., Burke, R. M., & Cairney, J. W. G. (2001). Identification of genes for lignin peroxidases and manganese peroxidases in ectomycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 152(1), 151–158. <https://doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00232.x>
- Chytrý, M., Kučera T., (2010). Katalog biotopů České republiky: Habitat catalogue of the Czech Republic (2. vyd). Praha: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR.

- Islam, M. R., Tudryn, G., Bucinell, R., Schadler, L., & Picu, R. C. (2017). Morphology and mechanics of fungal mycelium. *Scientific Reports*, 7(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-017-13295-2>
- Izumi, H., & Finlay, R. D. (2011). Ectomycorrhizal roots select distinctive bacterial and ascomycete communities in Swedish subarctic forests. *Environmental Microbiology*, 13(3), 819–830. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2010.02393.x>
- Janda, P., Svoboda, M., Bače, R., Čada, V., & Peck, J. L. E. (2014). Three hundred years of spatio-temporal development in a primary mountain Norway spruce stand in the Bohemian Forest, central Europe. *Forest Ecology and Management*, 330, 304–311. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.06.041>
- Janda, P., Trotsiuk, V., Mikoláš, M., Bače, R., Nagel, T.A., Seidl, R., Seedre, M., Morrissey, R.C., Kucbel, S., Jaloviar, P., Jasík, M., Vysoký, J., Šamonil, P., Čada, V., Mrhalová, H., Lábusová, J., Nováková, M.H., Rydval, M., Matějů, L., Svoboda, M., 2017. The historical disturbance regime of mountain Norway spruce forests in the Western Carpathians and its influence on current forest structure and composition. *Forest Ecology and Management* 388, 67–78. doi:10.1016/j.foreco.2016.08.014
- Jonášová, M., & Prach, K. (2004). Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak [Online]. *Ecological Engineering*, 23(1), 15-27. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2004.06.010>
- Jonášová, M., Vávrová, E., & Cudlín, P. (2010). Western Carpathian mountain spruce forest after a windthrow: Natural regeneration in cleared and uncleared areas [Online]. *Forest Ecology And Management*, 259(6), 1127-1134. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.12.027>
- Jones, M. D., Durall, D. M., & Cairney, J. W. G. (2003). Ectomycorrhizal fungal communities in young forest stands regenerating after clearcut logging. *New Phytologist*, 157, 399– 422.
- Kaňa, J., Tahovská, K., Kopáček, J., & Šantručková, H. (2015). Excess of organic carbon in mountain spruce forest soils after bark beetle outbreak altered microbial N transformations and mitigated N-saturation. *PLoS ONE*, 10(7). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0134165>
- Kauserud, H., Stige, L. C., Vik, J. O., Økland, R. H., Høiland, K., & Stenseth, N. C. (2008). Mushroom fruiting and climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(10), 3811–3814. <https://doi.org/10.1073/pnas.0709037105>
- Kennedy, Peter G., Kabir G. Peay, a Thomas D. Bruns. 2009. „Root Tip Competition among Ectomycorrhizal Fungi: Are Priority Effects a Rule or an Exception?" *Ecology* 90 (8): 2098–2107. <https://doi.org/10.1890/08-1291.1>.
- Kennedy, Peter., 2010. „Ectomycorrhizal Fungi and Interspecific Competition: Species Interactions, Community Structure, Coexistence Mechanisms, and Future Research Directions: Tansley Review". *New Phytologist* 187 (4): 895–910. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03399.x>.
- Kirk, T. K. a Cullen, D. (1998). “Enzymology and Molecular Genetics of Wood Degradation by White-Rot Fungi. Environmentally Friendly Technologies for the Pulp and Paper industry.“ New York: John Wiley & Sons, ISBN 0-471-15770-8.

