



Česká zemědělská univerzita v Praze
Fakulta lesnická a dřevařská
Katedra pěstování lesů

**Význam mykorhizní symbiózy pro produkci sadebního
materiálu v tropických lesích**

Importance of mycorrhizal symbiosis for nursery production in tropical
forests

Bakalářská práce

Konzultant bakalářské práce: Ing. Miroslav Svoboda, Ph.D.

Autor bakalářské práce: Lenka Baloušková

duben 2011

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně, pod vedením
Ing. Miroslava Svobody, Ph.D., na základě vědecké literatury.

V Praze, dne 27.4.2011

Lenka Baloušková

Poděkování

Děkuji Ing. Miroslavu Svobodovi, Ph.D. za věcné rady, které mi byly nápomocné
při tvorbě této bakalářské práce.

Abstrakt

Mykorhizní houby tvoří podstatnou složku lesního ekosystému, hrají důležitou roli v koloběhu živin, udržují rovnováhu ekosystému a pomáhají plnit některé ekologické funkce (stabilizace půd, biodiverzita). Na antropogenně narušených stanovištích často mykorhizní houby chybí nebo se nevyskytují v počtech, které nepostačují k plnění jejich funkce. Při zalesňování antropogenně narušených stanovišť a nelesních půd by mohlo být v určitých případech přínosné znovu zavést mykorhizní symbionty do prostředí. Ve vlhkých tropech tvoří téměř všechny druhy dřevin mykorhizní asociace. Jednou z možností zavedení symbiotických hub do prostředí je výsadba sadebního materiálu očkovaného mykorhizní houbou. Mykorhizní houby zkvalitňují výživu rostlin, která pak zlepšuje ujmavost, zvyšuje produkci rostlin a jejich odolnost proti půdním stresům. Byla vyvinuta řada metod výroby očkovacího přípravku, jakož i řada metod provedení samotného očkování. Je důležité rovněž přizpůsobit celý pěstební program, především hnojení a použití pesticidů, tak aby podmínky vyhovovaly ekologickým požadavkům mykorhizní houby.

Abstract

The mycorrhizae constitute an important part of a forest ecosystem. They are vital to a nutrient cycle, they also help to maintain ecosystem stability and provide certain environmental functions, such as stabilization of soils or preservation of biodiversity. There is usually a lack of mycorrhizal fungi on anthropogenically disturbed sites. They are either absent or in such a low abundance that they cannot provide these functions. In wet tropics almost all species of woody plants form associations with mycorrhizal fungi. When reforesting disturbed sites or non-forest areas it may be beneficial to reintroduce mycorrhizal fungi to the ecosystem. One possible method of this is a reintroduction of inoculated nursery stock. Mycorrhizae improve plant nutrition, which results in better field performance after outplanting, enhanced production and increased tolerance to various soil stresses. Some technologies of inoculum production have already been developed, as well as methods of inoculation of a nursery stock. It is essential to adjust the nursery program to the needs of mycorrhizal fungi, in particular with regard to fertilization and use of pesticides.

Obsah

Abstrakt.....	3
Obsah	4
1 Úvod.....	5
2 Mykorhizní symbióza	6
2.1 Typy mykorhizních symbióz	6
2.1.1 Arbuskulární mykorhizní symbióza	6
2.1.2 Ektomykorhizní symbióza.....	7
3 Mykorhizní symbióza v rostlinném společenstvu.....	9
3.1 Vliv mykorhizy na konkurenční vztahy v rostlinném společenstvu	9
3.1.1 Společné mykorhizní sítě	9
3.1.2 Efekt chůvy	11
3.2 Mykorhíza v průběhu sukcese	12
3.3 Vliv mykorhizní symbiózy na diverzitu	14
3.4 Vliv mykorhizy na půdu a půdní organismy.....	15
4. Aplikace mykorhizních poznatků v lesnictví.....	17
4.1 Význam mykorhizy při produkci reprodukčního materiálu dřevin	17
4.2 Další využití mykorhizní symbiózy	19
4.3 Vliv na výživu a růst.....	20
5. Produkce mykorhizních rostlin	25
5.1 Mykorhizní inokulum	25
5.2 Výroba inokula	25
5.2.1 Ektomykorhizní inokulum.....	25
5.2.2 Arbuskulárně mykorhizní inokulum.....	26
5.3 Výběr inokula	27
5.3 Metody inokulace sadebního materiálu	28
5.3.1 Inokulace krytokořeného sadebního materiálu.....	29
5.3.2 Inokulace prostokořeného sadebního materiálu	29
5.4 Omezení ve školkařském provozu	30
5.4.1 Hnojení.....	30
5.4.2 Substrát a obaly	31
5.4.3 Závlaha	31
5.4.4 Využití pesticidů a fungicidů	31
5.4.5 Úprava kořenového systému	32
5.4.6 Možné komplikace ve sklenících	32
Závěr	33
Seznam obrázků	34
Seznam použité literatury:.....	35

1 Úvod

Cílem této bakalářské práce je shrnout základní poznatky o mykorhizní symbióze, zhodnotit její roli v ekosystému a poukázat na možné využití při produkci sadebního materiálu. Součástí této práce je také popis některých praktických metod využívaných při produkci mykorhizního sadebního materiálu.

Zajímám se o tropické lesnictví a s praktickým využitím mykorhizní symbiózy jsem se setkala poprvé na studijním pobytu ve Španělsku, kde mne toto téma nemálo zaujalo. V době výběru tématu bakalářské práce jsem se dozvěděla, že jsem byla vybrána jako kandidát na zahraniční stáž v Ekvádoru. Mým osobním záměrem bylo v průběhu psaní této práce získat vědomosti, které bych později mohla zhodnotit na stáži.

Mnoho tropických půd vykazuje nedostatek živin dostupných rostlinám a je zde často vyšší zastoupení toxických prvků v půdě (Al, Mn). Jednou ze strategií rostlin, jak se vyrovnat s těmito nepříznivými podmínkami, je tvorba mykorhizní symbiózy. Umělá inokulace sadebního materiálu symbiotickou houbou nalezne uplatnění zejména při produkci rostlin určených k zalesnění antropogenně narušených stanovišť nebo nelesních půd. Znovuzavedení mykorhizních hub do ekosystému je vhodné v případě, že mykorhizní houby se na těchto pozmeněných stanovištích nevyskytují a zároveň zde není předpoklad, že by mohly v krátké době spontánně kolonizovat stanoviště. Mykorhizní inokulace v lesní školce by mohla být zásadním krokem v produkci kvalitního sadebního materiálu autochtonních dřevin závislých na mykorhizní symbióze (obligátní mykotrofové).

2 Mykorhizní symbióza

Mykorhizní symbióza je převážně mutualistický vztah mezi půdními houbami a kořeny vyšších rostlin. Ve speciálně utvořených strukturách - mykorhizách dochází k výměně látek mezi organismy. Rostlina předává mykorhizní houbě část uhlovodíků vzniklých při fotosyntéze, zatímco houba dodává rostlině živiny, především dusík a fosfor. Tyto živiny houba absorbuje z půdy díky činnosti široce rozvětveného mycelia, které je schopno pronikat i do velmi jemných struktur. Vztah s houbou může rovněž mít za následek zvýšenou odolnost hostitele vůči vodnímu stresu, patogenním organismům a nepříznivým půdním podmínkám (Rodriguez et al. 2004).

2.1 Typy mykorhizních symbióz

V přírodě existují různé typy mykorhizních symbióz. Základní dělení spočívá v dělení na endomykorhizní typy symbióz, ektomykorhizní a ektendomykorhizní. Endomykorhizní typy se vyznačují tím, že hyfy hub pronikají dovnitř kořenových buněk. Do této skupiny patří arbuskulární mykorhizní symbióza, erikoidní mykorhizní symbióza a orchideoidní symbióza. Hyfy ektomykorhizních hub nepronikají do kořenových buněk hostitele, ale tvoří své struktury v mezibuněčných prostorech. Ektendomykorhizní symbiózy tvoří přechodný typ mezi oběma výše zmíněnými typy (Gryndler et al. 2004). Tato bakalářská práce se bude zabývat především arbuskulární mykorhizní symbiózou a ektomykorhizní symbiózou, protože jsou v přírodě nejrozšířenější.

2.1.1 Arbuskulární mykorhizní symbióza

Arbuskulární mykorhizní symbióza (AM symbióza) je v přírodě nejrozšířenější a nejstarobylější typ mykorhizní symbiózy. Najdeme ji po celém světě. Je odhadováno, že se vyskytuje nejméně u 80% všech druhů cévnatých rostlin (Wang et Qiu 2006). Houby tvořící arbuskulární mykorhizní symbiózu jsou zařazeny do řádu *Glomales* a patří mezi *Glomeromycota* (Gryndler et al. 2004). Tyto houby jsou z mykorhizních hub nejvíce vzdálené saprofytickému způsobu života. Řadí se mezi obligátní symbionty. Jejich životní

cyklus je spjatý s přítomností hostitele, bez hostitele mohou přežít jen omezenou dobu ve formě spor (Brundrett 2002).

Symbiotická houba tvoří 3 základní struktury: arbuskuly, vezikuly a kořenové mycelium. Pojem arbuskula dává název i tomuto typu symbiózy. Arbuskuly jsou místem přenosu látek mezi houbou a hostitelem. Arbuskula je orgán, který vzniká mnohočetným vidličnatým dělením hyf symbiotické houby uvnitř kořenové buňky hostitele. V buňce nedochází k perforaci cytoplazmatické membrány, pouze k jejímu vchlípení. Vezikuly jsou ztlustěliny hyf symbiotické houby v kořenech hostitele, jejichž funkce není dodnes přesně známa. Předpokládá se, že by to mohla být funkce zásobní či reprodukční. Mycelium je nepřehrádkované, bohatě větvené a proniká do půdního prostoru (Castellano et Molina 1989, Gryndler et al. 2004).

Přítomnost AM hub na kořenech není jednoduché rozpoznat, neboť kolonizované kořeny nejsou rozeznatelné pouhým okem (Castellano et Molina 1989) a AM houby netvoří plodnice, nýbrž jen mikroskopické spory v půdě. Je třeba použít laboratorní techniky a mikroskop.

Arbuskulární mykorhizní houby kolonizují jak dřevinné tak i řadu bylinných druhů. Symbióza s těmito houbami je dnes široce využívána v integrovaném zemědělství. Těmto houbám vyhovuje nejvíce prostředí kde dochází k rychlému obratu živin, s převažující formou humusu mul (Gryndler et al. 2004).

Ve starší literatuře se můžeme setkat s pojmem vesikulárně-arbuskulární mykorhiza (VAM), který označuje tytéž vztahy. V současnosti se tento pojem již téměř nepoužívá a je nahrazen pojmem arbuskulární mykorhiza. Je to proto, že některé arbuskulární mykorhizní houby netvoří vezikuly v kořenech hostitele (Brundrett 2004).

2.1.2 Ektomykorhizní symbióza

Houby tvořící ektomykorhizní symbiózu najdeme zejména v lesích mírného pásu a v boreálních ekosystémech, ale také i v tropických lesích (Gryndler et al. 2004).

