



**Význam mykorhizních hub při tvorbě půdní struktury**  
Bakalářská práce

*Vedoucí práce:*  
Ing. Michaela Stroblová, Ph.D.

*Vypracoval:*  
Lucie Čevelová



## Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem práci:.....

.....vypracoval/a samostatně a veškeré použité prameny a informace uvádím v seznamu použité literatury. Souhlasím, aby moje práce byla zveřejněna v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách ve znění pozdějších předpisů a v souladu s platnou *Směrnici o zveřejňování vysokoškolských závěrečných prací*.

Jsem si vědom/a, že se na moji práci vztahuje zákon č. 121/2000 Sb., autorský zákon, a že Mendelova univerzita v Brně má právo na uzavření licenční smlouvy a užití této práce jako školního díla podle § 60 odst. 1 autorského zákona.

Dále se zavazuji, že před sepsáním licenční smlouvy o využití díla jinou osobou (subjektem) si vyžádám písemné stanovisko univerzity, že předmětná licenční smlouva není v rozporu s oprávněnými zájmy univerzity, a zavazuji se uhradit případný příspěvek na úhradu nákladů spojených se vznikem díla, a to až do jejich skutečné výše.

V Brně dne:.....

..

.....  
podpis

## **Poděkování**

Dovoluji si touto cestou poděkovat vedoucí bakalářské práce Ing. Michaele Stroblové, Ph.D. za trpělivost, cenné rady a připomínky ke zpracování bakalářské práce. Dále bych chtěla poděkovat své rodině a příteli za podporu a zázemí.

## **Abstrakt**

Podstatou bakalářské práce je seznámit se s jednotlivými skupinami mykorhizních hub, které podporují tvorbu půdní struktury. Rostliny spolu s mykorhizními houbami vytvářejí symbiotický vztah, který je pro oba partnery prospěšný. Díky tomu rostlina získává důležité živiny a je chráněna před patogeny. Kromě toho se mykorhizní houby podílejí na tvorbě půdní struktury. Svým rozsáhlým myceliem houba prorůstá půdními agregáty a zajišťuje mechanické zpevnění půdy. Arbuskulární mykorhizní houby zase produkují glykoprotein glomalin, který stabilizuje půdní strukturu. Abychom podpořili růst mykorhizních hub v půdě, řídíme se správnými zemědělskými postupy. To znamená pěstování správných předplodin a způsob zpracování půdy. Můžeme také využít aplikaci očkovacích přípravků nebo přidání biouhlí a jiných anorganických materiálů do půdy.

Klíčová slova: mykorhizní houby, půdní struktura, hyfy, arbuskulární mykorhizní houby

## **Abstract**

The essence of this bachelor thesis is become with different groups of mycorrhizal fungi, which support the formation of soil structure. Plants along with mycorrhizal fungi form symbiotic relationship that is beneficial for both partners. Thanks to this the plant receives vital nutrients and protected against pathogens. Moreover the mycorrhizal fungi involved in the formation of the soil structure. The mycelium intergrows through the soil aggregates and provides mechanical stabilization of the soil. Fungi of the arbuscular mycorrhizal symbiosis produce the glycoprotein glomalin, which stabilizes the soil structure. To support the growth of mycorrhizal fungi in the soil, we follow right agriculture methods. We can also use the application of the vaccination preparation or adding biochar and other inorganic materials into the soil.

Key words: mycorrhizal fungi, soil structure, hyphae, arbuscular mycorrhizal fungi

## Obsah

1	ÚVOD.....	7
2	CÍL BAKALÁŘSKÉ PRÁCE .....	8
3	LITERÁRNÍ PŘEHLED.....	9
3.1	Mykorhiza.....	9
3.2	Význam mykorhizních hub .....	10
3.3	Typy mykorhizní symbiózy .....	11
3.3.1	Arbuskulární mykorhizní symbióza .....	12
3.3.2	Ektomykorhizní symbióza .....	14
3.3.3	Orchideoidní mykorhizní symbióza .....	15
3.3.4	Erikoidní mykorhizní symbióza .....	16
4.1	Půda.....	18
4.1.1	Půdní horizonty .....	18
4.1.2	Půdní voda.....	20
4.1.3	Humus .....	21
4.1.4	Půdní struktura .....	22
5.1	Význam mykorhizních hub při tvorbě půdní struktury .....	24
5.1.1	Hyfy mykorhizních hub .....	24
5.1.2	Glomalin.....	27
6.1	Podpora aktivity mykorhizních hub .....	28
6.1.1	Vlivy a podmínky ovlivňující výskyt mykorhizních hub .....	28
6.1.2	Využití mykorhizních přípravků .....	29
6.1.3	Využití strigolaktonů .....	30
6.1.4	Využití biouhlí.....	31
6.1.5	Pěstování předplodin .....	32
4	ZÁVĚR .....	33
5	SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY .....	34
6	SEZNAM POUŽITÝCH OBRÁZKŮ .....	41

# 1 ÚVOD

V posledních letech se díky špatným zemědělským postupům, špatnou agrotechnikou a klimatickými změnami horší stav zemědělské půdy. Půda je málo provzdušněná a v některých případech je půda degradovaná erozí. Mykorhizní symbióza je jedna z možností jak pozitivně ovlivnit stabilitu půdních agregátů a tím zlepšit stav půdní struktury. Půdní struktura je ovlivňována různými fyzikálními a chemickými faktory a na její tvorbě se podílí několik půdotvorných činitelů. Mezi ně řadíme i mykorhizní symbiózu, která je nenahraditelnou součástí půdního prostředí. Vyskytuje se u většiny kulturních rostlin a proto má velký význam v zemědělství. V přírodě tedy najdete velmi málo rostlin, které mykorhizní symbiózu nevytváří. Mykorhizní houby ovlivňují půdní strukturu svým rozsáhlým myceliem, které prostupuje půdními agregáty a zajišťuje tak jejich mechanické zpevnění. Arbuskulární mykorhizní houby produkují glykoprotein glomalin, který stabilizuje půdní agregáty. Proto, abychom zlepšili půdní strukturu, musíme mykorhizní houby v půdě podporovat. V dnešní době existuje spousta druhů očkovacích přípravků, které pomáhají obnovit narušené společenstvo. Dále i správné zemědělské postupy, jako je pěstování předplodin podporuje aktivitu mykorhizních hub.

## 2 CÍL BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

- Zpracování literární rešerše, v ní jsou zahrnuty poznatky na dané téma.
- Zaměření se na významné skupiny mykorhizních hub, které se podílejí na tvorbě půdní struktury.
- Charakterizovat mechanismy působení mykorhizních hub při tvorbě půdní struktury.
- Popsat způsoby a možnosti podpoření aktivity těchto hub.



## 3 LITERÁRNÍ PŘEHLED

### 3.1 Mykorhiza

Termín mykorhiza byl odvozen od řeckého slova mykes, myketas (houba, hřib) a slova rhiza (kořen) a v překladu znamená houbový kořen. V roce 1885 termín mykorhiza poprvé použil Albert Bernard Frank, který zkoumal vztah mezi rostlinami a půdními organizmy (Smith a Read, 2008). Jedná se o symbiotický vztah mezi kořeny rostlin a houbou (Cairney, 2000). Mykorhiza je v přírodě velmi rozšířena, vyskytuje se u 90 % cévnatých rostlin. Mykorhizu netvoří například rostliny z čeledi mečíkovité, brukvovité, šachorovité a rdesnovité (Tesařová, 1998; Cudlín a Chmelíková, 1999).

Většina rostlin na svých kořenech hostí mykorhizní houbu. Mezi mykorhizní houby řadíme houby vřeckovýtrusné (*Ascomycetes*), spájkivé (*Zygomycetes*) a stopkovýtrusné (*Basidiomycetes*) (Gryndler a kol., 2004). Mykorhizní symbióza se převážně vyskytuje u cévnatých rostlin, které mají dobře vyvinutý kořenový systém. Projevy kolonizace houbou byly objeveny i u bezcévných rostlin. Tento poznatek byl pozorován u játrovky *Conophalum conicum* (mřížkovce kuželovitého), jejíž gametofyt byl kolonizován symbiotickou houbou, která se tvarem a detaily podobala arbuskulární mykorhizní houbě (Ligron a Lopes, 1989). V odborné literatuře se můžeme setkat s názorem, že se mykorhiza netvoří u vodních rostlin. To však závisí na oxidačně redukčním potenciálu, na dostupnosti minerálních živin (nejčastěji fosforu), v sedimentech, kde rostliny koření (Wigant a kol., 1998).

Hyfy mykorhizních hub spojují prostor kořene s půdním prostředím. Houba se však zaměřuje jen na některé části kořene. Nejčastěji na kořenovou pokožku, což je nejsvrchnější část kořene (povrch kořene) a na kořenovou kůru, která je několik vrstev pod pokožkou. Mykorhizní houby nepronikají do kořenového středního válce (Gryndler a kol., 2004).