- Kjučukov, P. (2019). Horské smrčiny národního parku Šumava ve faktech. *Lesnická Práce: Časopis Pro Lesnicko-Dřevařskou Vědu A Praxi*, 98(3), 20-23.
- Kopáček, J., Bače, R., Hejzlar, J., Kaňa, J., Kučera, T., Matějka, K., ... Turek, J. (2020). Changes in microclimate and hydrology in an unmanaged mountain forest catchment after insect-induced tree dieback. *Science of the Total Environment*, 720. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.137518>
- Korkama, T., Fritze, H., Pakkanen, A., & Pennanen, T. (2007). Interactions between extraradical ectomycorrhizal mycelia, microbes associated with the mycelia and growth rate of Norway spruce (*Picea abies*) clones. *New Phytologist*, 173(4), 798–807. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01957.x>
- Kort, J., Collins, M., & Ditsch, D. (1998). A review of soil erosion potential associated with biomass crops. *Biomass and Bioenergy*, 14(4), 351–359. [https://doi.org/10.1016/S0961-9534\(97\)10071-X](https://doi.org/10.1016/S0961-9534(97)10071-X)
- Kosunen, M., Peltoniemi, K., Pennanen, T., Lyytikäinen-Saarenmaa, P., Adamczyk, B., Fritze, H., ... Starr, M. (2020). Storm and Ips typographus disturbance effects on carbon stocks, humus layer carbon fractions and microbial community composition in boreal *Picea abies* stands. *Soil Biology and Biochemistry*, 148. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107853>
- Krejčíková J. (2019) Vývoj společenstva ektomykorhizních hub na 4 trvalých plochách horských smrčín NP a CHKO Šumava narušených disturbancemi [Development of ectomycorrhizal fungal communities at 4 plots in the disturbed mountain spruce forests in the National Park and Protected Landscape Area Šumava, Mgr. Thesis, in Czech.] 47 pp, Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.
- Kyaschenko, K., Clemmensen, K. E., Hagenbo, A., Karlton, E., & Lindahl, B. D. (2017). Shift in fungal communities and associated enzyme activities along an age gradient of managed *Pinus sylvestris* stands. *The ISME Journal*, 11, 863– 874. <https://doi.org/10.1038/ismej.2016.184>
- Lange, H., Økland, B., & Krokene, P. (2006). Thresholds in the life cycle of the spruce bark beetle under climate change. *Interjournal for Complex Systems*, 1648, 1–10.
- Leopold, D. R. (2016). Ericoid fungal diversity: Challenges and opportunities for mycorrhizal research. *Fungal Ecology*, 24, 114–123. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2016.07.004>
- Liang, M., Johnson, D., Burslem, D. F. R. P., Yu, S., Fang, M., Taylor, J. D., ... Liu, X. (2020). Soil fungal networks maintain local dominance of ectomycorrhizal trees. *Nature Communications*, 11(1). <https://doi.org/10.1038/s41467-020-16507-y>
- Likens, G. E., Bormann, F. G. (1975): An Experimental Approach to New England Landscapes: In Coupling of Land and Water systém. (A. D. Hasler ed.), p. 7–30, Chapman & Hall, London
- Likens, G. E., Bormann, F. H. (1974): Effects of Forest Clearing on the Northern Hardwood Forest Ecosystem and its Biochemistry. Proceedings of the First International Congress of Ekology; 8–14. 9. 1974; The Hague; The Netherlands. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation, p. 330–335