Houby tvořící ektomykorhizní symbiózu jsou charakteristické tím, že hyfami nepronikají do kořenových buněk hostitele. Hyfy vylučují enzymy se schopností rozpouštět střední lamelu a pronikají do mezibuněčných prostor kořene hostitele, kde tvoří hustou síť tzv. Hartigovu síť. Na povrchu kořínků hostitele vytváří houbové mycelium povlak, tzv. hyfový plášť (Gryndler et al. 2004, Castellano et Molina 1989). Houby tvoří také

rozsáhlé mycelium, jehož biomasa může nabývat i značných hodnot. Odhaduje se, že v lesní půdě se na 1 ha plochy nachází asi 800kg mycelia (Wallander et al. 2001). Tyto houby tvoří plodnice, které zajišťují produkci spor. Nejen u nás, je populární tyto plodnice v lese sbírat a využívat ke kulinářským účelům.

Zkušený pozorovatel rozezná pouhým okem, zda se jedná o mykorhizovaný kořínek či nikoli. Na povrchu kořenového vlášení tvoří charakteristický houbový plášť, který obklopuje jemné kořínky. Často jsou vidět houbová vlákna vycházející z pláště a která kolonizují půdu (Castellano et Molina 1989).

Ektomykorhizní houby tvoří symbiózu pouze s dřevinami. Většina našich hospodářsky významných dřevin tvoří tuto symbiózu (Pešková 2008). Ve vlhkých tropech tvoří ektomykorhizní symbiózu většinou druhy ranných sukcesních stádií (Smith and Read 2008). Vyskytují se zvláště v půdách s typem humusu mor a moder (Gryndler et al. 2004).

3 Mykorhizní symbióza v rostlinném společenstvu

Přítomnost a složení půdních mikrobiotických společenstev má nepochybně velký vliv na vztahy mezi rostlinami a v důsledku toho i na různorodost rostlinného společenstva. Abychom tedy mohli plně porozumět struktuře a dynamice rostlinného společenstva, je třeba uvážit také vliv mikrobiálních organismů, mezi které patří mimo jiné i mykorhizní houby (Bever et al. 2010).

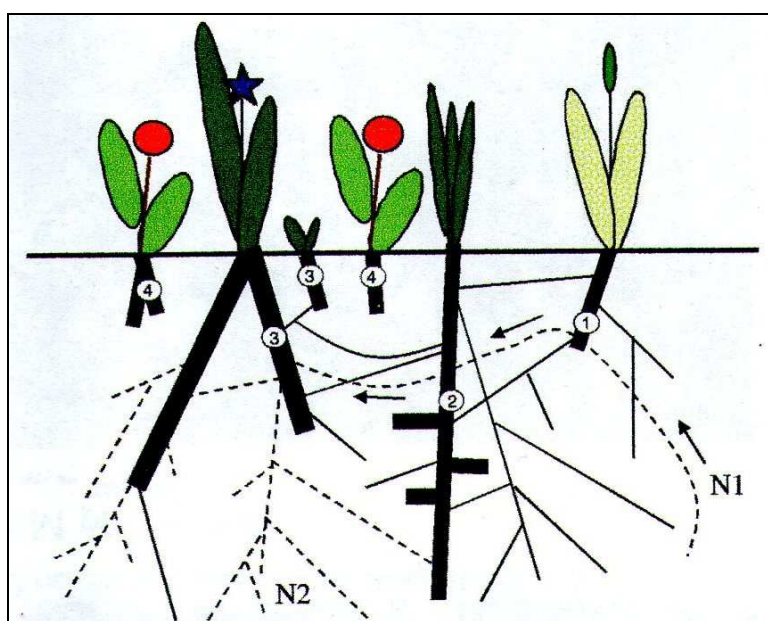
3.1 Vliv mykorhizy na konkurenční vztahy v rostlinném společenstvu

Dosavadní teorie vysvětlující společný výskyt druhů v určitém prostředí se zakládaly na myšlence, že existuje určitý limitující faktor, tedy zdroj. Organismus, který je na daném stanovišti dominantní, tento nejvíce omezený zdroj využívá, a to ve větší míře než ostatní druhy (Tillman 1982). Tato teorie platí ve velké míře pro vodní společenstva, ale již v menší míře pro suchozemské rostliny. Obecně modely založené na této teorii nezahrnují mikrobiální symbionty, které zprostředkovávají příjem živin (Miller et al. 2005). Téměř všechny suchozemské rostliny využívají těchto symbiotických vztahů. Velká část zásob dusíku na souši vznikla vázáním symbiotickými organismy a téměř všechny rostliny na souši využívají zásobování fosforem přes mykorhizní houby (Vance 2001). Vzhledem k tomu, že symbiotické organismy pozměňují příjem živin, pozměňují zároveň i podmínky pro kompetitivní koexistenci, ať už pozitivně či negativně. Například symbiont, zvyšující produktivitu rostliny, také umožňuje hostiteli přetrvat v prostředí s nižším obsahem limitující živiny a tento symbiotický vztah může přímo přispět ke kompetičnímu vyloučení jiných druhů. (Bever et al. 2010).

3.1.1 Společné mykorhizní sítě

Jedním ze způsobů, kterým může změna přístupu k živinám ovlivnit složení rostlinného společenstva, je sdílení zdrojů skrze společné mycelium mykorhizní houby. Mnohé houby tvořící AM symbiózu nemají jen jednoho specifického hostitele. Rozsáhlé mycelium jednoho jedince je schopno kolonizovat mnoho hostitelů najednou, mohou být

i různého druhu (Bever et al. 2010; Van der Heiden et Horton 2008). Navíc mohou být jedním jedincem kolonizovány jak semenáčky, tak i dospělé rostliny. Mycelium propojující kořenové systémy mnoha jedinců vytváří takzvanou společnou mykorhizní síť (common mycorrhizal network). Existence této sítě propojující kořenové systémy rostlin znamená, že houby mají schopnost přemísťovat zdroje mezi hostiteli, nezávisle na jejich velikosti, postavení ve společenstvu, nebo jejich druhu. Mykorhizní síť je tedy živé mycelium kolonizující a propojující současně kořeny rostlin stejného i odlišného druhu. (Van der Heiden et Horton 2008).



Obr. 1: Sdílení zdrojů v mykorhizních sítích (Van der Heiden et Horton 2008)

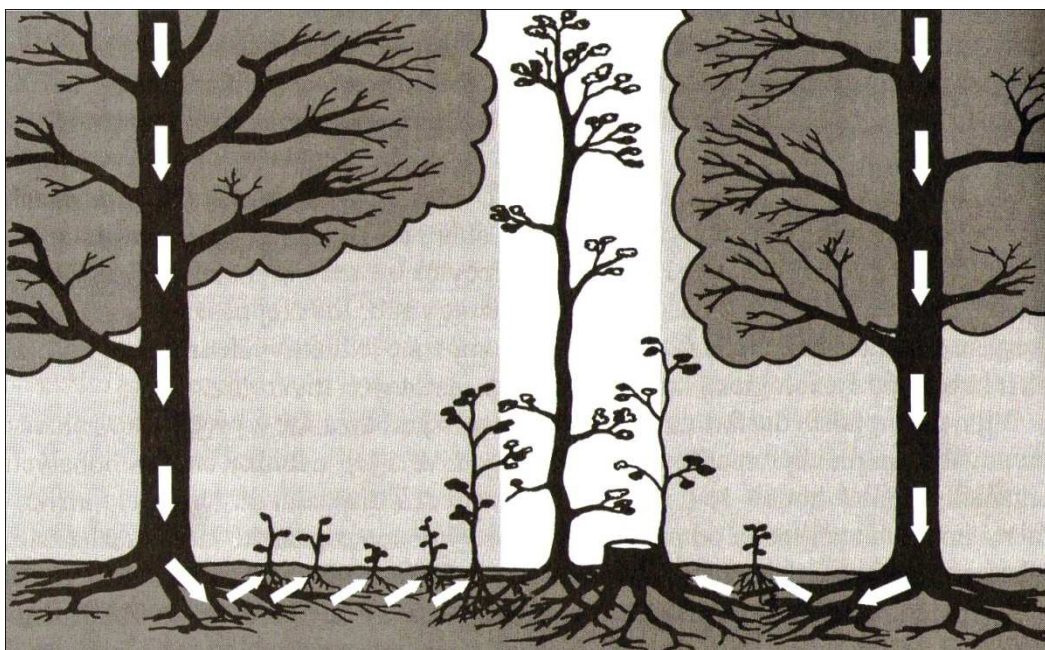
Jeden jedinec mykorhizní houby kolonizuje různé rostliny stejného i odlišného druhu. Uhlíkaté sloučeniny a dusík se mohou pohybovat skrz tuto společnou mykorhizní síť. Různé číslice reprezentují různé druhy rostlin. Například druh 1, 2 a 3 jsou kolonizovány stejnou mykorhizní houbou (přerušovaná linie). Živiny mohou být houbou získány v blízkosti rostliny 1 (N1) a přesunuty k rostlině 1 nebo 2. Živiny z prostoru N2 mohou proudit k rostlině 2 nebo 3. Navíc jsou rostliny 1, 2 a 3 kolonizovány ještě jinou mykorhizní houbou (plná čára). Některé rostliny nejsou kolonizovány mykorhizní houbou (rostlina 4). Velikost rostlin je rozdílná (např. rostlina 3) a to ukazuje, že rostliny v různých stádiích růstu mohou být kolonizovány jednou mykorhizní houbou.

V mnoha rostlinných společenstvech dominují rostlinné druhy, které tvoří mykorhizu, včetně většiny travních společenstev, savan, lesů boreálních, mírného pásma i

tropických (Read 1991). V těchto společenstvech se vyskytují rozsáhlé mykorhizní sítě (Leake et al. 2004) a většina rostlin je obvykle značně kolonizována těmito mykorhizními sítěmi. Prováděné skleníkové experimenty na rostlinách pěstovaných v substrátu chudém na živiny ukazují, že mnoho rostlin má užitek z přítomnosti mykorhizní houby (Smith et Read 2008). Avšak tyto experimenty byly většinou prováděny s rostlinami rostoucími za nepřítomnosti kompetičních tlaků a jen málo studií testovalo význam mykorhizních sítí (Van der Heiden et Horton 2008). Experimenty byly prováděny s různými druhy dřevin, a značná část z nich poukazuje, že mnohým dřevinám prospívá mykorhizní kolonizace, zejména na půdách či substrátech s nízkým obsahem živin (Karst et al. 2008). Přesto je obtížné studovat vliv mykorhizních půdních sítí na růst dřevin v přírodních ekosystémech. Je to zejména tím, že mykorhizní houby se tam již přirozeně vyskytují. (Van der Heiden et Horton 2008, Pešková 2008).

3.1.2 Efekt chůvy

Mykorhizní houby většinou kolonizují všechny jedince, kteří jsou schopni tvořit mykorhizu, nezávisle na jejich velikosti či stádiu vývoje (Van der Heiden et Horton 2008). V přítomnosti mykorhizních hub se snižuje vzájemné soupeření rostlin o zdroje (Gryndler et al. 2004). To se projevuje zejména v růstu a přežívání semenáčků, které jsou prostřednictvím ektomykorhizních hub zásobovány nejen minerálními živinami, ale i energetickými sloučeninami a dalšími organickými látkami (Simard et al. 1997). Proto také ektomykorhizní semenáčky v tropickém lese, kde je ve spodní etáži velký nedostatek světla, přežívají podstatně lépe, jsou-li společnou myceliální sítí spojeny s kořeny dospělých dřevin (Onguene et Kyuper 2002). Takto jsou totiž připraveny na chvíli, kdy v jejich okolí některý ze vzrostlých stromů padne a dojde k průniku světla i do spodních etází. Dobře živěné semenáčky mají tehdy všechny předpoklady k tomu, aby mohly začít rychle růst a tak v soutěži o světlo s okolními rostlinami uspěly. Tento jev se nazývá efekt chůvy (nurse effect), neboť dospělé rostliny vlastně odchovávají (po určitou dobu udržují při životě) semenáčky další generace (Gryndler et al. 2004).