### 3.2 Význam mykorhizních hub

Mykorhizní symbióza je typická obousměrným tokem živin, přitom tok uhlíkatých sloučenin vede od rostliny k houbě a anorganických živin směrem opačným. Kolonizace kořene mykorhizní houbou působí na zdravotní stav hostitelské rostliny (<http://www.sci.muni.cz/>). Mykorhizní houby pozitivně ovlivňují růst rostlin v případě, kdy rostliny trpí nedostatkem minerálních živin (zvláště fosforu), vody nebo při napadení některými chorobami. Houby mohou také dodávat stopové prvky, které rostlinám chybí. Hyfy extraradikálního mycelia jsou schopny pronikat do míst, která jsou pro kořeny rostlin nedostupná a také budují rozsáhlé mycelium. Příjem živin rostlinou je tedy závislý na celkovém objemu kořenů. Mykorhizní kořeny proto na rozdíl od kořenů bez mykorhizy, lépe přijímají minerální živiny (Mejstřík, 1988). Například houby arbuskulární mykorhizní symbiózy svým rostlinám dodávají především fosfor (Ning a Cumming, 2001), minerální dusík (Bago a kol., 1996) a dusík uvolněný z minerálních látek (Hodge, 2003). Fosfor je uvolňován pomocí mycelia hub z půdního sorpčního komplexu. Následně je transportován cytoplazmou do buněk hostitele. Takový proces byl popsán i pro příjem amonných iontů, zinku, mědi a dalších prvků (Varma a Hock, 1999). Ektomykorhizní rostliny pomocí hub dokážou lépe získávat vápník z půdy. Houba díky své schopnosti ukládat ve svém těle živiny může být využívána jako zásobník živin pro budoucí potřeby rostlin (Korhoň, 2003).

Některé mykorhizní houby dokážou vyrábět růstové hormony (cytokininy, auxiny). Díky účinkům fytohormonů dochází k morfologickým změnám kořene a ke zlepšení výměny látek (Tesařová a kol., 2000). Houby ektomykorhizní symbiózy mohou do prostředí vylučovat řadu enzymů, které se účastní při rozkladu organických látek (Gryndler a kol., 2004).

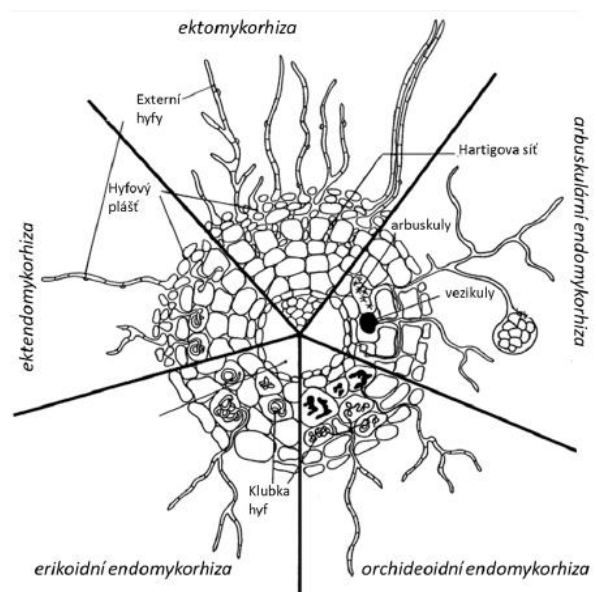
Mykorhizní houby umožňují vznik rostlinného pokryvu na místech, která nejsou pro rostliny zrovna ideální. Půda může obsahovat vysoké koncentrace jedovatých kovů nebo mohou být nadměrně kyselé či suché (Gryndler a kol., 2004). Erikoidní houby ve svých hyfách vážou těžké prvky a díky tomu je méně těchto prvků v nadzemních částech rostlin (Szkanderová, 2006).

Další významnou funkcí mykorhizní houby je chránit kořenový systém hostitelské rostliny. Mykorhizní houby mohou zamezit vstup cizorodým látkám z půdy do nadzemních částí rostlin (Varma a Hock, 1999). Chrání kořen před patogenními infekcemi a dále umožňuje výměnu látek a informací mezi rostlinami napojenými na půdní mycelium (<http://www.ibot.cas.cz>). Houby arbuskulární mykorhizní symbiózy jsou schopné zvýšit rezistenci vůči některým houbovým onemocněním (Mejstřík, 1988). Houbový plášť chrání kořen rostlin jednak fyzicky, ale také produkuje antibiotické látky, které zabraňují v růstu kořenové mikroflóry (Sadílková, 2008).

Mykorhizní houby také zvyšují toleranci vůči abiotickým stresům, jako je nízká teplota, sucho, salinita a nízké pH (Mejstřík, 1988; Baláž, 1996; Varma a Hock, 1999). Mykorhizní rostliny jsou na rozdíl od nemykorhizních rostlin díky svému myceliu lépe zásobeny vodou a za podmínek vodního deficitu vykazují menší růstové deprese (Ebel a kol., 1996).

### 3.3 Typy mykorhizní symbiózy

Rozlišujeme endomykorhizní a ektomykorhizní typ symbiózy. Endomykorhizní symbióza je charakteristická pronikáním houby do vnitřního prostoru buněk hostitelského kořene. Do této skupiny patří mykorhizní symbióza arbuskulární, erikoidní a orchideoidní. Naopak ektomykorhizní symbióza se nachází pouze v mezibuněčných prostorech kořene hostitele (Gryndler a kol., 2004). Viz obrázek č. 1.



Obrázek č. 1 Typy mykorhizních symbióz (upraveno podle Šantrůčkové, 2014)

### 3.3.1 Arbuskulární mykorhizní symbióza

Arbuskulární mykorhizní symbióza je nejvíce rozšířeným typem mykorhizní symbiózy. Vyskytuje se u 80 % druhů cévnatých rostlin, které na Zemi žijí. Škála jejich hostitelských rostlin je velmi pestrá, sahá od mechorostů a kaprad'orostů po rostliny nahosemenné a krytosemenné. (<http://www.ibot.cas.cz>).

Arbuskulární mykorhizní symbiózu tvoří houby řádu *Glomales* (Gryndler a kol., 2004). Houby, které řadíme do této skupiny, vytvářejí spory, které dělíme na chlamydospory (rody *Acaulospora*, *Archaeospora*, *Entrophospora*, *Glomus*, *Paraglomus*, *Sclerocystis*) a azygospory (*Gigaspora*, *Scutellospora*). Azygospory jsou partenogeneticky vzniklé útvary, které se vytvářejí na konci kyjovitého výběžku ztlustlé hyfy. Chlamydospory jsou tlustostěnné odpočívající mitospory, které nevznikly pohlavním procesem. Vznikly bez redukčního dělení jader. Díky chlamydosporám houba překonává nepříznivé podmínky a napomáhá k jejímu prostorovému šíření (Vandenkoornhuysa a kol., 2001).

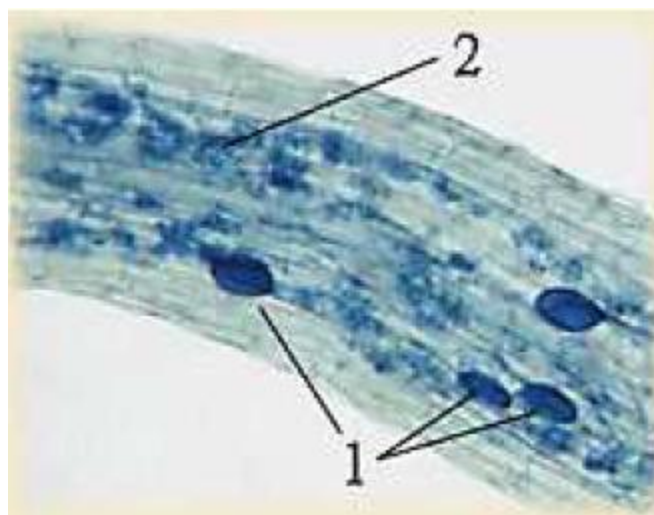
Mykorhizní houby se nejčastěji vyskytují ve formě spor nebo podhoubí, které je již symbioticky rostoucí nebo vegetativní. Podhoubí kořen kolonizuje přímo, spory musí nejdříve vyklíčit. Mycelium je velmi náchylné vůči náhlým změnám vlhkosti. Sucho může mycelium zahubit. Naopak spory dokážou překonat i nepříznivé podmínky. Mycelium hub žije přísně biotrofně, což znamená, že čerpá výživu především z kořene hostitelské rostliny. Nejprve mycelium musí překonat obranné mechanismy kořenu hostitelské rostliny a kolonizovat ho. Přes buněčnou stěnu musí proniknout do buněk kořenové kůry. Následně vytvoří orgány, které budou schopné získat energií bohaté látky od hostitelské rostliny, avšak do takové míry aby svého hostitele úplně nevyčerpala a nepřišla o něj (Gryndler a kol., 2004).