- Lindahl, Björn D., a Anders Tunlid. 2015. „Ectomycorrhizal Fungi - Potential Organic Matter Decomposers, yet Not Saprotrophs". *New Phytologist* 205 (4): 1443–47. <https://doi.org/10.1111/nph.13201>.
- Linderman RG. 1988. Mycorrhizal interactions with the rhizosphere microflora: the mycorrhizosphere effect. *Phytopathology* 78: 366–371.
- Marschner, H. (1991). Mechanisms of adaptation of plants to acid soils. *Plant and Soil*, 134(1), 1–20. <https://doi.org/10.1007/BF00010712>
- Mejstřík, Václav., 1988. Mykorhizní symbiózy. 1.vyd. Praha: Academia
- Menkis A, Vasiliauskas R, Taylor AFS, Stenlid J, Finlay R (2005) Fungal communities in mycorrhizal roots of conifer seedlings in forest nurseries under different cultivation systems, assessed by morphotyping, direct sequencing and mycelial isolation. *Mycorrhiza* 16:33-41
- Mieslerová, B., Sedlářová M. a A. Lebeda (2015): Praktické využití hub a houbám podobných organismů v potravinářství, zemědělství, lékařství a průmyslu. 1. vyd. Olomouc: Univerzita Palackého v Olomouci. 175 s. ISBN 978-80-244-4703-2.
- Mikkelsen, K. M., Dickenson, E. R. V., Maxwell, R. M., Mccray, J. E., & Sharp, J. O. (2013). Water-quality impacts from climate-induced forest die-off. *Nature Climate Change*, 3(3), 218–222. <https://doi.org/10.1038/nclimate1724>
- Miko, L. (2019). Život v půdě: Příručka pro začínající půdní biology. Brno: Lipka – školské zařízení pro environmentální vzdělávání Brno, příspěvková organizace. str.103
- Mohr, C. H., Coppus, R., Iroumé, A., Huber, A., & Bronstert, A. (2013). Runoff generation and soil erosion processes after clear cutting. *Journal of Geophysical Research: Earth Surface*, 118(2), 814–831. <https://doi.org/10.1002/jgrf.20047>
- Myneni, R. B., Dong, J., Tucker, C. J., Kaufmann, R. K., Kauppi, P. E., Liski, J., ... Hughes, M. K. (2001). A large carbon sink in the woody biomass of northern forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(26), 14784–14789. <https://doi.org/10.1073/pnas.261555198>
- Niemelä, J. (1999). Management in relation to disturbance in the boreal forest [Online]. *Forest Ecology And Management*, 115(2-3), 127-134. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00393-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00393-4)
- Nilsson, R. H., Larsson, K.-H., Taylor, A. F. S., Bengtsson-Palme, J., Jeppesen, T. S., Schigel, D., Kennedy, P., Picard, K., Glöckner, F. O., Tedersoo, L., Saar, I., Kõljalg, U., & Abarenkov, K. (2019). The UNITE database for molecular identification of fungi: handling dark taxa and parallel taxonomic classifications. *Nucleic Acids Research*, 47(D1), D259–D264. <https://doi.org/10.1093/nar/gky1022>
- Panayotov, M., Kulakowski, D., Laranjeiro Dos Santos, L., Bebi, P., 2011. Wind disturbances shape old Norway spruce-dominated forest in Bulgaria. *Forest Ecology and Management* 262, 470–481. [doi:10.1016/j.foreco.2011.04.013](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.04.013)
- Peay, K. G., Kennedy, P. G., & Bruns, T. D. (2011). Rethinking ectomycorrhizal succession: Are root density and hyphal exploration types drivers of spatial and temporal zonation? *Fungal Ecology*, 4(3), 233–240. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2010.09.010>

- Pec, G. J., Karst, J., Taylor, D. L., Cigan, P. W., Erbilgin, N., Cooke, J. E. K., et al. (2017). Change in soil fungal community structure driven by a decline in ectomycorrhizal fungi following a mountain pine beetle (*Dendroctonus ponderosae*) outbreak [Online]. *New Phytologist*, 213(2), 864-873. <https://doi.org/10.1111/nph.14195>
- Perotto, S., Daghino, S., & Martino, E. (2018, December 1). Ericoid mycorrhizal fungi and their genomes: another side to the mycorrhizal symbiosis? *New Phytologist*. Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1111/nph.15218>
- Pierce, R. S., Hornback, J. W., Martin, C. W., Tritton, L. M., Smith, C. T., Federer, C. A., Yawney, H. W. (1993): *Whole Tree Clearcutting in New England: Managers Guide to Impact on Soils, Streams, and Regeneration*. Unites Stages Department of Agriculture
- Piliarová, M., Ondreichková, K., Hudcovicová, M., Mihálik, D., & Kraic, J. (2019, April 1). Arbuscular Mycorrhizal Fungi - Their Life and Function in Ecosystem. *Agriculture*. De Gruyter. <https://doi.org/10.2478/agri-2019-0001>
- Pobědinskij, A. V., Krečmer, V. (1984): *Funkce lesů v ochraně vod a půdy*, 1. vyd. Praha: Státní zemědělské nakladatelství
- Queloz, V., Grünig, C. R., Berndt, R., Kowalski, T., Sieber, T. N., & Holdenrieder, O. (2011). Cryptic speciation in *Hymenoscyphus albidus*. *Forest Pathology*, 41(2), 133–142. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.2010.00645.x>
- Ruckstuhl, K. E., Johnson, E. A., & Miyanishi, K. (2008, July 12). Introduction. The boreal forest and global change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. Royal Society. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2196>
- Rygiewicz, P. T., & Andersen, C. P. (1994). Mycorrhizae alter quality and quantity of carbon allocated below ground. *Nature*, 369(6475), 58–60. <https://doi.org/10.1038/369058a0>
- Rytioja, J. et al., 2014. Plant-Polysaccharide-Degrading Enzymes from Basidiomycetes. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 78(4), pp.614–649. Available at: <http://mbr.asm.org/lookup/doi/10.1128/MMBR.00035-14>.
- Seidl, R., Müller, J., Hothorn, T., Bässler, C., Heurich, M., Kautz, M., & Kaplan, I. (2016). Small beetle, large-scale drivers: how regional and landscape factors affect outbreaks of the European spruce bark beetle [Online]. *Journal Of Applied Ecology*, 53(2), 530-540. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12540>
- Schreiner RP, Bethlenfalvay GJ. 1995. Mycorrhizal interactions in sustainable agriculture. *Critical Review in Biotechnology* 15: 271–285.
- Schrey, S. D., Schellhammer, M., Ecke, M., Hampp, R., & Tarkka, M. T. (2005). Mycorrhiza helper bacterium *Streptomyces* Ach 505 induces differential gene expression in the ectomycorrhizal fungus *Amanita muscaria* [Online]. *New Phytologist*, 168(1), 205-216. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01518.x>
- Sietiö, O. M., Santalahti, M., Putkinen, A., Adamczyk, S., Sun, H., & Heinonsalo, J. (2019). Restriction of plant roots in boreal forest organic soils affects the microbial community but does not change the