Obr. 2: Efekt chůvy – nurse effect (Gryndler et al. 2004)

Pod stromovými porosty zastiňujícími povrch půdy, žije i přes nedostatek světla značné množství semenáčků, jejichž kořeny jsou prostřednictvím mycelia mykorhizních hub propojeny s kořeny dospělých stromů. Tím mají semenáčky možnost pro svou výživu částečně energii bohaté látky, získané mykorhizními houbami od vzrostlých hostitelů a přečkat tak období, kdy musí růst ve stínu. Šipky na obrázku schématicky znázorňují tok energie. Po prosvětlení porostu padnutím stromu jsou takto udržované semenáčky připraveny odstartovat rychlý růst a zaplnit vzniklý prostor.

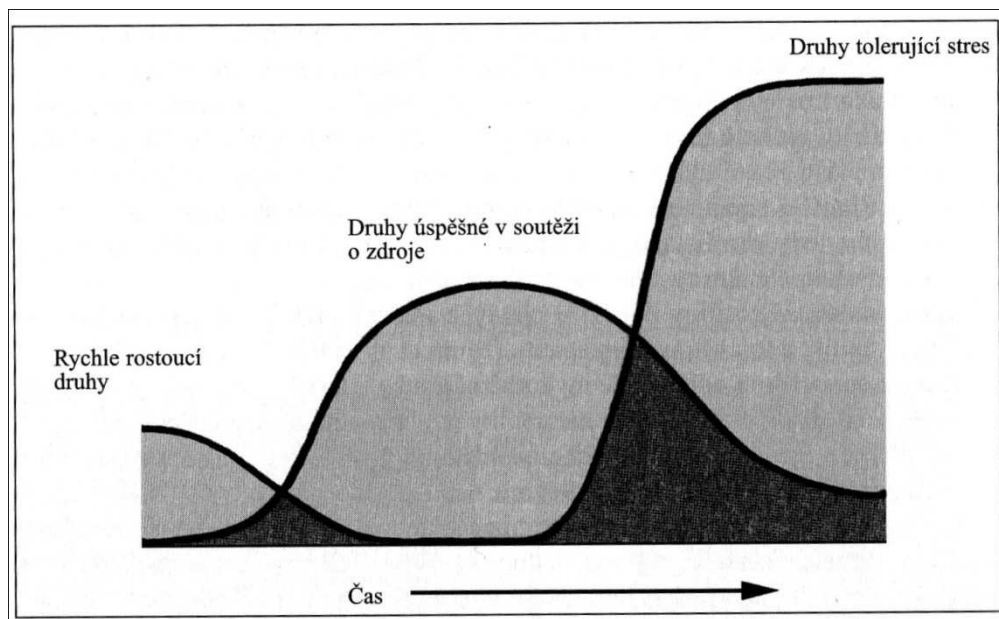
3.2 Mykorhíza v průběhu sukcese

Počáteční růst, druhů účastnících se rané fáze sukcese by mohl být více závislý na AM symbiózních houbách, na půdách chudých na živiny, zatímco druhy, které jsou typické pro pozdější stádia sukcese, by mohly být méně závislé na AM symbióze. Potenciál AM inokula klesá v průběhu sukcesního procesu (Zangaro 2000).

Některé mykotrofní rostliny nemohou růst bez symbiózy s mykorhizní houbou (obligátní mykotrofové). Jiné rostou v úrodných půdách lépe bez mykorhizy, ale mají prospěch z mykorhizního vztahu v půdách chudých (fakultativní mykotrofové). Proto přítomnost mykorhizních hub a úrodnost půdy ovlivňují výskyt rostlinných druhů. A naopak - kompozice rostlinného společenstva ovlivňuje výskyt mykorhizních hub v půdě. AM houby jsou obligátní symbionti, jsou závislé na uhlovodících dodávaných mykotrofní rostlinou. Ve formě spor jsou sice schopny přežít určitý čas bez hostitelské

rostliny, ale tato doba je omezená, zvláště v podmínkách vlhkých tropů. Tato přítomnost či nepřítomnost spor v půdě následně ovlivňuje sukcesní procesy v rostlinném společenstvu, zvláště mají vliv na druh rostlin, které se mohou následně vyskytovat ve společenstvu (Janos 1980a).

Janos (1980b) uvádí teorii, která vysvětluje sukcesi mykorhizních a nemykorhizních druhů v nížinných tropech. Na chudých půdách nížinných tropů se nejčastěji nachází stabilní rostlinná společenstva. Pokud jsou přítomné mykorhizní houby, obligátní mykotrofové bývají konkurenčně nejspochopnější a dominují. Podporují svou přítomností mykorhizní společenstva a mykorhizní houby naopak zajišťují přetrvávající dominaci obligátních mykotrofů. Pokud na těchto chudých půdách nejsou přítomny mykorhizní houby, ve společenstvu dominují nemykorhizní druhy. V případě že jsou mykorhizní houby zaneseny do systému, existující nemykorhizní společenstvo rostlin je nepodpoří a nadále budou dominovat nemykorhizní druhy. Na bohatších půdách nížinných tropů je to poněkud jinak, tam bývají nejběžnější fakultativní mykotrofové. Podporují mykorhizní infekci, zvyšují výskyt mykorhizních hub. Tato větší hojnost mykorhizních hub umožňuje budoucí výskyt obligátních mykotrofů. Pokud nejsou dostupné mykorhizní houby, fakultativní mykotrofové budou nahrazeni nemykorhizními druhy rostlin. Janos (1980b) dále zmiňuje, že pionýrské druhy bývají většinou nemykorhizní. Dává jim to kompetiční výhodu, že nemusí čekat na kolonizaci houbou, aby mohly začít růst. Dále také uvádí, že druhy středních sukcesních stádií bývají většinou fakultativní mykotrofové, zatímco většina druhů tropického nížinného lesa jsou obligátní mykotrofové tvořící AM symbiózu (Janos 1980a).



Obr. 3: Průběh sukcese rostlinného společenstva (Gryndler et al. 2004)

Lokalita je nejprve kolonizována rostoucími druhy rostlin s vysokými nároky na minerální výživu, které nejsou dobrými hostiteli mykorhizních hub. Tyto druhy jsou postupně nahrazovány druhy, které jsou schopny úspěšně soupeřit o minerální živiny a jsou fakultativními mykotrofy. Jejich růst není na mykorhizní symbióze závislý. Vývoj rostlinného společenstva posléze dospívá do konečného, klimaxového stádia, kdy vládne stálý nedostatek dostupných minerálních živin. Lze hovořit o stresu z nedostatku živin a rostlinné druhy, které se ve společenstvu udržují, musí být schopny tento stres tolerovat. Tyto rostlinné druhy jsou obligátními mykotrofy.

3.3 Vliv mykorhizní symbiózy na diverzitu

Protože mykorhizní symbióza je velmi těsným vztahem mezi rostlinou a mykorhizní houbou, je zřejmé, že se obě tyto společenstva budou výrazně ovlivňovat. Druhovú diverzitu rostlinného pokryvu má podstatný vliv na společenstvo AM hub. Se zvyšující se druhovou rozmanitostí rostlinného pokryvu se zvyšuje i druhová rozmanitost a produkce spor AM hub (Gryndler et al. 2004, Van der Heiden et Horton 2008). Toto zvýšení může být způsobeno přímým vlivem vyššího počtu druhů rostlin, nebo nepřímo změnou množství biomasy rostlin ve společenstvu (například pokryvnost), či koncentrací NO_3 v půdě. Druhy hub s velkými sporama (*Gigaspora*, *Scutellospora*) měly tendenci vyskytovat se v rostlinném pokryvu s vyšší druhovou diverzitou, zatímco u druhů s menšími sporama neměla druhová rozmanitost rostlinného společenstva na jejich výskyt

velký vliv (Burrows et Pflieger 2002). Naopak bylo prokázáno, že vysoká druhová rozmanitost AM hub zvyšuje nejen diverzitu rostlinného pokryvu, ale i jeho produktivitu (schopnost tvořit biomasu) a tím i produktivitu celého ekosystému (Van der Heiden et Horton 2008). V tropickém lesním ekosystému bylo zjištěno, že společenstvo přítomných AM hub má vysokou druhovou diverzitu, jeho druhová skladba se mění zvyšujícím se stářím hostitelských rostlin a je značně prostorově nehomogenní (Husband et al. 2002).

O faktorech ovlivňujících biodiverzitu EM hub máme podstatně více informací, než o faktorech které ovlivňují druhovou rozmanitost AM hub. Podle řady dokladů je biodiverzita EM společenstev ovlivněna především dostupností dusíku v půdě. Bylo pozorováno, že s rostoucí dostupností anorganického dusíku v půdě, např. pocházejícího ze srážkových nečistot, druhová diverzita ektomykorhizních hub klesá (Lilleskov et al. 2002). Proč tomu tak je, není přesně známo, ale zdá se, že důvodem by mohla být nerovnováha mezi přebytkem dusíku v rostlině a relativním nedostatkem uhlíku a ostatních živin (Magilla et al. 1997). Přebytek dusíku v půdě se velmi projeví jak ve funkci, tak ve složení společenstva mykorhizních hub. Pokud je v půdě přebytek dusíku, jsou mykorhizní houby v půdě méně četné a druhová rozmanitost těchto hub klesá (Lilleskov et al. 2002). Jde zřejmě o komplexní jev odehrávající se na vícero úrovních, od kompetice jednotlivých druhů mykorhizních hub, až po fyziologické změny ve funkci samotných mykorhiz (Gryndler 2004).

3.4 Vliv mykorhizy na půdu a půdní organismy.

Mykorhizní houby jsou půdní organismy, jejich výskyt a celý jejich životní cyklus je ovlivněn půdním prostředím. Mykorhizní houby tvoří v půdě společenstvo, jehož různé složky mohou mít různé ekologické vlastnosti i funkce. Tyto vlastnosti se liší v různých hloubkách půdního profilu. Půda není homogenní materiál, ale vykazuje často vrstevnatou stavbu. Mykorhizní houby se nejvíce vyskytují při povrchu půdy. Povrch půdy je nejvíce provzdušněn a také v tomto prostoru se nachází velmi mnoho kořínků hostitelských rostlin, se kterými houba tvoří symbiózu (Gryndler et al. 2004).

Mykorhizní houby obohacují půdu o organickou hmotu. Je schopna obohacovat půdní prostředí organickými látkami získanými při fotosyntéze. Bylo to dokumentováno pokusem, při němž byly ektomykorhizní i kontrolní rostliny borovice *Pinus densiflora*

inkubovány v atmosféře obsahující oxid uhlíkový značený radioaktivním uhlíkem ^{14}C (Wu et al. 2002). Radioaktivita se nejprve objevila v jehličí a později pronikala do kořenů a půdního mycelia neidentifikované mykorhizní houby. Na základě těchto výsledků lze odhadnout, že zhruba 24% asimilovaného uhlíku transportovaného původně do kořenového systému rostlin se nakonec dostalo do mycelia ektomykorhizní houby. Odsud může být uvolněna do půdy. Mykorhizní houby ale také produkují do prostředí řadu enzymů, které se uplatňují při rozkladu organických látek. Tyto enzymy se podílejí na uvolňování minerálních živin vázaných v organické hmotě a jejich opětovném zpřístupnění hostitelské rostlině (Tibbett et Sanders 2002). Výsledný vliv mykorhizních hub na obsah organických látek v půdě je závislý na tom, zda převládá jejich podíl na rozkladu těchto látek nebo zda se více uplatní obohacování prostředí organickými látkami přiváděnými do půdy myceliem z hostitelské rostliny (Gryndler et al. 2004).