Počáteční fází životního cyklu je klíčení spor. Ve většině případů arbuskulární mykorhizní houby pro klíčení potřebují klidové období neboli chladovou dormanci. To znamená, že musejí být uchovány při teplotě 2-5 °C po dobu dvou měsíců (Juge a kol., 2002). V tomto období spory prodělávají změnu, dochází k narušení buněčné stěny a k růstu klíční hyfy. Ta se rozrůstáním mění na mycelium, které kolonizuje kořen hostitele. Jakmile se mycelium dotkne kořene, vytvoří se nejdříve terček, který přilne k povrchu kořene, ze kterého pak vyrůstá houbové infekční vlákno.

Vlákno pak dále proniká přes rhizodermis do primární kořenové kůry (Mejstřík, 1988).

Charakteristické struktury, které tvoří houba pronikající do kořenové kůry, jsou kořenové mycelium, arbuskuly a vezikuly, které můžeme vidět na obrázku č. 2. Arbuskula je orgán vznikající vidličnatým větvením hyf symbiotické houby. Tento proces probíhá uvnitř buňky kořene rostliny. Arbuskuly jsou krátkověké, jejich životnost se pohybuje od dvou dnů až do dvou týdnů (Werner, 1987). Arbuskuly jsou místem výměny živin a informací mezi houbou a hostitelem (Toth a Miller, 1984). Vezikuly jsou kulovité, tlustostěnné útvary, které vznikly rozšířením hyf kořenového mycelia. Předpokládá se, že mají zásobní funkci a jsou schopné přežít nepříznivé podmínky v kořenových částech (Jabaji-Hare, 1988).

Arbuskulární mykorhizní houby kromě intraradikálních struktur tvoří rozsáhlou síť extraradikálního mycelia. Jelikož zasahuje mimo rhizosféru kořenu, poskytuje rostlině příjem živin z většího objemu půdy. Pomocí extraradikálního mycelia získávají hostitelské rostliny živiny z většího objemu půdy (<http://www.ibot.cas.cz>).



**Obrázek č. 2** Vysoce kolonizovaný kořen kukuřice obarvený trypanovou modří se zřetelně patrnými mykorhizními útvary: 1) vezikuly, 2) arbuskuly (<http://www.ibot.cas.cz/mykosym/mykorhiza.html#ecto>)

### 3.3.2 Ektomykorhizní symbióza

Zhruba 2000 rostlinných druhů žije v ektomykorhizní symbióze. Většinou se jedná o stromy a keře mírného pásu a v severských a tropických lesích (Smith a Read 1997). Jedná se o druhy z čeledí borovicovité (*Pinaceae*), bukvovité (*Fagaceae*), břízovité (*Betulaceae*) a jiné. Účastní se jí přibližně 5000 druhů askomycetů a bazidiomycet (Gryndler, 2013).

Pro život ektomykorhizních hub jsou velmi důležité meispory. Tyto spory u vřeckovýtrusných hub označujeme jako askospory a u hub stopkovýtrusných jsou to bazidiospory. K tomu, aby mohl začít životní cyklus houby je zapotřebí vyklíčení těchto spor, které probíhá za určitých vnějších podmínek (Gryndler a kol., 2004). Například u některých hub rodu *Suillus* je klíčení bazidiospor vyvoláno chemickými podněty v blízkosti kořene hostitelské rostliny (Fries a kol., 1987). Kořínky, které byly infikovány mykorhizní houbou, vytváří na svém povrchu hyfový plášť a dochází k jejich tloušťnutí a vidličnatému větvení (viz obrázek č. 3). Tloušťka hyfového pláště závisí na druhu hostitelské dřeviny, délce života ektomyhorhizy, druhu symbionta a na podmínkách stanoviště. Do půdního prostředí pak z povrchu pláště vyrůstají myceliální struktury. Hyfy houby mechanicky pronikají do mezibuněčných prostor primární kůry, kde tvoří Hartigovu síť. Ta může být jedno i vícevrstevná (Pešková, 2011). Hyfy Hartigovy sítě komunikují s hyfovým pláštěm a pomocí něj i s půdou. Díky tomu pak mohou do kořene přivádět minerální živiny (Kottke a Oberwinkler, 1987).



**Obrázek č. 3** Metamorfovaná kořenová špička *Pinus nigra* kolonizovaná ektomykorhizní houbou (<http://www.ibot.cas.cz/mykosym/mykorhiza.html#ecto>).

Ektomykorhizní houby obvykle nalézáme v nejsvrchnějších vrstvách půdy s vysokým obsahem humusu (Pešková, 2011). Podle posledních průzkumů bylo prokázáno že ektomykorhizní symbióza se objevuje i v minerálním horizontu. Díky tomu se ektomykorhizní symbióza zúčastňuje procesu zvětrávání a transformace horniny (<http://www.ibot.cas.cz>).

### 3.3.3 Orchideoidní mykorhizní symbióza

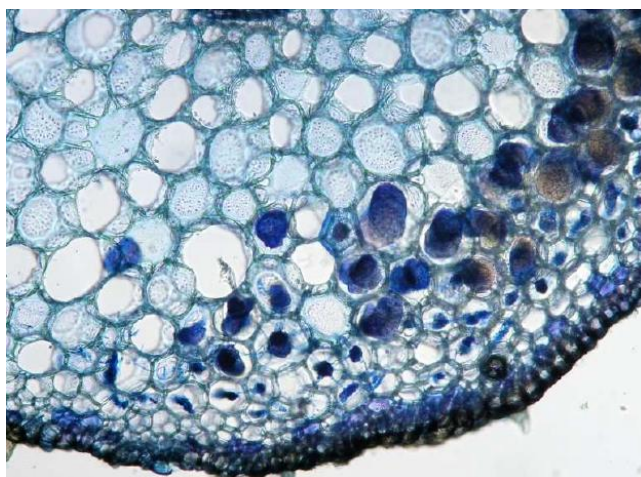
Orchideoidní mykorhizní symbióza je typická pro rostliny řádu *Orchidales*. Orchideje jsou charakteristické tvorbou velmi malých semen bez zásobních látek. Z toho důvodu se musí po vyklíčení semen klíčící rostlina spojit s myceliem orchideoidní mykorhizní houby, která je schopna ji zásobovat potřebnými živinami (<http://www.ibot.cas.cz>). Hostitelské rostliny orchideoidních mykorhizních hub se vyznačují společnou vlastností, a to, že jejich kořenový systém tvoří jen několik silných kořenů málo větvených nebo nevětvených vůbec. Tato vlastnost, ale komplikuje příjem vody a minerálních živin z půdy kořenovým systémem (Gryndler a kol., 2004).

Mykorhizní houby, které byly získány z kořenů orchidejí, řadíme mezi stopkovýtrusné (<http://www.ibot.cas.cz>). Mezi houby tvořící tento typ mykorhizy řadíme především basidiomycety *Rhizoctonia repens* a *R. mucoroides*, které byly izolovány a popsány na počátku 20. století. Z kořenů rostlin byly pak v průběhu doby izolovány další druhy hub *Rhizoctonia solani* nebo *Rhizoctonia goodyeare-repentis*. Rod *Rhizoctonia* v dnešní době považujeme za skupinu, do které patří nejvíce hub vytvářející orchideoidní mykorhizu (Gryndler, 2013).

Orchideoidní mykorhizní houby mají schopnost saprotrofního růstu a mohou žít v půdě i bez přítomnosti orchideje (Gryndler, 2013). Schopnost saprotrofního růstu je dána významnými hydrolytickými enzymovými aktivitami těchto hub. Jedná se především o aktivitu celulolytickou, pektinolytickou nebo fenoloxidázovou (Hadley a Perombleon, 1963; Marchisio a kol., 1985). Tyto aktivity poukazují na schopnost využívat různé organické látky jako zdroje uhlíku a energie. Zajímavostí je, že se některé izoláty rhizoktonií izolované z rhizosféry nebo z kořenů jiných rostlin než

orchidejí, izoláty saprotrofních organismů žijících volně v půdě nebo parazitě jiných druhů rostlin se mohou uplatňovat jako mykorhizní houby. Například houba *Rhizoctonia solani*, která je typickým patogenem rostlin čeledi *Solanaceae* a *Cucurbitaceae*, byla zjištěna na kořenech rostliny *Dactylorhiza purpurella* (Downie, 1957).

Typická orchideoidní mykorhizní kolonizace nastává po vytvoření kořenového systému (viz obrázek č. 4). Mykorhizní houba vstupuje do cytoplazmy buněk v hlubších vrstvách kořenové kůry. Cytoplazmatická membrána však zůstává neporušena a před pronikajícími hyfami se vchlipuje (Gryndler, 2013). Hyfa uvnitř buněk primární kůry kořene vytváří hustě propletenou strukturu, tzv. klubíčka hyf (peloton). Později houba prorůstá do buňky sousední. Po určité době peloton kolabuje a vzniká z něj shluk amorfních houbových partikulí. (<http://www.ibot.cas.cz>).