dominance from ectomycorrhizal to saprotrophic fungi. *FEMS Microbiology Ecology*, 95(9). <https://doi.org/10.1093/femsec/fiz133>

Sietse van der Linde, S., Holden, E., Parkin, P. I., Alexander, I. J., & Anderson, I. C. (2012). Now you see it, now you don't: The challenge of detecting, monitoring and conserving ectomycorrhizal fungi. *Fungal Ecology*, 5(5), 633–640. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2012.04.002>

Smith, G. R., & Wan, J. (2019). Resource-ratio theory predicts mycorrhizal control of litter decomposition. *New Phytologist*, 223(3), 1595–1606. <https://doi.org/10.1111/nph.15884>

Smith, S. E., & Read, D. J. (2008). *Mycorrhizal Symbiosis* (3rd ed.). Academic Press.

Sommerfeld, A., Rammer, W., Heurich, M., Hilmers, T., Müller, J., & Seidl, R. (2020). Do bark beetle outbreaks amplify or dampen future bark beetle disturbances in Central Europe? *Journal of Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13502>

Sterkenburg, E., Clemmensen, K. E., Lindahl, B. D., & Dahlberg, A. (2019). The significance of retention trees for survival of ectomycorrhizal fungi in clear-cut Scots pine forests. *Journal of Applied Ecology*, 56(6), 1367–1378. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13363>

Svoboda, M., Fraver, S., Janda, P., Bače, R., & Zenáhlíková, J. (2010). Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest. *Forest Ecology and Management*, 260(5), 707–714. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.05.027>

Swanson, F. J., & Dyrness, C. T. (1975). Impact of clear-cutting and road construction on soil erosion by landslides in the western Cascade Range, Oregon. *Geology*, 3(7), 393–396. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(1975\)3<393:IOCARC>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(1975)3<393:IOCARC>2.0.CO;2)

Šach, F. (1986): Vliv obnovních způsobů a těžebně dopravních technologií na erozi půdy [Kandidátská disertační práce]. Opočno: Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti Jiloviště-Strnady, s. 84

Šach, F. (1990): Eroze půdy na imisních holosečích vyvolaná těžbou a soustředováním dřeva a návrh opatření k její minimalizaci. Práce Výzkumného ústavu lesního hospodářství a myslivosti, 75: 203–236

Šindelář, J. (2001): Aplikace hospodářských způsobů a forem v lesnické pěstební praxi v podmínkách České republiky. Zprávy lesnického výzkumu, 46 (3): 169–175

Štefková, K., Okrouhlík, J., & Doležal, P. (2017). Development and survival of the spruce bark beetle, *Ips typographus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) at low temperatures in the laboratory and the field. *European Journal of Entomology*, 114(1), 1–6. <https://doi.org/10.14411/eje.2017.001>

Šušla, M., & Svobodová, K. (2006). Ligninolytické enzymy jako účinné nástroje pro biodegradaci obtížně rozložitelných organopolutantů. *Chemicke Listy*.

Taylor, A. N. D. Y. F. S., & Alexander, I. A. N. (2005). The ectomycorrhizal symbiosis: life in the real world [Online]. *Mycologist*, 19(3), 102–112. [https://doi.org/10.1017/S0269-915X\(05\)00303-4](https://doi.org/10.1017/S0269-915X(05)00303-4)

Tedersoo, L., & Lindahl, B. (2016). Fungal identification biases in microbiome projects. *Environmental Microbiology Reports*, 51(8), 1235–1256. <https://doi.org/10.1111/1758-2229.12438>



TESAŘOVÁ, M., J. ZÁHORA a E. ŠROUBKOVÁ., 2000 Půdně biologické procesy a výživa rostlin. Půdní úrodnost: sborník referátů z II. konference s mezinárodní účastí, Brno 31.5.2000. V Brně: Mendelova zemědělská a lesnická univerzita, 16-21.