Ekologicky důležitou látkou, která je vylučována do půdy myceliem AM hub je glomalin. (Wright et Upadhyaya 1996). Glomalin je glykoprotein, který je přítomen ve velkém množství na povrchu hyf AM hub. Glomalin se v půdě hromadí, jeho doba zdržení v půdě bývá několik let až desetiletí (Rillig et al. 2001). Tento glykoprotein pravděpodobně působí jako jeden z hlavních faktorů stabilizujících půdní částičky – agregáty (Wright et al. 1996). V tropických půdách tvoří glomalin významnou část půdní organické hmoty, jeho koncentrace se pohybuje až kolem 60 mg glomalinu v 1 ml půdy (Rillig et al. 2001). Kladný vliv na stabilitu půdních agregátů by mohly mít i ektomykorhizní houby. Nelze však vyloučit, že tato stabilizace spočívá spíše v mechanickém zpevnění prorůstajícím myceliem. (Gryndler et al. 2004).

Předpokládá se, že mykorhizní symbiózy ektomykorhizního a erikoidního typu jsou charakteristické pro prostředí s pomalým obratem uhlíku, zatímco arbuskulární mykorhizní symbióza je charakteristická pro prostředí, kde je tento obrat rychlý. (Cornelisen et al. 2001). Souhlasí to se schematickou představou o tom, že AM houby se vyskytují zejména na stanovištích kde je hlavní formou humusu mul, vznikající tam, kde je rychlý obrat půdní organické hmoty v půdě a kde jsou minerální živiny vázány především v jílovitohumusovém sorpčním komplexu. Ostatní typy humusu jsou pak osídlovány ektomykorhizními houbami a houbami erikoidního typu (Gryndler et al. 2004).

4. Aplikace mykorhizních poznatků v lesnictví

4.1 Význam mykorhizy při produkci reprodukčního materiálu dřevin

Již výše byl zmíněn význam mykorhizních společenstev na funkce ekosystému. V běžných přírodních ekosystémech jsou mykorhizní houby všudypřítomné a spontánně se rozmnožují a rozšiřují. Toto však vždy neplatí na člověkem silně narušených stanovištích, kde často tyto prospěšné mikroorganismy chybí nebo jsou přítomny v tak malé míře, že nemohou plnit svou funkci (St. John 1992). K tomu dochází například na silně antropogenně poškozených stanovištích (výsypky, úložiště popílku, požářiště, rekultivace skládek a odpadů z průmyslových činností) a na půdách, které byly v minulosti nevhodně zemědělsky využívány, např. půdy degradované, zasolené, či erodované. Změněné půdní podmínky vyžadují pečlivé posouzení, zda místní situace umožňuje semenáčům a sazenicím získat postupně přirozenou mykorhizní infekci, nebo zda je nutné podpořit zdárný vývoj mykorhiz umělou inokulací. (Pešková 2008). Při zalesňování stanovišť, která nebyla významně narušena, v případě zalesňování autochtonními dřevinami, by tato inokulace nemusela být potřeba. Houby jsou na těchto stanovištích přítomné v půdě, nebo je zde potenciál pro jejich rychlou kolonizaci stanoviště. Spory ektomykorhizních hub se mohou šířit větrem a pokud je v okolí porost ektomykorhizních dřevin, je pravděpodobné, že dojde ke spontánní kolonizaci. Oproti tomu spory hub tvořících arbuskulární mykorhizu se větrem šířit nemohou, nejen proto, že jsou větší a těžší, ale především proto, že se tvoří pod povrchem půdy (Davey 1990). V půdě se šíří tedy o mnoho pomaleji. Třebaže se v blízkosti se nachází porost, kde jsou spory přítomné, může trvat i několik let, než se rozšíří a jsou schopny kolonizovat hostitele (St. John 1998).

Při zalesnění narušených stanovišť získává inokulace mykorhizními houbami na významu. V takto ztížených podmínkách je důležité použití kvalitního sadebního materiálu, který bude mít ty nejlepší předpoklady pro zdárný vývoj na stanovišti. Toho lze dosáhnout vhodnou pěstební technologií ve školce, na zlepšení vitality může mít vliv i inokulace vhodnou symbiotickou houbou. Opakované výzkumy prokázaly, že inokulované sazenice mají lepší ujímavost ve srovnání se sazenicemi nemykorhizními

(Cordell et al. 1987). Mykorhíza zlepšuje minerální výživu rostlin a její efekt je zvláště patrný na stanovištích chudých na živiny (Smith et Read 2008). Mykorhizní houby umožňují příjem málo dostupných či nedostupných živin. Lepší výživa projevuje rychlejším růstem dřeviny, zvýšením produkčních schopností a vyšší odolností patogenním organismům. Kořeny mykorhizních hub vylučují řadu látek, mimo jiné i antibiotické povahy, a tím zvyšují odolnost vůči půdním patogenům. Mykorhizní symbionti zvyšují rovněž toleranci rostlin k vodnímu stresu a přítomnosti těžkých kovů v půdě (Davey 1990). Mykorhizní houby jsou důležitým agentem stabilizujícím půdní prostředí. Tato vlastnost nabývá na významu při rekultivacích a zalesnění degradovaných půd (Gryndler 2004). Výskyt arbuskulárních mykorhizních hub pozitivně ovlivňuje biodiverzitu. Bylo prokázáno, že čím vyšší diverzitu má společenstvo mykorhizních hub, tím je vyšší diverzita rostlinného pokryvu. (Van der Heiden et Horton 2008).

Mnoho tropických lesů je narušeno z nejrůznějších důvodů. Lesy bývají nejčastěji narušeny těžbou dřeva, dobýváním nerostných surovin a zemědělskou činností. Tyto aktivity výrazně ovlivňují biodiverzitu a koloběh živin v ekosystému. Úrodnost půdy klesá, mění se fyzické i biologické vlastnosti půdy a probíhá invaze agresivních druhů rostlin. Tyto procesy ovlivňují obnovu lesa, znesnadňují přirozenou sukcesi i umělé zalesnění. Jakékoli narušení, které má vliv na rostlinný pokryv a na půdu, má vliv rovněž na společenstvo půdních hub. Intenzivní zemědělské hospodaření způsobuje úbytek spor v půdě a způsobuje změny v druhovém složení hub. Tyto změny ovlivňují schopnost resilience ekosystému. Je také známo, že v půdě, které chybí rostlinný pokryv, dochází k úbytku infekčních jednotek AM hub (Salas 2004). Intenzivní pastva dobytka také může vážně poškodit společenstva hub. Narušení těžební činností v důsledku dobývání nerostných surovin nejen že odstraňuje rostlinný pokryv, ale také dochází k přesunům půdních mas, k promíchání horizontů a ke změně struktury půdy. Kontaminace půd solemi a těžkými kovy, ke které dochází při těžbě surovin, může mít značně zhoubný vliv na mykorhizní houby v půdě. (Leyval et al. 1997). Invaze agresivních rostlin na narušených stanovištích, může mít negativní vliv na opětovnou kolonizaci stanoviště žádanými rostlinami a houbami (Salas 2004). AM houby je třeba brát v úvahu při obnově tropického lesa na narušených stanovištích, hrají totiž důležitou roli v minerální výživě dřevin tropických lesů a tvoří důležitý mechanismus zadržení živin v ekosystému.

Zalesňování odlesněných stanovišť v tropech autochtonními druhy je vhodnější z hlediska udržitelného rozvoje, umožňuje překlenout ekologické následky dřívějšího odlesnění a současně přispívá k ochraně biodiverzity regionu (Stimm et al. 2008). Příkladem může být situace v Ekvádoru, kde bylo do roku 2000 založeno 167 000 ha porostů nepůvodních dřevin (FAO 2003). Díky ekologickým problémům s těmito druhy je dnes kladen stále větší důraz na zalesňování autochtonními druhy dřevin. Zatím však nejsou vyvinuty standardní postupy pro zalesňovací práce. Chybí znalosti týkající se biologie jednotlivých druhů a jejich reprodukčních strategií. Zalesňování autochtonními druhy je tedy výzvou pro kterýkoli zalesňovací projekt počítající s těmito druhy (Stimm 2008). Většina druhů stromů v tropických lesích žije v symbióze s mykorhizními houbami. (Urgiles et al. 2009). Některé rostlinné druhy tvoří mykorhizy pouze za určitých, pro ně výhodných podmínek, jiné jsou na mykorhíze závislé natolik, že malé semenáče, pokud nejsou kolonizovány mykorhizní houbou, nejsou schopny odolat konkurenčnímu prostředí a hynou (Brundrett 2002). Zdá se, že zavedení inokulace sadebního materiálu ve školkách by mohlo být důležitým krokem pro druhy, které jsou obligátními mykotrofy (Allen et al. 2005). Urgiles (2009) zmiňuje, že při zalesňování degradovaných pastvin je vhodné reintrodukovat různé lokální druhy a kmeny hub společně se sadebním materiálem. Ukazuje se, že exotické druhy mykorhizních hub nejsou tolik vhodné, jelikož mají problémy s konkurencí v podobě již přítomné půdní mikroflóry. Zároveň zde hrozí riziko, že se stanou invazním organismem vylučujícím jiné druhy mykorhizních hub (Schwartz et al. 2006).

4.2 Další využití mykorhizní symbiózy

V současnosti se široce využívá mykorhizní inokulace při produkci obalovaných sazenic v okrasném zahradnictví. Symbióza s mykorhizní houbou je také široce využívána v mnoha odvětvích zemědělství – ovocnářství, vinařství, zelinářství ale i při produkci polních plodin. Poznatky o mykorhizní symbióze se začínají stále více uplatňovat v integrovaném zemědělství, kde mají pěstební metody využívající mykorhizní symbiózu značný potenciál. Uvádí se, že udržování a pěstování mykorhizní symbiózy by mohlo zvýšit produkci stanoviště, nahradit část umělých hnojiv a pesticidů dodávaných do agroekosystémů a omezit vyplavování živin z půdy (Douds et al. 2005). Studie také

poukazují na zvýšení odolnosti mykorhizovaných rostlin vůči půdním patogenům (Rodriguez et al. 2004). Z výše uvedeného vyplývá, že nejen v lesnictví, ale také v zemědělství využití mykorhizních technologií může mít značný ekonomický efekt.

Na trhu jsou dostupné přípravky pro podporu trávníků na golfových hřištích. Jsou rovněž vyvinuty postupy pro mykorhizní inokulaci velkých stromů v parcích. V zahraničí se umělá inokulace mykorhizními houbami v minulosti využívala, dnes už méně, při zakládání lanýžáren. Tyto porosty byly určeny k produkci vysoce ceněných lanýžů. (Gryndler et al. 2004)

Aplikace houbového inokula bývá úspěšná při přesazování rostlin množných pomocí tkáňových kultur ve sterilních podmínkách do nesterilního prostředí (tzv. *post-vitro* inokulace). Inokulace mykorhizní houbou zvyšuje ujmavost rostlin přesazovaných ze sterilního prostředí do zahradnického substrátu. (Gryndler et al. 2004). Technologie *in-vitro* propagace se dnes stále více užívá jako prostředku pro množení druhů, u kterých jsou problémy s reprodukcí, či jako součást programu ochrany genotypů ohrožených druhů či populací.