**Obrázek č. 4** Kolonizované buňky primární kůry kořene (<http://mykoweb.prf.jcu.cz/am4.pdf>).

### 3.3.4 Erikoidní mykorhizní symbióza

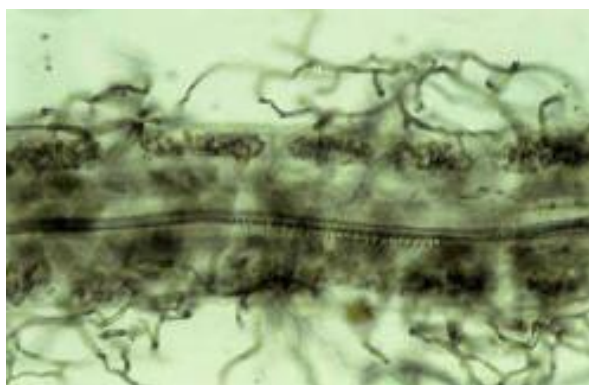
Erikoidní mykorhizou se nejčastěji vyznačují rostliny z řádu *Ericales*. Na rozdíl od mykorhizní symbiózy arbuskulární a ektomykorhizní je erikoidní mykorhizní symbióza více specifická (Straker, 1996). Erikoidní mykorhizní symbiózu tvoří houby vřecovýtrusné (<http://mykoweb.prf.jcu.cz/>). Nejznámější erikoidní houbou



je *Hymenoscyphus ericae* (Voskovička vřesovcová), která byla objevena v rhizoidech játrovky (Duckett a Read 1995). Erikoidní mykorhizní houby se vyznačují proteolytickými vlastnostmi. To znamená tedy, že mohou využívat proteiny z prostředí, energii, uhlík a dusík, který získali a transportovat ho do hostitele (Sokolowski a kol., 2002). Erikoidní mykorhizní houby díky své schopnosti žít saprotrofně, mohou přežívat na dané lokalitě velmi dlouhou dobu. Může to být 10 – 20 let po vymizení svých rostlinných hostitelů (Bergero a kol., 2003). Jelikož se nejčastěji vyskytují v kyselém prostředí, mají erikoidní mykorhizní houby značnou toleranci k vysokým koncentracím kovů (Sharples a kol., 2000).

Houby erikoidní mykorhizní symbiózy kolonizují buňky pokožky kořene rostlin (viz obrázek č. 5) a vytvářejí charakteristické útvary – klubka a smyčky. Tyto typické útvary jsou místem výměny látek a informací mezi houbou a hostitelskou rostlinou. Hyfy však v buňce kořene rychle degenerují. Díky tomu z nich rostliny čerpají fosfor, dusík, vitaminy a rostlinné hormony (Fialová, 2003).

Erikoidní mykorhizu můžeme nejčastěji objevit na rašeliništích, slatinách a vřesovištích. Vyskytují se v kyselém prostředí s nízkým obsahem živin. Právě nízký obsah živin a vysoký poměr uhlíku k dusíku v opadu patří mezi negativní faktory, které ovlivňují dynamiku společenstva v místě výskytu (Cairney, 2000). S těmito faktory souvisí pomalý koloběh živin v půdě a nízké pH, které způsobuje vysokou hladinu volných iontů těžkých kovů. Proto erikoidní mykorhiza napomáhá erikoidním rostlinám přežít tyto nepříznivé podmínky (<http://www.ibot.cas.cz>).



**Obrázek č. 5** Kořen kolonizovaný erikoidní mykorhizní houbou (<http://mykoweb.prf.jcu.cz/am4.pdf>)

## 4.1 Půda

Je to složka přírodního prostředí, která tvoří ekosystém spolu s atmosférou, hydrosférou a biocenózou. Vzniká a vyvíjí se působením litosféry, biosféry, hydrosféry a atmosféry, ale také pomocí významného půdotvorného činitele člověka. Půda je označována jako samostatný přírodní útvar, který vzniká a dále se vyvíjí díky působení půdotvorných procesů. Tyto procesy probíhají neustále, vznikem půdy nekončí (Jandák a kol., 2010).

Rozlišujeme tři fáze vývoje půdy. A to vznik půdy, evoluci půdy a metamorfózu půdy.

- Vznik půdy – její formování za přítomnosti půdotvorných činitelů, do té doby dokud půda nezíská své typické složení,
- Evoluce půdy – změny již zformované půdy za určitý čas
- Metamorfóza půdy – jsou to změny půdy, způsobené změnou charakteru půdotvorných faktorů. Může to být zapříčiněno přirozenými pochody nebo umělým zásahem člověka (Jandák a kol., 2010).

Charakteristickým znakem půdy je její nehomogenost. Tato vlastnost se projevuje tím, že je půda výrazně vrstevnatá a obsahuje nepravidelně rozmístěné částice nebo oblasti s různými vlastnostmi. Nehomogenost tedy do určité míry způsobuje nerovnoměrný výskyt kořenů rostlin, půdních organizmů a tedy i mykorhizních hub (Dickie a kol., 2002; Tedersoo a kol., 2003; Rosling a kol., 2003).

### 4.1.1 Půdní horizonty

Při povrchu půdy se nejvíce vyskytují mykorhizní houby. Je to díky dobrému provzdušnění půdního povrchu a hojnému výskytu kořenů hostitelských rostlin. I nejvíce organické hmoty se nachází v nejsvrchnějších vrstvách půdy. Jedná se o vrstvy nadložní, které tvoří odumřelé části rostlin. Nadložní humus je charakteristickým svrchním horizontem, pro který je charakteristická přítomnost

vody a je ve formě tří skupin horizontů. Anhydrogenní organické horizonty, které označujeme L (vlastní opad), F (fermentační horizont) a H (humusový horizont), nacházíme na propustných minerálních horizontech. Hydrogenní horizonty (Of, Om a Oh) nacházíme na periodicky zamokřovaných minerálních horizontech a na trvale zamokřených minerálních horizontech se vyskytují rašelinné horizonty Tf, Tm, Ts a Th).

Nadložní humus se především vyskytuje v lesích, v stepních půdách, ale i v kulturních půdách. Svým myceliem zasahují mykorhizní houby do anhydrogenních a hydrogenních horizontů a část z nich se podílí na rozkladných procesech organických látek v nich obsažených. Pro erikoidní mykorhizu jsou důležité rašelinné horizonty, které nacházíme v místech s obsahem humolitů (organické hmoty stabilizované uhelnatěním). Právě většina rostlin, které jsou v erikoidní mykorhizní symbióze se nachází na stanovištích s rašelinnými horizonty. Další horizonty, které se nacházejí pod horizonty organickými, jsou minerální. Písmenem A označujeme humusové organominerální horizonty, které jsou ve svrchní části. Tyto horizonty se vyznačují jako hlavní prostředí pro život mykorhizních hub. Podpovrchové horizonty, které se nacházejí pod těmito vrstvami, jsou charakteristické nízkým obsahem organických látek. Vznikají zvětráváním a rozdělujeme je na horizonty ochuzené, spodické, jílem obohacené, metamorfické, redoximorfní, s akumulací různých látek a horizonty cementované (Gryndler a kol., 2004). Do těchto horizontů mycelium mykorhizních hub zasahuje (Rosling a kol., 2003) a napomáhá při procesu zvětrávání (Blum a kol., 2002). Tyto podpovrchové horizonty ovlivňují půdní režim vody. V případě, že mají zhoršenou propustnost pro srážkovou vodu, dochází k zamoření a špatnému provzdušnění půdy. Toto prostředí však většina mykorhizních hub nesnáší (Gryndler a kol., 2004).

Ektomykorhizní houby lze pomocí polymorfizmu délek restričních fragmentů DNA rozlišit do skupin podle toho, v jakých půdních horizontech se nacházejí (Dickie a kol., 2002). Pak je tedy můžeme rozlišit na houby specializované na vrstvu opadu, fermentační horizont F, humusový horizont H, na hlubší horizonty a na houby, které jsou přítomné ve všech horizontech. Nejspíš není tak úplně náhodný výskyt mnoha druhů hub ve svrchních horizontech, které obsahují zvýšené množství organických látek a také se mohou podílet na rozkladu humusu (Gryndler a kol., 2004).

#### 4.1.2 Půdní voda

Voda v půdním prostředí je důležitá pro existenci a rozvoj života. Je hlavní složkou všech organismů a je důležitým prostředím pro všechny životní pochody. Voda slouží jako rozpouštědlo většiny živin. Obsah vody v půdě je tedy významným faktorem pro růst rostlin a biologickou aktivitu půdy. Reguluje pH, teplotu, naředění půdního roztoku a difúzi plynů. Voda je hlavním prostředím pro mikroorganismy a mikrofaunu i přesto, že mycelium hub je schopné přerůst vzduchem vyplněné póry. Kořeny rostlin a mikroorganismy získávají potřebné látky rozpuštěné ve vodě pomocí transportu přes membrány. Tyto organismy nazýváme osmotrofové. V půdě voda zaplňuje póry různé velikosti a tvaru. Retenční schopnost půdy neboli schopnost půdy udržet vodu, závisí na zrnitosti půdy, struktuře a na obsahu organické hmoty. Čím větší obsah organické hmoty v půdě tím více je půda schopna zadržovat vodu. Voda v půdě není pro rostliny a organismy snadno přístupná. Je to zapříčiněno zadržováním vody v pórech kapilárními silami a absorpcí. Jemnozrnné půdy dokážou zadržet podstatně více vody než půdy hrubozrnné. Jemnozrnné půdy v suchých podmínkách jsou schopny díky většímu množství kapilárních pórů dodat více kapilární vody než písek. U lesních půd je zadržování vody ovlivněno mocností a kvalitou povrchových organických horizontů. Voda je pro rostliny a organismy přístupná po dlouhém a silném dešti, kdy se půda úplně zasytí vodou a zaplní všechny póry. Pokud však je půda dlouhodobě zaplavena vodou kořeny rostlin i organismy trpí nedostatkem vzduchu. Při zaplnění 50-80 % kapilárních pórů vodou, hovoříme o optimální vlhkosti. Pokud je voda v půdě vázána pevně a z toho důvodu je nedostupná rostlinám, hovoříme o bodu vadnutí (Šantrůčková, 2014).