Treu, R., Karst, J., Randall, M., Pec, G. J., Cigan, P. W., Simard, S. W., et al. (2014). Decline of ectomycorrhizal fungi following a mountain pine beetle epidemic [Online]. *Ecology*, 95(4), 1096-1103. <https://doi.org/10.1890/13-1233.1>

Uroz S., Calvaruso C., Turpault M.P., Pierrat J.C., Mustin C., Frey-Klett P., Effect of the mycorrhizosphere on the genotypic and metabolic diversity of the bacterial communities involved in mineral weathering in a forest soil. *Appl Environ Microbiol.* 2007 May;73(9):3019-27. doi: 10.1128/AEM.00121-07. Epub 2007 Mar 9. PMID: 17351101; PMCID: PMC1892860.

Uroz, S., Buée, M., Deveau, A., Mieszkin, S., & Martin, F. (2016). Ecology of the forest microbiome: Highlights of temperate and boreal ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 103, 471–488. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.09.006>

Varenius, K., Lindahl, B. D., & Dahlberg, A. (2017). Retention of seed trees fails to lifeboat ectomycorrhizal fungal diversity in harvested Scots pine forests. *FEMS Microbiology Ecology*, 93(9). <https://doi.org/10.1093/femsec/fix105>

Varenius, K., Kårén, O., Lindahl, B., & Dahlberg, A. (2016). Long-term effects of tree harvesting on ectomycorrhizal fungal communities in boreal Scots pine forests. *Forest Ecology and Management*, 380, 41– 49. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.08.006>

VARMA, A a Bertold HOCK., 1999. Mycorrhiza: structure, function, molecular biology, and biotechnology. 2nd ed. New York: Springer, , xviii, 704 p. ISBN 35- 406-3981-0.

Veselá, P., Vašutová, M., Edwards-Jonášová, M., & Cudlín, P. (2019). Soil fungal community in Norway spruce forests under bark beetle attack. *Forests*, 10(2). <https://doi.org/10.3390/f10020109>

Vestin, P., Mölder, M., Kljun, N., Cai, Z., Hasan, A., Holst, J., ... Lindroth, A. (2020). Impacts of clear-cutting of a boreal forest on carbon dioxide, methane and nitrous oxide fluxes. *Forests*, 11(9). <https://doi.org/10.3390/f11090961>

Wallander, H., Göransson, H., & Rosengren, U. (2004). Production, standing biomass and natural abundance of 15N and 13C in ectomycorrhizal mycelia collected at different soil depths in two forest types. *Oecologia*, 139(1), 89-97.

Wallander, H., Johansson, U., Sterkenburg, E., Durling, M. B., & Lindahl, B. D. (2010). Production of ectomycorrhizal mycelium peaks during canopy closure in Norway spruce forests. *New Phytologist*, 187, 1124– 1134. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03324.x>

Watkinson, S. C., Boddy, L., Money, N. P., & Carlile, M. J. (2016). *The Fungi*. Amsterdam: Elsevier, Academic Press. str.1

Wermelinger, B. (2004). Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* - A review of recent research. *Forest Ecology and Management*, 202(1–3), 67–82. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.018>

Wolfe, B. E., Tulloss, R. E., & Pringle, A. (2012). The irreversible loss of a decomposition pathway marks the single origin of an ectomycorrhizal symbiosis. *PLoS ONE*, 7(7). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0039597>

Yuan, S.-F., T.-H. Wu, H.-L. Lee, H.-Y. Hsieh, W.-L. Lin, B. Yang, C.-K. Chang, et al. 2015. Biochemical characterization and structural analysis of a bifunctional cellulase/xylanase from *Clostridium thermocellum*. *The Journal of Biological Chemistry* 290 (9): 5739–48

Zak, D. R., Pellitier, P. T., Argiroff, W. A., Castillo, B., James, T. Y., Nave, L. E., Tunlid, A. (2019, July 1). Exploring the role of ectomycorrhizal fungi in soil carbon dynamics. *New Phytologist*. Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1111/nph.15679>