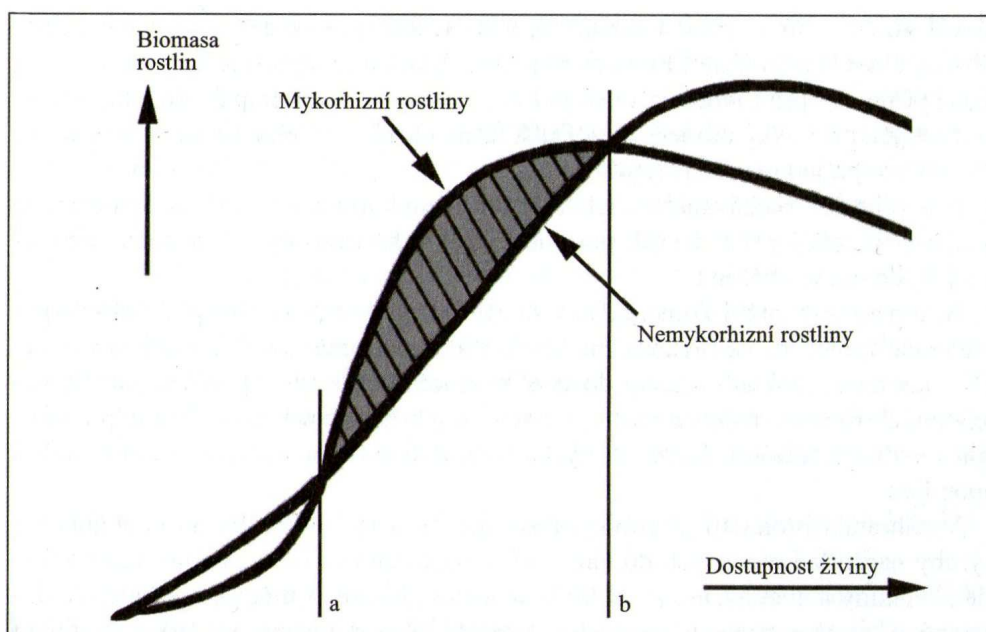
V současnosti se řada firem v zahraničí (Polsko, Německo, USA, Francie, aj.) zabývá průmyslovou výrobou a distribucí přípravků vysoké kvality. Rovněž v Česku je mykorhizní technologie na vysoké úrovni a vhodné přípravky pro umělou mykorhizní inokulaci sadebního materiálu jsou běžně dostupné.

4.3 Vliv na výživu a růst

Obecně se předpokládá, že mykorhizní symbióza má pozitivní vliv na produkci biomasy hostitele. Rychlejší růst je připisován zlepšené výživě rostliny, díky interakci kořenů s houbou. Za určitých podmínek mykorhizní houba umožňuje rostlině lepší absorpci živin, především fosforu a dusíku. (Davey 1990)

Abychom mohli hodnotit využitelnost aplikace mykorhizních hub do rhizosféry rostlin je třeba pochopit chování mykorhizních rostlin ve srovnání s rostlinami nemykorhizními. Předpokládáme, že růst rostliny je omezen nějakým faktorem v prostředí. S postupným zvyšováním hladiny tohoto faktoru (například se zvyšováním dostupnosti některé minerální živiny – např. fosforu) nejprve dochází postupnému zvyšování nahromaděné biomasy rostlin – růst je tedy limitován tímto faktorem. Jakmile tento faktor

dosáhne určitou hodnotu, již biomasa dále nevzrůstá, naopak začíná postupně klesat – říkáme, že sledovaný faktor prostředí dosáhl supraoptimální hladiny (v případě některého z faktorů minerální výživy hovoříme například o toxicitě živiny). Mykorhizní rostliny zpravidla rostou při extrémně nízkých hladinách limitujícího faktoru hůře než rostliny nemykorhizní, neboť sama houba má také určité požadavky na limitující faktor (živinu), které realizuje na úkor hostitele. Může (ale nemusí) nastat případ, kdy v určitém rozmezí hladin limitujícího faktoru mykorhizní rostliny rostou lépe než nemykorhizní. V těchto případech se dá říci, že mykorhizní symbióza má za těchto podmínek stimulační účinky na růst hostitelské rostliny. Při praktické aplikaci mykorhizního inokula je nutné dosáhnout stavu, kdy mají mykorhizované rostliny při dané hladině limitujícího faktoru prostředí lepší růstové parametry než rostliny nemykorhizní. Při uplatňování mykorhízy ve školkařství je tedy potřeba nastavit takový pěstební program, aby byly nastaveny optimální podmínky pro růst jak mykorhiz tak i hostitelské rostliny a nedocházelo vlivem mykorhízy ke snižování vitality. (Gryndler et al. 2004)



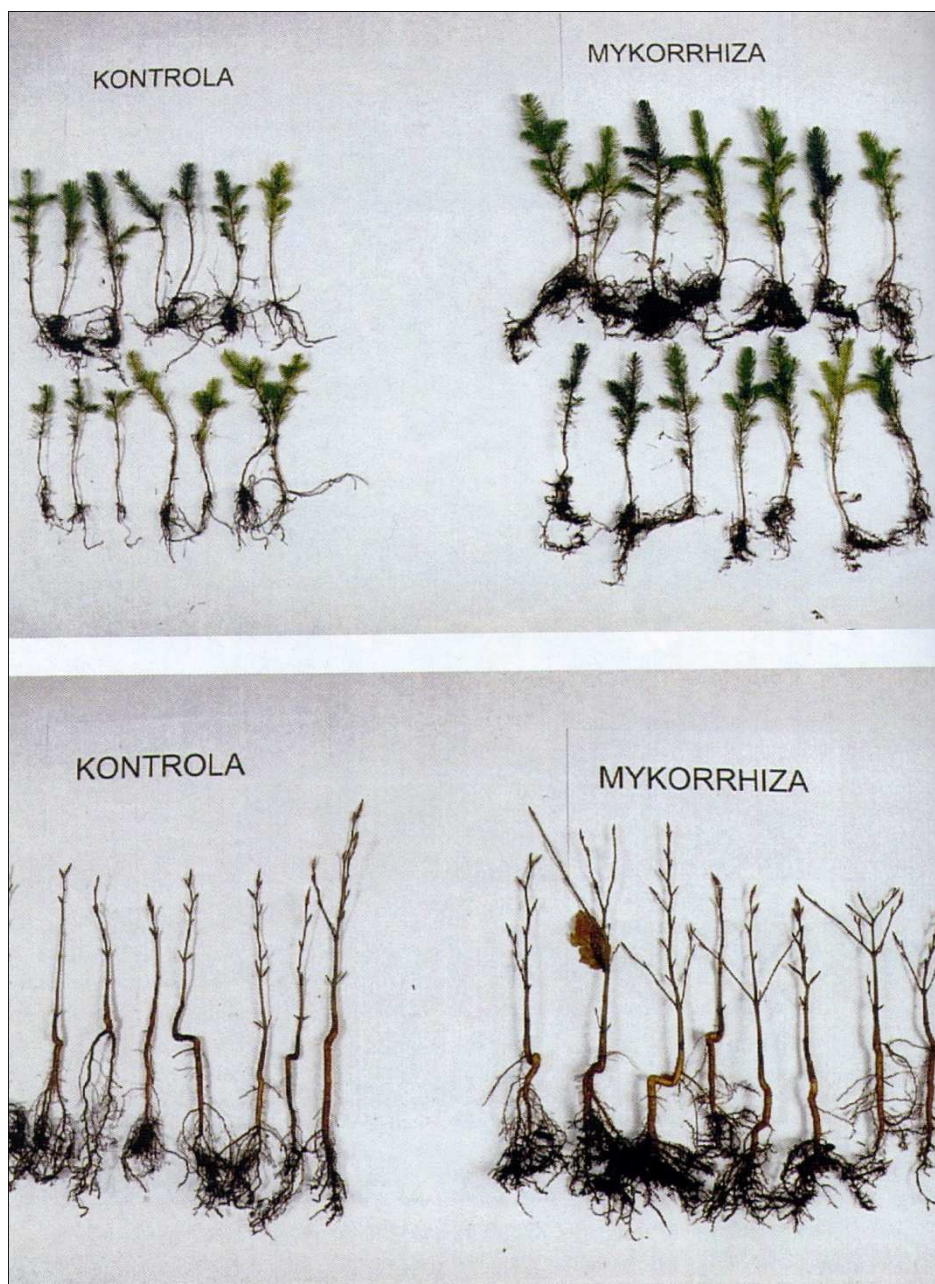
Obr. 4: Závislost růstu mykorhizních a nemykorhizních rostlin na limitujícím faktoru prostředí, např. dostupnosti některé živiny. (Gryndler et al. 2004).

Šedě vyznačená a šrafovaná oblast grafu vymezuje stimulační vliv mykorhizní symbiózy na rostliny, který nastává u hodnot limitujícího faktoru v rozmezí *a* až *b*. Při hodnotách limitujícího faktoru nižších než *a* a vyšších než *b* je vliv mykorhizní symbiózy na růst rostlin negativní. Průběhy křivek se mohou významně lišit u různých druhů rostlin, různých druhů mykorhizních hub a různých podmínek prostředí.

Mykorhizní rostlina má možnost získávat živiny z většího půdního objemu, díky hustě větvené síti mycelia. Hyfy symbiotické houby, díky jejich malému průměru mohou vstupovat do o hodně menších půdních pórů, než kořenové vlášení hostitele (Davey 1990). Na vyšší efektivitu příjmu živin skrz vlákna mycelia, poukazuje Boven (1985 in Davey 1990). Z jeho studie vyplývá, že příjem fosforu a zinku na jednotku povrchu styku s půdou, je přibližně stejný u mykorhiz jako u nemykorhizovaného kořenového vlášení a poměr délky k váze je minimálně 500 krát vyšší než u jemných nemykorhizovaných kořínků. Z tohoto předpokladu Davey (1990) teoreticky vyvozuje, že mykorhizní mycelium by mohlo být schopno minimálně 500 násobně vyššího příjmu fosforu a zinku na jednotku uhlovodíků dodanou z asimilačních orgánů. Ovšem otázkou zůstává, jak by tento teoretický předpoklad fungoval za reálných podmínek. Hyfy mykorhizních hub vylučují také enzymy, které jim umožňují získávat fosfor přímo z humusu v půdě (Davey 1990), či z hornin obsahujících fosfor (St. John 1996)

Obecně je význam hyf mykorhizních hub větší při příjmu amonných kationtů (NH_4^+) než dusičnanových iontů (NO_3^-). Dusičnany jsou vysoce rozpustné a mobilní, dostávají se do kořenů hmotnostním tokem a difuzí. Amonné kationty jsou mnohem pevněji vázány na půdní částice, a proto nejsou transportovány přímo do kořenů. Hyfy hub jsou schopny tyto amonné ionty uvolnit ze sorpčních míst a transportovat do kořenů hostitele (Davey 1990).

Pozitivní vliv na růst, kvetení či produkci inokulovaných rostlin obalované sadby je možno pozorovat především v raných stádiích vývoje (během 1-4 měsíců). Tyto rozdíly mezi mykorhizní a nemykorhizní rostlinou se začnou vyrovnávat v době, kdy je celý kontejner dokonale prokořeněn. Mykorhizní rostlinka tehdy ztrácí výhodu většího dostupného objemu. (Gryndler et al. 2004)



Obr. 5: Vliv inokulace ektomykorhizními houbami u dřevin v lesních školkách. (Gryndler et al. 2004)

Rostliny smrku (nahore) i buku (dole) měly bohatší kořenový systém a větší a více větvenou nadzemní část.