Mykorhizní houby patří mezi organismy, které nejsou příliš tolerantní k vodnímu stresu. Ektomykorhizní houby *Basidiomycotina* mají toleranci k vodnímu stresu až do hodnoty vodního potenciálu -7 MPa. V porovnání s jinými houbami je tato hodnota nízká a převyšuje bod vadnutí rostlin. Aktivita mykorhizních hub zvýhodňuje mykorhizní rostliny v případě, kdy rostlina už vodu přijímat nemůže (Šantrůčková, 2014). Mykorhizní houby zvyšují pohyblivost vody mezi půdou a rostlinou, a tím dochází k rychlému odčerpání vody z půdy (Ebel a kol., 1996). Díky tomu mohou mykorhizní rostliny rychleji čerpat vodu (Gryndler a

kol., 2004). Například u ektomykorhizní symbiózy houby odčerpávaly vodu z půdy a dodávaly ji kořenům hostitelských rostlin (Koide a Wu, 2003).

### 4.1.3 Humus

Humus je půdní organická hmota, která je tvořena zbytky rostlinných a živočišných organismů v různém stupni rozkladu. Proces, který přeměňuje organickou hmotu na jednoduché složky, se nazývá mineralizace. Probíhá za vhodných teplotních a vlhkostních podmínek, zejména v lehčích a silně provzdušněných půdách. Tyto podmínky také podporují činnost aerobních bakterií, které jsou považovány za rozkladače organické hmoty. Mezi další procesy, které přeměňují organickou hmotu, řadíme její rašelinění a uhelnatění. Tyto procesy zabezpečuje mikroedafon a probíhá za omezeného přístupu vzduchu. Výsledkem jsou látky huminové a ulminové s vysokým obsahem uhlíku. Vlastní humifikace je procesem anaerobním, při níž tvoří se “pravý“ nebo vlastní “humus“ (Jandák a kol., 2010).

Rozlišujeme tři základní typy půdního humusu (Gryndler a kol., 2004).

- Mul – vytváří se na místech, kde probíhá rychlý rozklad organické hmoty pomocí půdních mikroorganismů a ve spolupráci s půdní faunou. Je charakteristická bohatým společenstvem půdních organismů a živočichů. Jejich lepkavé produkty pak zpevňují půdní agregáty. Vyskytuje se pod travními porosty a také pod opadavými lesy s bohatým bylinným patrem. Arbuskulární mykorhiza je hlavním typem této humusové formy.
- Moder – na rozdíl od mulu se moder liší pomalejším rozkladem organické hmoty a nalezneme ho spíše pod lesními porosty s chudším bylinným patrem. V biomase hub jsou vázány minerální živiny. Moder osidlují houby, které produkují antibiotické látky, tím se snižuje počet bakterií v půdě. Zde nacházíme ektomykorhizní symbiózu.
- Mor – vyznačuje se nejchudším společenstvem půdních organismů a také je chudý na bazidiomycety. Rozklad zde probíhá pomaleji. Jehličí, mechy, lišejníky a erikoidní rostliny jsou zdrojem organické hmoty pro

jeho tvorbu. Nacházíme zde symbiózu erikoidní, která je doprovázena symbiózou ektomykorhizní (Gryndler a kol., 2004).

#### 4.1.4 Půdní struktura

Půdní struktura vznikla v důsledku prostorového uspořádání pevných částic a volného prostoru. Základem půdní struktury jsou agregáty, které vznikají spojováním jílových částic s bakteriemi a s houbovými vlákny, hrubšími minerálními částicemi, kořeny a nerozloženými zbytky rostlin (viz obrázek č. 6). Tvorba agregátů je ovlivňována přirozenými procesy v půdě a texturou půdy. Důležitou vlastností půdní struktury je stabilita půdních agregátů. Ta se díky přítomnosti dostatečného množství vápníku, organických látek a vhodného zrnitostního složení půdy zvyšuje. Uvnitř a mezi agregáty se nacházejí póry, které zaručují výměnu plynů, tok vody a živin. Póry zajišťují průchodnost kořenům rostlin a houbových hyf a pohyb půdních organismů, které nejsou způsobilé vytvářet si vlastní cestu. Naopak půdy s nestabilními agregáty nejsou vhodné pro rozvoj rostlin a půdních organismů (Šantrůčková, 2014).

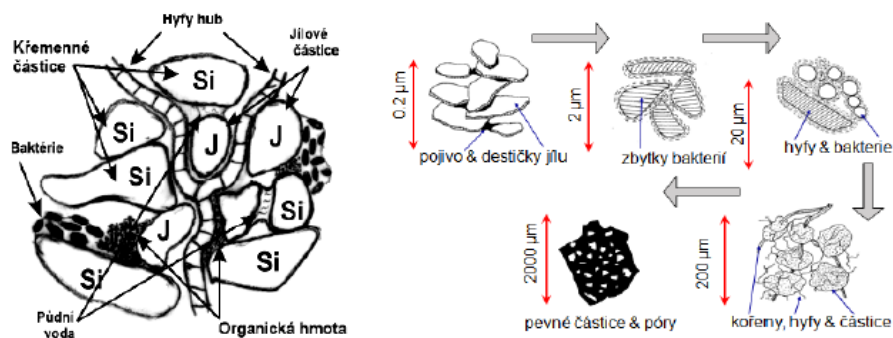
Půdní strukturu řadíme mezi fyzikální vlastnosti půdy. Podle velikosti agregátů rozlišujeme půdní strukturu na mikrostrukturu o velikosti agregátů menších než 0,25 mm, na makrostrukturu o velikosti 0,25 až 50 mm a na megastrukturu o velikosti agregátů větších než 50 mm (Jandák a kol., 2010).

Půdní struktura je závislá na množství mikroragregátů v půdě. Za mikroragregáty považujeme koagulované půdní koloidy. Jsou to útvary vzniklé spojením prachových a jílových částic za přítomnosti oxidu železa a hliníku s huminovými kyselinami, hrubé půdní částice a krystaly s koloidním povlakem. Proces mikroragregace ovlivňují tři hlavní vlivy: fyzikální, chemické a biochemické. Tyto vlivy jsou však ovlivněny zrnitostní skladbou půdy. Efektivní slepování mikroragregátů způsobují organické látky. Výrazné slepování agregátů probíhá při dehydrataci a kondenzaci huminových kyselin. Avšak tmelící schopnosti humusových látek nejsou trvalé, jelikož se tyto látky postupně odbourávají. Proto je zapotřebí půdu neustále obohacovat organickými látkami. Pozitivní vliv na pevnost vazby má i minerální složení. Například z jílových minerálů tuto vlastnost pozitivně

ovlivňuje montmorillonit. Naopak písčité frakce nepodporují tvorbu mikroagregátů, při vysokém obsahu písku je vznik přímo nemožný. Mnohem hůře než písek působí obsah prachu (Čermák, 2012).

Makroagregáty jsou tvořeny směsí fyzikálního jílu a jsou stmelovány vlivem kapilárního tlaku půdní vody v jemných kapilárních pórech. Makroagregáty také vznikají slučováním mikroagregátů nebo růstem mikroagregátů v makroagregáty. Na tvorbě makroagregátů se podílejí vlivy: vysychání půdy, dehydratace a působení mrazu. Mezi další činitele ovlivňující tvorbu makroagregátů řadíme i kořeny rostlin, především ve velké hustotě. Z živočišných činitelů se na rozpadu a agregaci půdy podílejí nejvíce dešťovky. Poslední skupinou, kterou řadíme do agregátů, jsou pseudoagregáty, které vznikají za vyšší vlhkosti půdy umělým mechanickým způsobem (Čermák, 2012).

Strukturu lze rozdělit podle tvaru a velikosti agregátů na agregáty vertikálně protažené tvořící strukturu hranolovitou bez zaoblení nebo se zaoblením svrchní části. Agregáty rovnoměrně vyvinuté ve směru tří os, které tvoří kulovitou strukturu polyedrickou nebo se zaoblenými shluky. Strukturu deskovitou tvoří agregáty zploštělé (Jandák a kol., 2010).