Zpomalení růstu semenáčů jako důsledek mykorhizní inokulace může nastat, ačkoli je to vzácné. Tento jev může nastat v době, kdy se tvoří mykorhizní vztahy. Ze začátku

hostitelská rostlina musí investovat mnoho uhlíkatých látek do mykorhizního symbionta, než začne z něj mít nějaký užitek. Většinou je toto zpomalení růstu dočasné a trvá po krátkou dobu, takže nemá velký význam (Davey 1990). Další příčinou zpomalení růstu semenáčků může být vysoký obsah fosforu v půdě. Mykorhizní houby mohou „přesytit“ rostlinu fosforem, která potom prokazuje zpomalení růstu v důsledku nevyrovnané výživy (Davey 1990). Školkař se může vyhnout této situaci důslednou kontrolou obsahu živin v půdě a optimalizací hnojení.

Hlavní a déletrvající vliv na zdravotní stav a růst rostliny je patrný často až po výsadbě do půdy, zvláště v případech, kdy jsou živiny a dostatek půdní vlhkosti limitujícími faktory (Gryndler et al. 2004)

5. Produkce mykorhizních rostlin

V následujícím oddílu je popsán proces očkování sadebního materiálu a způsoby množení očkovací kultury. Jsou zde také popsána doporučená pěstební opatření, jež mají vliv na rozvoj mykorhizní symbiózy u pěstovaných rostlin.

5.1 Mykorhizní inokulum

Mykorhizní inokulum je prostředek k umělému rozšíření mykorhizních hub, mykorhizací rostlin, či substrátu. Inokulum AM hub se skládá obvykle ze spor, živého mycelia, mykorhizovaných kořínků hostitele a pěstební substrátu (St. John 1996). Inokulum EM hub bývá tvořeno sporama pocházejícími z kultury nebo získanými vyprášením plodnic a nosiče, jímž obvykle bývá vermikulit, perlit, či rašelina (Pešková 2008).

5.2 Výroba inokula

5.2.1 Ektomykorhizní inokulum

Byla vyvinuta řada metod pro výrobu očkovacího materiálu ve velkém měřítku. Efektivita daného typu inokula je dána schopností se rozšiřovat, ale také je třeba vzít v úvahu kvalitu očkovacího materiálu. Je třeba, aby se s inokulum snadno pracovalo a aby bylo možné ho vyrobit a používat v rozumné cenové relaci odpovídající efektivitě inokula. Inokulum, které se v minulosti nejčastěji používalo, tvoří přírodní půda obsahující jednu nebo více mykorhizních hub. Tato přírodní půda pochází z porostu, kde jsou přítomny hostitelské rostliny. Tento typ inokula se však v současné době nepovažuje za nejvhodnější, protože výsledná produkce mykorhiz může být nehomogenní, daná houba pocházející ze vzrostlého porostu nemusí být nejvhodnější pro počáteční stadia růstu a v neposlední řadě je zde nebezpečí zanesení patogenů do školky (Salas 2004).

Jiný typ inokula je založen na použití spor ektomykorhizních hub. Pro snadnější manipulaci se k nim přidává nosič, rašelina, vermikulit, či písek (Pešková 2008). Tento typ

inokula je jednoduché aplikovat přimícháním do substrátu. Některé zdroje uvádějí, že v produkci obalované sadby je možné aplikovat spory ektomykorhizních hub pomocí závlahového systému. (Salas 2004) St. John (1996) naopak před touto technikou varuje, že může být neefektivní, protože se spory zálivkou dostanou pouze na povrch substrátu a ke kolonizaci musí dojít v kořenové zóně. Jednou z nevýhod tohoto typu inokula je, že se omezuje pouze na druhy hub, které tvoří četné plodnice (sporokarpů). Také existují druhy s nízkou klíčivostí a životností spor, a tehdy je potřeba velký počet spor, aby byly kořeny kolonizovány mykorhizní houbou. (Salas 2004)

Další typ inokula je založen na pěstování mycelia ve sterilní kultuře. Tento typ inokula se může použít přímo v tekutině, nebo může být přidán k nosiči (rašelina, vermikulit, hydrogely). Tento typ inokula má vyšší efektivitu než inokulum tvořené spory, kolonizuje snadněji kořínky. Je zde možnost vyrábět toto inokulum z jednoho vybraného genotypu houby ve velkém měřítku. Nevýhoda této techniky je, že není použitelná pro všechny druhy hub, některé druhy hub se nedají pěstovat ve sterilních podmínkách a jiné zase rostou příliš pomalu, aby se jejich produkce ekonomicky vyplatila. (Salas 2004)

5.2.2 Arbuskulárně mykorhizní inokulum

Výroba inokula z AM hub je komplikována faktem, že tyto houby jsou obligátní fytozofy, nejsou tedy schopny růst bez svého hostitele. V nepřítomnosti hostitelské rostliny jsou spory AM hub schopny vyklíčit, ale další růst houbového mycelia je omezen na relativně krátkou dobu, maximálně 20-30 dnů. (Bonfante et Perotto 1995). Proto se houba musí reprodukovat na kořenech hostitelských rostlin pěstovaných ve sterilních substrátech. Půdu je možné sterilizovat aplikací fumigantů nebo fungicidů. Inokulum AM hub se nejčastěji reprodukuje v tzv. nádobových kulturách. Malé množství úlomků mykorhizních kořínků či spor izolovaných z půdy se umístí pod klíčící hostitelskou rostlinu. Dojde ke kolonizaci hostitelské rostliny, která se dále pěstuje v nádobě ve sterilním substrátu 3-6 měsíců za určitých podmínek. Po této době jsou kořeny hostitelské rostliny kolonizovány houbou a dojde k produkci spor. Hostitelská rostlina se těsně nad kořenem odstraní a nádoba tedy obsahuje kromě substrátu kolonizované kořínky, mycelium a spory. Kořeny se nařezají na malé části a smíchají se zbytkem substrátu. Tato metoda dovoluje produkovat velké objemy očkovacího materiálu v příznivých cenových

relacích. Používá se tedy ke komerční produkci inokula (Salas 2004). Je vyvinutá řada obdobných postupů pro výrobu mykorhizního inokula v domácích podmínkách, např. v prostředí menších farem či školek (Douds et al. 2005). Tyto postupy umožňují replikovat autochtonní mykorhizní houby, které jsou nejlépe adaptované na podmínky prostředí.

Další metody zahrnují pěstování v hydroponických systémech a jejich modifikace. Např. se používá technika živinového filmu „nutrient film technique“. Kořínky mykorhizovaných hostitelských rostlin jsou omývány roztokem živin, aby se na jejich povrchu vytvořil jemný povlak, tedy film. Je třeba dosáhnout dobrého provzdušnění. (Salas 2004). Další technikou získání inokula je aeroponické pěstování. Rostliny jsou pěstovány v prostředí, kde je do vzduchu rozprašován aerosol živného roztoku. Tyto kultivace bez nosiče, však vyžadují předpěstování mykorhizních rostlin v růstovém médiu (vermikulit, písek) zalévaného živným roztokem (Gryndler et al. 2004). Tyto poslední dvě techniky produkce inokula se využívají především ve výzkumu. Je možné vypěstovat inokulum o vysoké čistotě a kvalitě. Pro komerční produkci očkovacích přípravků jsou tyto metody příliš cenově náročné (Salas 2004).

Některé arbuskulárně mykorhizní houby je možné také pěstovat *in-vitro* na sterilně rostoucích kořenech hostitele. Tyto kultury, kde společně rostou dva organismy, se nazývají kultury monoxenické. Velkou předností takového způsobu kultivace je produkce mykorhizních kořenů a spor bez příměsí bakterií a jiných hub (Gryndler 2004).

5.3 Výběr inokula

Ne všechny mykorhizní houby jsou stejné a existuje mnoho různých typů mykorhizy. Pokud si přejeme inokulovat sadební materiál, musíme znát, jaký druh mykorhizní symbiózy vyžaduje. Je třeba použít houby, které jsou dostupné a se kterými se ve školce dobře pracuje, ale především by měly být vhodné pro stanoviště výsadby. (St. John 1998). Produkce účinného inokula vyžaduje výběr symbionta na základě znalostí různých vlastností hub. Bohužel neexistuje druh houby, který by byl vhodný pro všechny situace. Některé houby například lépe podporují růst než jiné houby (Davey 1990). Je potřeba, aby ekologické požadavky houby odpovídaly půdním podmínkám v místě výsadby. Vliv na výsledek inokulace má i kombinace druhu mykorhizní houby a druhu rostliny, protože ačkoli mykorhizní vztahy nebývají specifické, některým houbám svědčí

více hostitel jednoho druhu než druhu jiného (Johnson et al. 1992). Rovněž je třeba, aby houby co nejrychleji kolonizovaly kořenový systém rostliny, aby byly schopny se rychle množit a aby byly schopny konkurovat jiným houbám s méně příznivými vlastnostmi (Gryndler et al. 2004). Doporučuje se kombinované inokulum, obsahující dva či více druhů mykorhizních hub. Experimentální studie ukazují, že semenáčky očkované kombinovaným inokulum ve školce rostly rychleji a po výsadbě měly nižší úmrtnost než rostliny inokulované pouze jedním druhem houby (Setiadi 2000, Urgiles et al. 2009). Nejlepším způsobem jak zajistit dobrou kombinaci mezi houbou, hostitelem a půdou je použít směs autochtonních hub izolovaných z nenarušené vegetace na stejném typu půdy. Izolace a kultivace autochtonních druhů hub z půdy bývá však často velice náročná. Některé houby je obtížné kultivovat. Řada školkařů proto často využívá některého z nabízených komerčních mykorhizních produktů. Nejprimitivnějším typem inokula je přírodní inokulum tvořené svrchní vrstvou půdy a hrabankou z porostu rostliny, kterou si přejeme pěstovat. Použití tohoto inokula však s sebou nese riziko zanesení plevelů a patogenních organismů do školky a proto se příliš nedoporučuje. (St. John 1996). Protože patogenní organismy obvykle bývají více specifické při výběru svého hostitele, než mykorhizní houby, v jiné studii (1998) St. John navrhuje pro zmenšení rizika kontaminace sbírat inokulační materiál v porostech odlišných dřevin než si přejeme kultivovat. Další nevýhodou tohoto typu inokula je každoroční spotřeba velkých objemů inokulačního materiálu – půdy s hrabankou. Navíc inokulum není homogenní a jeho kvalita není konzistentní, což jsou další nevýhody tohoto typu inokula (Castellano et Molina 1989).

5.3 Metody inokulace sadebního materiálu

Mykorhizní inokulaci je možné zajistit přidáním očkovacího přípravku do substrátu, umístit inokulum pod semenáček při jeho přesazování, nebo namáčením prostokořenné sadby do jíchy obsahující očkovací přípravek a adhezivum (St. John 1996). Hlavní zásadou je, že diaspory hub v očkovacím přípravku se musí během několika týdnů dostat do kontaktu s nově rostoucími kořeny (Gryndler et al. 2004). Mykorhizní inokulum tedy musí být umístěno v kořenové zóně rostlin, aby mohlo dojít ke kolonizaci. Kořeny semenáčků musí prorůst skrz inokulum a to není možné, pokud by byla očkovací látka umístěna na povrchu substrátu (St. John 1996). Někteří autoři doporučují aplikaci

ektomykorhizního inokula pomocí zavlažovacího systému. (Salas 2004). Pro spory AM hub se tato technika ale nedoporučuje. Spory AM hub jsou totiž relativně velké a těžké oproti sporám EM hub. Tyto spory se usadí v suspenzi na dně, a tudíž se nemohou dostat až k zavlažovanému materiálu. Pokud jsou transportovány až na záhon, je malá pravděpodobnost, že se zálivkou budou spláchnuty do půdy a doputují až k jemným kořínkům. (St. John 1996).

5.3.1 Inokulace krytokořeného sadebního materiálu

Podle některých autorů je nejvýhodnější inokulovat rostliny v co nejranějších stádiích vývoje. Ideální je vmíchat očkovací látku do pěstebních substrátů nebo očkovat při přípravě sazenic z řízků, neboť tehdy je spotřeba inokula nejmenší a vystačíme si s menším množstvím očkovací látky. (Castellano et Molina 1989, Gryndler 2004). Tento postup má však také svá rizika. Rostlinky ve fázi klíčení a velmi raného růstu může být těžké naočkovat. Nízká intenzita světla, užití chemikálie a vysoká vlhkost v síjisti mohou být příčinami neúspěchu inokulace. Pokud sazenice v průběhu pěstování přesazujeme, podle St. Johna (1996) je lepší provádět inokulaci při přesazování. Při přesazení do nádoby se pod kořínek do sázecí dírky umístí malá dávka inokula. Tento druhý způsob je však náročnější na čas a pracovní sílu a je zde vyšší spotřeba inokula. Poslední možností inokulovat sadební materiál je namočení v očkovacím přípravku při expedici ze školky. Inokulum je v tomto případě přimícháno do jíchy, která obsahuje rovněž adhezivum, aby byla viskózní a neodkapávala z kořenů. (St John 1996)

5.3.2 Inokulace prostokořeného sadebního materiálu

Produkce mykorhizních sazenic je nejjednodušší právě u prostokořeného materiálu na záhonech. Již bylo zmíněno, že ektomykorhizní houby se mohou relativně snadno šířit větrem a rychle kolonizovat nová stanoviště, zatímco endomykorhizním houbám trvá kolonizace nového prostoru déle. Pokud je naším záměrem na záhonech pěstovat endomykorhizní druhy, je vhodné naočkovat záhon kulturou endomykorhizních hub. Jednou z možností je zapravit inokulum do půdy současně s orbou. Je také možné nejdříve předinokulovat semenáčky v síjisti a na záhon sázet již mykorhizované rostlinky. Jako inokulum se dá použít rovněž svrchní vrstva půdy pocházející z porostu dřeviny,

kteřou chceme kultivovat. Toto přírodní inokulum však s sebou nese riziko zanesení patogenních organismů, protože lesní půda obsahuje jak žádoucí, tak i nežádoucí organismy (St. John 1996).

5.4 Omezení ve školkařském provozu

Pro úspěšnou reprodukci mykorhizovaného sadebního materiálu nestačí pouze naočkovat rostliny, je třeba také upravit celý pěstební program, tak aby vyhovoval i požadavkům mykorhizní houby (Davey 1990). Mykorhizní houby jsou významně ovlivněny půdními poměry ve školce, jako například pH, vlhkostí půdy, systémem odvodnění, obsahem živin a organické hmoty v půdě. Je třeba poskytnout dobré prostředí pro rozvoj mykorhizních hub. Velký vliv na mykorhizní houby má také aplikace určitých pesticidů.

5.4.1 Hnojení

Uvádí se, že většina mykorhizních hub je adaptována na živinově chudá stanoviště. Mnoho mykorhizních hub se nevyvíjí dobře na umělých substrátech a půdách, které jsou přehnojovány ať již rozpustnými hnojivy či nerozpustnými (Castellano et Molina 1989). Vysoké koncentrace fosforu a dusíku v pěstebním substrátu většinou potlačují tvorbu mykorhiz (Cordell et al. 1987). Různé druhy mykorhizních hub jsou různě citlivé na obsah živin v půdě. Některé houby přesto mohou být značně tolerantní k vyšší koncentraci živin, například ektomykorhizní houby *Laccaria laccata* (Lakovka obecná) a *Rhizopogon vinicolor* (americký druh kořenovce) (Castellano et Molina 1989). Tito autoři také doporučují aplikaci rozpustných hnojiv se závlivkou, spíše než aplikaci pomalu rozpustných hnojiv, protože je možné v průběhu pěstování reagovat a měnit hnojení dle potřeby. Mykorhizní houby mohou nahradit částečně část živin dodávaných ve formě hnojiv. Uvádí se, že v kontejnerové výrobě sadebního materiálu je možné snížit zhruba o 70% aplikaci fosforu, o 40% aplikaci dusíku a o 30% aplikaci draslíku (Gryndler et al. 2004). Pokud je cílem produkce zvýšit ujmavost a podpořit růst rostlin po výsadbě, je podstatné mít neustále pod kontrolou obsah živin v pěstebním substrátu (Castellano et Molina 1989).

5.4.2 Substrát a obaly

V rašelinových substrátech téměř nejsou diaspory arbuskulárních hub. Proto je vhodné za účelem produkce mykorhizovaného obalovaného sadebního materiálu naočkovat substrát vhodnou kulturou (Gryndler et al. 2004). Důležitý vliv na mykorhizní inokulaci a růst mykorhizní houby má pH pěstebních substrátů. Mykorhizní symbióza se v přírodě vyskytuje v půdách s širokým rozpětím půdní reakce, pH pěstebních substrátů by mělo být optimální pro růst pěstovaných dřevin. Pro pěstování endomykorhizních hub doporučuje Kormanik (1980 in Cordell et al. 1987) pH v rozmezí 5 až 6. Ektomykorhizní houby podle Kormanika lépe rostou na kyselejších půdách. Pokud je výsledný chemismus půdy pH 6,5 a vyšší, dochází i výrazné inhibici mykorhizních hub. Uvádí se, že příliš malé obaly mohou působit problémy v produkci mykorhizovaného krytokořenného sadebního materiálu. V malých obalech více osciluje teplota a vlhkost, což může mít nepříznivý vliv na mykorhizní houby. (St. John 1998) Bohužel autor zde nedoporučuje minimální rozměry obalů vhodných k produkci mykorhizní sadby.

5.4.3 Závlaha

Množství závlivky nemá vliv na tvorbu mykorhíz v případě, že vyhovuje rostlině a voda je dostatečně kvalitní. Nedostatečná či přehnaná závlaha negativně ovlivní spíše pěstované rostliny, než mykorhizní houby (Davey 1990). Je však třeba si dát pozor, aby se ve vodě používané na závlivku nevyskytovaly ionty kovů. Ionty kovů mohou zeslabit či znemožnit mykorhizní inokulaci rostlin. Ke kontaminaci vody toxickými elementy může docházet, pokud je voda skladována v měděných či pozinkovaných zásobnících (St. John 1998).

5.3.4 Využití pesticidů a fungicidů

Herbicidy obecně nemají žádný nebo jen velmi malý vliv na mykorhizní houby. Insekticidy a bakteriocidy mají poněkud větší vliv. Nejvyšší vliv na mykorhizní houby mají fungicidy. Fungicidy mají obecně negativní vliv na výskyt a rozvoj mykorhizních hub, ale jejich efekt se různí u odlišných fungicidních přípravků. Existují rovněž fungicidy, které nemají výrazně negativní vliv na mykorhizní houby, pokud jsou správně použity

(Davey 1990). V některých případech je žádoucí použití fumigačního prostředku na záhonech, na kterých si přejeme produkovat sadbu naočkovanou určitou houbou. Tuto fumigaci provádíme těsně před naočkováním mykorrhizní houby. Fumigací dosáhneme likvidace veškerých hub přítomných v půdě, vyloučíme tak případnou kompetici mezi mykorrhizními houbami a podpoříme právě ten druh houby, který si klademe za cíl pěstovat (Cordell et al. 1987).

5.3.5 Úprava kořenového systému

Úpravy kořenového systému (zakracování kořenů, školkování či podřezávání záhonu) podporují tvorbu jemných kořínků. Odstranění apikálního meristému zapříčiní tvorbu mnoha nových bočních kořínků. Čím je vyšší poměr jemných kořínků v kořenovém systému, tím je vyšší intenzita mykorrhizy a více kořínků je infikovaných mykorrhizní houbou (Davey 1990). Zásah do kořenového systému tedy pozitivně ovlivňuje tvorbu mykorrhizní symbiózy u sadebního materiálu.

5.3.6 Možné komplikace ve sklenících

Při pěstování krytokořeného sadebního materiálu ve sklenících mohou nastat situace, jež komplikují rozvoj mykorrhizní symbiózy. Některé mykorrhizní houby mohou být citlivé na nízkou intenzitu světla a krátkou fotoperiodu v zimě. Ve sklenících často bývá nižší koncentrace CO₂ a vyšší koncentrace etylenu než v přirozeném prostředí a na některé mykorrhizní houby toto může mít negativní vliv (St. John 1998).

Závěr

Mikrobiální společenstva tvoří důležitou složku ekosystému. Mezi ně patří mimo jiné mykorhizní houby. Tyto mykorhizní houby hrají důležitou roli v koloběhu živin, mají vliv na dynamiku rostlinného společenstva a pomáhají plnit určité ekologické funkce ekosystému, např. přispívají ke stabilizaci půd. Přítomnost mykorhizních hub má pozitivní vliv na druhovou rozmanitost rostlinného společenstva. Na antropogenně narušených stanovištích, často mykorhizní houby chybí nebo se nevyskytují v dostatečné míře, aby plnily své funkce. Při zalesňování antropogenně narušených stanovišť a nelesních půd, by mohlo být přínosné znovu zavést mykorhizní symbionty do prostředí. Jednou z možností zavedení symbiotických hub do prostředí je výsadba sadebního materiálu očkovaného mykorhizní houbou. Změněné půdní podmínky vyžadují pečlivé posouzení pro každý konkrétní případ, zda je nutné podpořit rozvoj mykorhizní symbióz umělou inokulací. V současné době se v tropech znovu zalesňuje řada narušených stanovišť, kde byl les v minulosti narušen z různých důvodů. Na místě výsadeb často panují nepříznivé podmínky, které komplikují zalesnění. V minulosti se tyto půdy zalesňovaly exotickými dřevinami s menšími nároky na prostředí. Protože se ukázalo, že existence porostů těchto dřevin s sebou nese určité ekologické problémy, klade se v současné době stále větší důraz na zalesňování autochtonními dřevinami. Velká většina stromů v tropickém lese tvoří mykorhizní asociace a řada z nich jsou obligátními mykotrofy. Právě pro produkci sadebního materiálu těchto na mykorhíze závislých druhů by mohla být velmi prospěšná inokulace již v raných stádiích vývoje. Mykorhizní houby zkvalitňují výživu rostlin, která pak zlepšuje ujímavost po výsadbě, snižuje úmrtnost ve školce, urychluje růst rostlin a zvyšuje jejich odolnost proti půdním stresům. Byla vyvinuta řada metod výroby očkovacího přípravku, jakož i řada metod provedení samotného očkování. Je třeba vždy vybrat vhodný druh houby, která odpovídá dřevině i stanovišti a správně provést očkování. Je důležité rovněž přizpůsobit celý pěstební program, především hnojení a použití pesticidů, tak aby podmínky školky vyhovovaly ekologickým požadavkům mykorhizní houby.