**Obrázek č. 6** Půdní agregát a jeho tvorba (upraveno podle Šantrůčková, 2014).

Stabilita agregátů zkvalitňuje půdní pórovitost, zadržování vody, kationovou výměnnou kapacitu a provzdušněnost půdy. Podporuje tvorbu kvalitní půdy a vytváří vhodné podmínky pro vývoj života v půdě (Šantrůčková, 2014).

Na půdní strukturu působí vlivy: ovlhčování a vysoušení, činnost kořenů a půdních organizmů, rozmrzání a zamrzání, rozklad organické hmoty a mikrobiální činnost (Šantrůčková, 2014). Dešťová voda a půdní roztok jsou hlavní příčiny rozrušení půdní struktury. Dešťová voda způsobuje mechanické rozbíjení agregátů. Díky nadměrnému ovlhčování půdy dochází k odplavování koloidů a vyluhováním iontů  $\text{Ca}^{2+}$ . Půdní strukturu také narušuje těžká agrotechnika, působení hnojiv a nevhodné obdělávání půdy (Jandák a kol., 2010).

## **5.1 Význam mykorhizních hub při tvorbě půdní struktury**

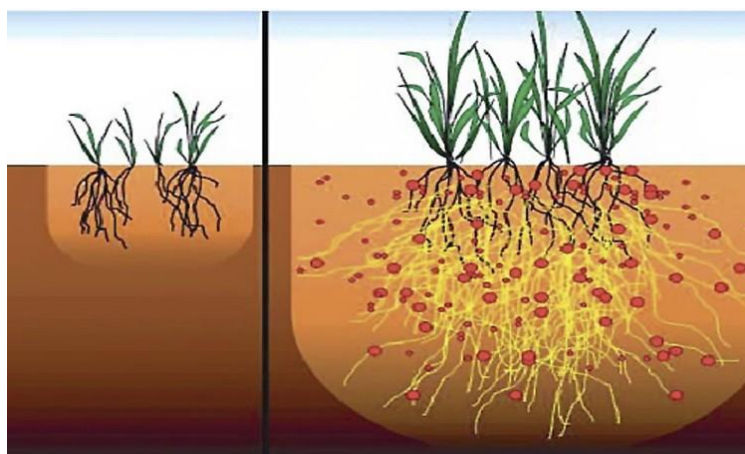
### **5.1.1 Hyfy mykorhizních hub**

Ektomykorhizní houby mohou mít pozitivní vliv na stabilitu půdních agregátů. V půdě se objevují mycelia saprotrofních hub, které se živí rozkladem lignocelulózového komplexu. Jedná se o přeměněnou dřevní hmotu obtížně se rozkládající. Pomocí molekulárně - genetické identifikace a sérologie, bylo zjištěno, že tyto houby patří k rusuloidní větvi bazidiomycetů. To znamená, že jsou blíže příbuzné ektomykorhizním houbám. Jsou charakteristické stabilizací půdních agregátů a díky příbuzenskému stavu s ektomykorhizními houbami, mohou mít tuto vlastnost i ektomykorhizní houby. Důkazem jsou výsledky inokulace *Pinus halepensis* s ektomykorhizní houbou *Pisolithus arhizus* (Caravaca a kol., 2002). Je možné, že mezi bazidiomycety je tato vlastnost rozšířena. Při stabilizaci půdních agregátů u ektomykorhizních hub hraje důležitou roli spíše prorůstání mycelia, které způsobuje mechanické zpevnění (Gryndler a kol., 2004).

Mnoho studií a pozorování ukázalo, že arbuskulární mykorhizní houby jsou schopny ovlivnit tvorbu a stabilitu půdních agregátů prostřednictvím rozsáhlého houbového mycelia, jeho výměšků a zbytků (viz obrázek č. 7). Rozsáhlé sítě hyf arbuskulárních mykorhizních hub se šíří z kořenů mykorhizní rostlin do půdního prostředí a hrají důležitou roli v půdních fyzikálních procesech, zejména v procesu tvorby makroagregátů (Peng a kol., 2013). Síť vláknitých kořenů a hyf si můžeme představit jako lepkavou síť, která zaplétá menší agregáty a částice vytvářející



poměrně stabilní makroagregáty. Stabilizace makroagregátů závisí na dostatečném množství organických činidel, které slouží k spojení mikroagregátů s primárními částicemi tvořící makroagregáty. Velké agregáty se mohou skládat z menších agregátů, které vyžadují větší množství pojiva k jejich stabilizaci (Miller a Jastrow, 2000). Existuje přímá úměra mezi množstvím mykorhizních hyf v půdě a stabilitou makroagregátů. Zásluhou mechanické vazby půdních částic a produkci kořenových exudátů je stabilita v půdách pod stálými porosty vyšší než v půdách narušených nebo obdělávaných. Obnovení degradované půdy je velmi pomalý proces (<http://www.sci.muni.cz/>).



**Obrázek č. 7** Rozdíl mezi rostlinou bez mykorhizní symbiózy (vlevo) a rostlinou kolonizovanou mykorhizou (<http://www.magazinzahrada.cz/rady-a-tipy/mykorhizni-houby-pomocnici-v-okrasne-zahrade.html>)

Kromě toho hyfy arbuskulárních mykorhizních hub přetrvávají v půdě dlouhou dobu, díky jejich vláknité povaze, která dosahuje velkých rozměrů. Bylo prokázáno, že hyfy mohou stabilizovat půdní strukturu až 22 týdnů po úhynu hostitelské rostliny. Pro srovnání, hyfy saprofytických hub s jejich pravidelným větvením a typickými tenkými stěnami vykazují přechodný efekt na agregaci trvající jen několik týdnů (Miller a Jastrow, 2000). Hlavním přínosem kořenů ke stabilizaci půdní struktury je poskytnutí stanoviště a dodání energie pro arbuskulární mykorhizní houby (Daynes a kol., 2013).

Arbuskulární mykorhizní houby a jejich vlastnost stabilizace půdní struktury je ovlivněna několika faktory: charakteristikou půdy, typem vegetace a samotnými vlastnostmi houby. Například rozměry hyf dovolují růst přes póry velikosti

makroagregátů (Miller a Jastrow, 2000). Účinnost hyf je dána délkou a povrchem a jejich sekrecí polysacharidů (Bearden a Peterson, 2000).

Vláknité kořeny a hyfy nejen vytvářejí lepkavou síť, která slouží jako struktura pro tvorbu makroagregátů, ale i extracelulární slizový povlak na povrchu kořenů a hyf může způsobit napojení na anorganické materiály a pomoci tak při stabilizaci půdních agregátů. Kromě toho kořeny a hyfy jsou často pokryty anorganickými minerály a jíly, které mohou fyzicky zpomalit rozklad hyf a tím se zpomalí i jejich stárnutí. Díky tomu se zachová síť hub a kořenů (Miller a Jastrow, 2000).

Vrstva extracelulárního slizu na kořenech a hyfách byla zjištěna pomocí mikroskopie a barvení. Do nedávna se předpokládalo, že sliz se skládá převážně z polysacharidů a v některých případech z polyuronových kyselin a z amino sloučenin (Miller a Jastrow, 2000)

Mykorhizní houby přispívají také ke vzniku mikroagregátů. Hyfy arbuskulárních mykorhizních hub mohou vytvořit podmínky, které vedou k vytvoření mikroagregátů. Organické látky vylučované rostoucími i uhynulými hyfami mohou sloužit jako substrát pro mikrobiální komunity. V přítomnosti kalů a jílu se tyto substráty spolu s hyfovými částmi mohou považovat jako místa pro tvorbu mikroagregátů. Stabilita mikroagregátů závisí především na síle, kterou se jíly a ostatní anorganické složky půdy přichytí na částice organických látek, na hyfy saprofytických a arbuskulárních hub, bakteriálních buněk a mnoho dalších koloidů a sloučenin převážně mikrobiálního původu. Studie a mikrofotografie hub rostoucích v jílovité půdě ukazují zhutnění a přesměrování jílových částic podél povrchu hyf mykorhizních a saprofytických hub a ukazují zapletení hyf s minerálními částicemi a organickými nečistotami za vzniku stabilních mikroagregátů (Miller a Jastrow, 2000).

I přes široké spektrum hostitelů mají arbuskulární mykorhizní houby nízkou diverzitu v orných půdách. Nejspíše to není způsobeno pěstováním monokultur, ale působením agronomických faktorů jako je orba, hnojení a aplikace fungicidů. Nízká rozmanitost arbuskulárních mykorhizních hub v orných půdách způsobuje jejich menší funkční přínos rostlinám než v půdách relativně neovlivněných člověkem (Helgason a kol., 1998).

Nízký obsah symbiotických hub v půdě a z nich vzniklých myceliálních sítí způsobuje také chudší spektrum rostlin, rostoucích v zemědělské krajině. Bylo prokázáno, že čím větší a bohatší je obsah arbuskulárních mykorhizních hub v půdě tím je bohatší spektrum jejich hostitelských rostlin v nadzemní části. To způsobuje i vyšší produkci biomasy (van der Heijden et al., 1998).