Seznam obrázků

Obr. 1: Sdílení zdrojů v mykorhizních sítích.....	10
Obr. 2: Efekt chůvy – nurse effect	12
Obr. 3: Průběh sukcese rostlinného společenstva	14
Obr. 4: Závislost růstu mykorhizních a nemykorhizních rostlin na limitujícím faktoru prostředí, např. dostupnosti některé živiny	21
Obr. 5: Vliv inokulace ektomykorhizními houbami u dřevin v lesních školkách	23

Seznam použité literatury:

ALLEN M. F., ALLEN E. B., GOMÉZ-POMPA A., 2005: **Effects of Mycorrhizae and Nontarget Organisms on Restoration of a Seasonal Tropical Forest in Quintana Roo, Mexico:** Factors Limiting Tree Establishment. – *Restoration Ecology* 13: 325 - 333.

BEVER J. D., DICKIE I. A., FACELLI E., FACELLI J. M., KLIRONOMOS J., MOORA M., RILLIG M. C., STOCK W. D., TIBBETT M., ZOBEL M., 2010: **Rooting theories of plant community ecology in microbial interactions.** – *Trends in Ecology and evolution* 25 (8): 468 – 478.

BONFANTE P., PERROTO S., 1995: **Strategies of arbuscular mycorrhizal fungi when infecting host plants.** – *New phytologist* 130: 3 – 21.

BRUNDRETT M. C., 2003: **Diversity and classification of mycorrhizal associations.** – *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society.* – 79 (3): 473 – 95.

BRUNDRETT M. C., 2002: **Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants.** – *New Phytologist* 154: 275-304.

BURROWS R. L., PFLEGER F. L., 2002: **Arbuscular mycorrhizal fungi respond to increasing plant diversity.** – *Canadian Journal of Botany.* 80: 120 – 130.

CASTELLANO M. A., MOLINA R., 1989: **Mycorrhizae.** In: LANDIS T. D., TINUS R. W., MCDONALD S. E., BARNETT J. P.: *The Container Tree Nursery Manual, Volume 5.* - U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Washington D.C.: 107-167.

CORDELL CH. E., OWEN J. H., MARX D.H., 1987: **Mycorrhizae nursery management for improved seedling quality and field performance.** In: LANDIS T. D.: *Proceedings.* – Intermountain Forest Nursery Association, Oklahoma City, OK: 10-14.

CORNELISSEN J. H. C., AERTS R., CERABOLINI B., WERGER M. J. A., HEIDEN M. G. A. van der, 2001: **Carbon cycling traits of plant species are linked with mycorrhizal strategy.** – *Oecologia* 129: 611 – 619.

DAVEY C. B., 1990: **Mycorrhizae and realistic nursery management.** In: ROSE R., CAMPBELL S. J., LANDIS D. T.: *Proceedings.* - Western Forest Nursery Association, Roseburg, OR: 13-17.

DOUDS D. D., NAGAHASHI G., PFEFFER P. E., KAYSER W. M., REIDER C., 2005: **On-farm production and utilization of arbuscular mycorrhizal fungus inoculum.** – *Canadian Journal of Plant Science* 85: 15 – 21.

FAO, 2003: **Forest and forestry sector, Ecuador.**

Dostupné: <http://www.fao.org/forestry/country/57478/en/ecu/> , poslední aktualizace textu: březen 2003, poslední aktualizace stránky: 13. 5. 2010. (cit. 12. 4. 2011).

- GODBOLD D. L., HOOSBEEK R. M., LUKAC M., COTRUFO M. F., JANSSENS I. A., CEULEMANS R., POLLE A., VELTHORST E. J., SCARASCIA-MUNGOZA G., MIGLIETTA F., PERESOTTI A., 2006: **Mycorrhizal hyphal turnover as a dominant process for carbon input into soil organic matter.** – *Plant and Soil* 281: 15 – 24.
- GRYNDLER M., BALÁŽ M., HRŠELOVÁ H., JANSA J., VOSÁTKA M., 2004: **Mykorhizní symbióza. O soužití hub s kořeny rostlin.** – Academia, Praha, 366s.
- HUSBAND R., HERRE E. A., TURNER S. L., GALLERY R., YOUNG J. P., 2002: **Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and patterns of host association over time and space in a tropical forest.** – *Molecular ecology* 11 (12): 2669 -2678.
- JANOS D. P., 1980a: **Mycorrhizae influence tropical succession.** – *Biotropica* 12 (2): 56- 64.
- JANOS D. P., 1980b: **Vesicular-arbuscular mycorrhizae affect lowland tropical rainforest plant growth.** – *Ecology* 61 (1): 151 – 162.
- JOHNSON L. M., GRAHAM J. H., SMITH F. A., 1997: **Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism – parasitism continuum.** – *New phytologist* 135 (4): 575 – 585.
- JOHNSON N. C., TILMAN D., WEDIN D., 1992: **Plant and soil controls on mycorrhizal fungal communities.** – *Ecology* 73 (6): 2034 – 2042.
- KARST J., MARCZAK L., JONESM. D., TURKINGTON R., 2008: **The mutualism-parasitism continuum in ectomycorrhizas: a quantitative assessment using meta-analysis.** – *Ecology* 89 (4): 1032-42.
- KLIRONOMOS J. N., 2003: **Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi.** – *Ecology* 84 (9): 2292–2301.
- LEAKE J. R., JOHNSON D., DONNELLY D. P., MUCKLE D. E., BODDY L., READ D.J., 2004: **Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning.** – *Canadian Journal of Botany* 82 (8): 1016 – 1045.
- LEYVAL C., TURNAU K., HASELWANDTER K., 1997: **Effect of heavy metal pollution on mycorrhizal colonization and function: physiological ecological and applied aspects.** – *Mycorrhiza* 7 (3): 139 – 153.
- MAGILLA. H., ABER J. D., HENDRICKS J. J., BOWDEN R. D., MELILLO J. M., STEUDLER P. A., 1997: **Biogeochemical response of forest ecosystems to simulated chronic nitrogen deposition.** – *Ecological applications* 7 (2): 402 - 415.
- MILLER T. E., BURNS J. H., MUNGUIA P., WALTERS E. L., KNEITEL J. M., RICHARDS P.M., MOUNQUET N., BUCKLEY H.L., 2005: **A critical review of twenty years' use of the resource-ratio theory.** – *The American Naturalist* 165 (4): 439 – 448.
- NEHLS U., GRUNZE N., WILLMANN M., REICH M., KLUSTER H., 2007: **Sugar for my honey: carbohydrate partitioning in ectomycorrhizal symbiosis.** – *Phytochemistry* 68 (1): 82 – 91.
- PEŠKOVÁ V., 2008: **Houby na kořenech lesních dřevin, Mykorhizy.** – *Lesnická Práce* 12/2008: příloha časopisu.
- READ D. J., 1991: **Mycorrhizas in ecosystems.** – *Cellular and molecular life sciences* 47 (4): 376 – 391.

- RILLIG M. C., WRIGHT S. F., NICHOLS K. A., SCHMIDT W. F., TORN M. S., 2001: **Large contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to soil carbon pools in tropical forest soils.** – *Plant and Soil* 233: 167 – 177.
- RODRIGUEZ R. J., REDMAN R. S., HENSON J. M., 2004: **The Role of Fungal Symbioses in the Adaptation of Plants to High Stress Environments.** – *Mitigation and adaptation strategies for global change* 6 (3): 261 – 272.
- SALAS E., 2004: **Las Micorrizas y su Importancia para el Manejo y Conservación de los Árboles del Trópico.** - Memoria del I Congreso Sobre Suelos Forestales y de Ordenación Territorial ¿Son los Suelos Forestales Diferentes? Universidad Nacional – INISEFOR. Heredia, Costa Rica.
- SETIADI Y., 2000: **Mycorrhizal seedling production for enhancing rehabilitation of degraded forest in Indonesia.** In: *Forest Restoration for Wildlife Conservation* (2000), Chiang Mai University: 235-243.
- SIMARD S. W., DURALL D. M., 2004: **Mycorrhizal network: a review of their extent, function and importance.** – *Canadian Journal of Botany* 82 (8): 1140 – 1165.
- SMITH S. E, READ D. J., 2008: **Mycorrhizal symbiosis.** – Academic Press, London, UK.
- STIMM B., BECK E., GUENTNER S., AGUIRRE N., MOSANDL R., WEBER M., 2008: **Reforestation of Abandoned Pastures: Seed Ecology of Native Species and Production of Indigenous Plant Material.** – *Gradients in a tropical mountain Ecosystem in Ecuador, Ecological studies* 198: 417-429.
- ST. JOHN T., 1996: **Arbuscular Mycorrhizal Inoculation in Nursery Practice.** In: LANDIS T. D.; SOUTH D. B.: *National Proceedings , Forest and Conservation Nursery Associations.* – U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station, Portland, OR: 152-158.
- ST. JOHN T., 1992: **The Importance of Mycorrhizal Fungi and Other Beneficial Microorganism in Biodiversity Projects.** - *National Nursery Proceedings 1992* – Western Forest Nursery Association, Fallen Leaf Lake, California
- ST. JOHN T., 1998: **Use of mycorrhizae for native plant production.** In: ROSE R., HAASE D. L.: *Native Plants: Propagating and Planting.* - Oregon State University. College of Forestry. Nursery Technology Cooperative.
- TILMAN D., 1982: **Resource Competition and Community Structure.** – Princeton University Press. 296s.
- URGILES N., LÓJAN P., AGUIRRE N., BLASCHKE H., GUENTNER S., STIMM B., KOTTKE I., 2009: **Application of mycorrhizal roots improves growth of tropical tree seedlings in the nursery: a step towards reforestation with native species in the Andes of Ecuador.** - *New Forests* 38 (3), 229-239.
- VANCE C. P., 2001: **Symbiotic Nitrogen Fixation and Phosphorus Acquisition. Plant Nutrition in a World of Declining Renewable Resources.** – *Plant physiology* 127 (2): 390 – 397.
- VAN DER HEIJDEN M. G. A., HORTON T. R., 2009: **Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems.** - *Journal of Ecology* 97 (6): 1139 – 1150.
- WALLANDER H., NILSSON L. O., HAGERERG D., BAATH E., 2001: **Estimation of the biomass and seasonal growth of external mycelium of ectomycorrhizal fungi in the field.** – *New Phytologist.* - 151: 753-760.

WANG B., QIU Y. L., 2006: **Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants.** – Mycorrhiza 16 (5), 299-363.

WRIGHT S. F., FRANKE-SNYDER M., MORTON J. B., UPADHYAYA A., 1996: **Time-course study and partial characterization of a protein on hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi during active colonization of roots.** – Plant and Soil 191: 193 – 203.

WRIGHT S. F., UPADHYAYA A., 1996: **Extraction of an abundant and unusual protein from soil and comparison with hyphal protein of arbuscular mycorrhizal fungi.** – Soil Science 161: 575 – 586.

WU B., NARA K., HOGETSU T., 2002: **Spatiotemporal transfer of carbon-14-labelled photosynthate from ectomycorrhizal *Pinus densiflora* seedlings to extraradical mycelia.** – Mycorrhiza 12: 83 – 88.

ZANGARO W., BONONI V. L. R., TRUFEN S. B., 2000: **Mycorrhizal dependency, inoculum potential and habitat preference of native woody species in South Brazil.** – Journal of Tropical Ecology 16: 603 – 622.