### **5.1.2 Glomalin**

Stabilita půdních agregátů je důležitou vlastností zemědělských půd. Nedávné studie ukazují, že arbuskulární mykorhizní houby vylučují do svého prostředí důležitou látku glykoprotein glomalin, který se chová jako hydrofobní lepidlo stabilizující půdní agregáty (Wright a Anderson, 2000). V půdě se glomalin akumuluje a je schopen se držet v půdě roky až desetiletí (Rillig a kol., 2001). Glomalin na povrchu půdních částic vytváří hydrofobní vrstvu a může je spojovat dohromady. Díky tomu mohou kořeny rostlin a hyfy hub spojovat půdní mikroagregáty v makroagregáty. V jistých případech se mohou vytvořit takzvané slepence s vnitřním anaerobním prostředím, kdežto vnější povrch je aerobní. Vyvíjí se tedy prostředí pro aerobní a anaerobní mikroorganismy

Tvorbu glomalinu mohou výrazně ovlivnit mechanické vlastnosti a to především velikost půdních agregátů. Bylo zjištěno, že se tato látka více tvoří v prostředí s menšími agregáty než v prostředí, které je tvořené agregáty většími (Rilling a Steinberg 2002). Wright a Anderson (2000) ve své práci uvádějí závislost způsobu úpravy půdy na množství glomalinu. Koncentrace glomalinu se liší podle toho jak je půda upravovaná. Zjistilo se, že v neorané půdě ve srovnání s oranou půdou byla lepší stabilita půdy a větší množství glomalinu. Větší množství glomalinu bylo také zaznamenáno v půdách v okolí neorané půdy.

V tropických půdách může být v glomalinu až 5 % dusíku a uhlíku (<http://www.sci.muni.cz/>). Glykoprotein glomalin obsahuje také železo obvykle v rozmezí od 2 % do 5 % v závislosti na typu půdy. V současné době probíhají výzkumy, zda obsah železa v glomalinu ovlivňuje stabilitu půdních agregátů (Wright a Anderson, 2000).

## 6.1 Podpora aktivity mykorhizních hub

### 6.1.1 Vlivy a podmínky ovlivňující výskyt mykorhizních hub

Podobně jako vegetace, jsou mykorhizní houby ovlivňovány vnějším prostředím, ve kterém se vyskytují. Hlavní podmínkou pro vznik mykorhizní symbiózy je, aby spory byly schopné v půdě přežít a vytvořily rozsáhlou myceliální síť (Nevěčná, 2013).

Hlavními faktory určující výskyt a vývoj mykorhizních hub jsou typ půdy a způsoby využití. Bylo prokázáno, že na loukách je vždy druhová skladba mykorhizních hub bohatší než na polích bez ohledu na typy půdy (Oehl a kol., 2010). Houbám se také dobře daří na lehčích a zrnitějších půdách. Naopak příliš nevyhledávají místa s vyšším obsahem dusíku (<http://www.sci.muni.cz/>). Na způsobu využití a na typu půdy je však závislá hustota spor. U mykorhizních hub se také můžou objevit generalisté, kteří se nachází ve všech typech půdy. Pro rozmanitost mykorhizních hub jsou spíše důležité půdní podmínky než množství rostlin (Oehl a kol., 2010).

Reakce houby na půdní vlhkost velmi úzce souvisí s druhem houby. V období sucha byla zaznamenána u klíčení hub zvýšená i snížená klíčivost. Ale naopak u některých druhů vlhkost klíčivost vůbec neomezuje. Na trvale suchých a zaplavených stanovištích tvorba spor klesá. Naopak produkci spor může stimulovat přechodné sucho (Augé, 2001).

Houby arbuskulární mykorhizní symbiózy nejčastěji nacházíme v půdách s hodnotami pH od 2,7 do 9,2. Při nižších hodnotách pH je kolonizace kořene mykorhizní houbou nižší. I přesto zde platí, že každý druh houby reaguje na hodnoty pH různě (Clark, 1997).

Teplota půdy patří mezi faktory podporující vývoj mykorhizních hub. Ovlivňuje řadu procesů jako např. fruktifikaci, růst mycelia, klíčení spor a kolonizaci hostitelské rostliny. Reakce na teplotu je závislá především na druhu houby a na rostlině, která s houbou spolupracuje. Například endomykorhizní houby jsou tolerantní k vysoké teplotě. Každá houba má své teplotní optimum, avšak pro

úspěšnou kolonizaci by měla teplota dosáhnout 10 °C. Naopak některé druhy hub vytvářejí mykorhizní symbiózu při nízkých teplotách (Smith a Read, 1997). Aby se půdní kolonie mohla rozvíjet po mnoho let až desetiletí je zapotřebí aby mycelium odolalo výkyvům vlhkosti a teploty. Platí to především pro houby, které přebývají ve svrchních půdních horizontech. Avšak některé houby jsou schopné přežít promrznutí bez poškození mycelia (France a kol., 1979). Děje se to díky tomu, že se v myceliu kumulují látky, které při zmrznutí jsou schopné omezit poškození buňky. Příkladem je rod slzivka, u něhož vlivem nízké kultivační teploty došlo k hromadění kryoprotektiv (Tibbet a kol., 2002).

Další faktor, který ovlivňuje činnost arbuskulárních mykorhizních hub je zhutnění půdy. Zhutnění půdy podle některých studií může potlačit funkci mykorhizních hub a příjem fosforu. Podle studie Ezawa a kol., (2002) zhutnění půdy snížilo procento půdních porů a potlačilo prodloužení kořenů hyf a arbuskulárních mykorhizních hub. Čím více byla půda zhutněná, tím méně mykorhizních hub v půdě bylo. Snížený příjem fosforu a množství arbuskulárních hub ve zhutněné půdě je přičítán ke zmenšené délce kořene. Ve vysoce zhutněné půdě byla délka kolonizovaného kořene menší než v půdách méně zhutněných (Nadien a kol., 1996). Naopak půdy nenarušené a neovlivněné orbou mají příznivé podmínky pro arbuskulární mykorhizní houby a jejich hostitele. Kolonizace a hustota spor byla v neporušené půdě podstatně vyšší než v půdě narušené. Arbuskulární mykorhizní houby v půdě neporušené více podporují prodloužení kořenů (Yano a kol., 1998).

### **6.1.2 Využití mykorhizních přípravků**

Očkovací přípravky obsahující mykorhizní houby slouží k umělému obnovení společenstva, které bylo narušeno. Aktivní složkou mykorhizního přípravku jsou spory, úlomky mycelia a části kořenů kolonizovaných houbou v inertním substrátu.

Důležitým krokem je pečlivý výběr symbiotické houby. Nejdůležitější je, aby houby rychle kolonizovaly kořenový systém, rychle se množily a přežily dlouhou dobu. Musí podporovat růst rostlin a musí být schopné konkurovat jiným

mykorhizním houbám, které disponují horšími vlastnostmi. Vlastnosti vhodných izolátů se ověřují v nádobových kulturách rostlin, které rostou ve sterilizované půdě. Dále se provádějí pokusy v nesterilizované půdě, následují pokusy v poloprovozních a provozních podmínkách na velkých plochách.

Mykorhizní houby se využívají do kontejnerové výroby okrasných dřevin, květin, pokojových rostlin, zeleniny a ovocných rostlin. Jsou využívány ve školkařství, a to hlavně jako aplikace na vinnou révu, okrasné a ovocné dřeviny. Je možné, že díky mykorhizní symbióze bude v budoucnu snížena potřeba chemického hnojení a pesticidů. V trávnickářství, a to především při zakládání a udržování fotbalových a golfových hřišť se využívají přípravky s arbuskulární mykorhizní houbou. Dále jsou tyto přípravky využívány k ozeleňování střeš nebo erozních svahů, v biokoridorech, na skládkách různých průmyslových odpadů a ve výsadbě městské zeleně (Gryndler a kol., 2004).

### 6.1.3 Využití strigolaktonů

Strigolaktony vznikají jako sekundární metabolity přímo v rostlinách a jsou považovány za fytohormony s regulační funkcí. Hlavní úlohou strigolaktonů je větvení nadzemních částí rostlin. Mimo to indukují klíčení semen parazitických rostlin. Vyznačují se signální rolí při vzniku arbuskulární mykorhizy. Strigolaktony nejspíše zajišťují hustší větvení hyf, které díky tomu prostoupí větší prostor v půdě a zvýší možnost kontaktu s kořenem (Strynclová, 2012). U arbuskulárních hub byl pozorován vliv strigolaktonů na tvar a hustotu hyf (Besserer a kol., 2006). García-Garrido, (2009) ve své práci pozorovali účinek strigolaktonů u divokého hrachu a u mutanta, který neprodukuje strigolaktony. U mutanta nedošlo k zvýšenému větvení. Až po přidání syntetického strigolatonu GR24 byl viděn výrazný růst a větvení hyf. Syntetický strigolakton GR24 také zvyšuje syntézu NADPH v hyfách houby *Gigaspora rosea* (Strynclová, 2012).

Podle nejnovějších výzkumů bylo prokázáno, že větvení hyf nemusí být způsobeno jen strigolaktony. Pokusy, které byly prováděny s mastnými kyselinami, prokázaly jejich účinek na větvení hyf u houby *Gigaspora gigantea* už při nízkých

koncentracích (Strynclová, 2012). Byly prováděny dva pokusy. Dlouhodobé biologické testy, které trvaly 7-8 dní, byly prováděny v Petriho miskách s nanomolární koncentrací masných kyselin. Rychlejší mikroinjekční testy, které probíhali 16-24 hodin a masné kyseliny byly vstříkovány na rostoucí hyfy. Později se ukázalo, že nejlepších výsledků bylo dosaženo v dlouhodobých biologických testech. Důležitou roli hrála také délka řetězce masných kyselin. Například kyselina 2OH-TDA (2- hydroxytetradekanová kyselina) a v menší míře i kyselina 2OH-DDA (2- hydroxydodekanová kyselina) více podpořily růst hyfových vláken než kyseliny s krátkými řetězci a to kyselina 2OH-DA (2- hydroxydekanová kyselina) a 2OH-HDA (2- hydroxyhexadekanová kyselina). Také pozice hydroxylové skupiny na řetězci je velmi významná, protože pěti nanomolární kyselina 3OH-TDA (3- hydroxyretradekanová kyselina) neměla žádný účinek na růst houbových hyf (Nagahashi a Douds, 2010).

#### **6.1.4 Využití biouhlí**

Biouhlí je produktem termické přeměny a jedná se zuhelnatělou biomasu. Při začlenění do půdy může zlepšit kvalitu půdy a také může sloužit jako prostředek ke zvýšení vylučování uhlíku. Přes potenciální užitečnost biouhlí jsou znalosti o tom jak biouhlí ovlivňuje fyzické, chemické a biologické vlastnosti půdy omezené. Řada studií naznačuje, že biouhlí může změnit fyzikální vlastnosti půdy, včetně pH, výměnnou kapacitu kationtů a objemovou hustotu. Tyto změny mohou zlepšit kvalitu půdy, zvýšit dostupnost živin a zvýšit produkci biomasy. Biouhlí v půdě může zvýšit kolonizaci kořene arbuskulárními mykorhizními houbami u rostlin rostoucích v kyselých půdách. I když odpovědné mechanismy nejsou známe, změna pH půdy pravděpodobně hraje velkou roli. Například v půdách s neutrálním pH, vliv biouhlí na arbuskulární mykorhizní houby nebyl zaznamenán. Biouhlí pocházející z rostlinných materiálů (rýžové slupky) vykazuje podle některých studií pozitivní vliv na arbuskulární mykorhizní houby (Warnock a kol., 2010).

Také začlenění anorganických porézních materiálů do půdy zvyšuje účinnost arbuskulárních mykorhizních hub a růst hostitelské rostliny. Kolonizaci může stimulovat dřevěné uhlí, ale i další anorganické materiály. Například v Japonsku se

do půdy nejvíce používají anorganické přípravky perlit, vermikulit a Kanuma Tsuchi. Velmi nízký podíl kolonizace byl pozorován v půdách kde, byla použita směs vermikulitu a Kanuma Tsuchi. Zajímavostí je, že mleté materiály, u nichž může být pórovitá struktura částečně zničena, zvýšily procento mykorhizní kolonizace. Začlenění anorganických materiálů poskytuje velké půdní póry, což vede k posílení mykorhizního růstu. Lze říci, že začlenění anorganických materiálů více zlepšují plynou fázi půdy a mleté materiály poskytují lepší stanoviště pro mykorhizní houby. Zvětšení plochy povrchu materiálu může být nejpravděpodobnějším faktorem, který stimuluje mykorhizní kolonizaci (Ezawa a kol., 2002).

### **6.1.5 Pěstování předplodin**

Pro rozvoj arbuskulárních mykorhizních hub je také důležité pěstování předplodin. Například pěstování slunečnice, která se označuje jako mykorhizní plodina, zlepšila jako předplodina kolonizaci kořene arbuskulárními mykorhizními houbami a zvýšila příjem fosforu narozdíl od hořčice, která není mykorhizní rostlinou. Zvýšená populace arbuskulárních mykorhizních hub po pěstování mykorhizních rostlin, zlepšila kolonizaci kořene arbuskulárními houbami v následujících pěstovaných plodinách v další sezoně. Následkem toho se zvýšil příjem fosforu, časný růst a výnos kukuřice. Naopak kukuřice, která vyrostla po pěstování nemýkorhizní předplodiny, vykazovala špatný růst. Druhé složení arbuskulárních mykorhizních hub a jejich kolonizace se liší v různých typech půdy. Je pravděpodobné, že vliv předplodiny na růst následujících plodin závisí na půdních typech a vlastnostech půdy. Pozitivní vliv na kolonizaci kořene arbuskulárními mykorhizními houbami byl pozorován u několika kulturních plodin (Karasawa a Kasahara, 2001).



## 4 ZÁVĚR

Cílem překládané bakalářské práce, bylo zpracovat literární rešerši na téma význam mykorhizních hub při tvorbě půdní struktury. Při hledání v dostupné literatuře jsem objevila dva hlavní způsoby, kterými mykorhizní houby podporují stabilitu půdních agregátů. Díky jejich rozsáhlému myceliu zasahují do míst, kam kořeny rostlin nedosáhnou a mechanicky zpevňují půdní agregáty. Asi nejvýznamnější skupinou hub, která se podílí na tvorbě půdní struktury, jsou arbuskulární mykorhizní houby. Ty produkují glykoprotein glomalin. Glomalin spojuje půdní agregáty a stabilizuje půdní strukturu.

Díky těmto vlastnostem jsou mykorhizní houby velmi důležitým faktorem zemědělských půd a měli by se v půdě udržovat a podporovat. Jedním z činitelů, které mohou podpořit růst mykorhizních rostlin je přídavek biouhlí. Avšak biouhlí a jeho působení v půdním prostředí není podrobněji prozkoumáno. V budoucnu snad bude tato problematika blíže prostudována a aplikace biouhlí se rozšíří.

Rostliny produkují látky strigolaktony, které považujeme za fytohormomy. Tyto látky podporují hustší větvení hyf. Existují i strigolaktony ve formě syntetické, které můžeme do půdy aplikovat. Kromě strigolaktonů mohou růst mykorhizních hub ovlivnit i mastné kyseliny. Důležitou roli hraje délka jejich řetězce a pozice hydroxylové skupiny na řetězci. Podle mého názoru je tato problematika méně prozkoumána.

Důležité je také pěstování předplodin. Například pěstování kukuřice podpoří pěstování předplodiny, která se označuje jako mykorhizní rostlina. Mykorhizní rostlina připraví vhodné podmínky, které pak v pěstování následujících plodin zvýší kolonizaci kořene mykorhizními houbami.

Vliv mykorhizních hub na půdní prostředí by měl být v budoucnu dále zkoumán, protože stav půdy v České republice se kvůli klimatickým změnám horší. Mykorhizní houby jsou jedním ze způsobů, jak stav zemědělských půd zlepšit a proto bychom je měli v půdě podporovat.

## 5 SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

AUGÉ, Robert M., 2001. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza*.. 11, (1): 3-42. ISSN 0940-6360

BAGO, B., H. VIERHEILIG, Y. PICHE a C. AZCON-AGUILAR., 1996. Nitrate depletion and pH changes induced by the extraradical mycelium of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* grown in monoxenic culture. *New Phytologist*., 133 (2): 273-280. ISSN 0028-646x

BALAZ, Milan., 1996. Seasonal pattern and vertical distribution of vesicular-arbuscular mycorrhizas associated with three grass species grown in acid soil. *Grass ecosystems of deforested areas in the Beskydy Mts.: preliminary results of ecological studies*.. vyd. Brno: Academy of Sciences of the Czech Republic, Institute of Landscape Ecology, s. 201-209. ISBN 8090225365.

BEARDEN, B. N. a L. PETERSEN., 2000. Influence of arbuscular mycorrhizal fungi on soil structure and aggregate stability of a vertisol. *Plant and Soil*., 218/2 (1/2): 173-183. ISSN 0032079x

BERGERO, R., M. GIRLANDA, F. BELLO, A. LUPPI a S. PEROTTO., 2003. Soil persistence and biodiversity of ericoid mycorrhizal fungi in the absence of the host plant in a Mediterranean ecosystem. *Mycorrhiza*., 13 (2): 69-75. ISSN 0940-6360

BESSERER, A., V. PUECH-PAGÈS, P. KIEFER, V. GOMEZ-ROLDAN, A. JAUNEAU, S. ROY, Jean-Charles PORTAIS, Ch. ROUX, G. BÉCARD a N. SÉJALON-DELMAS., 2006. Strigolactones Stimulate Arbuscular Mycorrhizal Fungi by Activating Mitochondria. *PLoS Biology*., 4(7): ISSN 1544-9173

BLUM, J. D., A. KLAUE, C. A. NEZAT, Ch. T. DRISCOLL, Ch. E. JOHNSON, T. G. SICCAMI, Ch. EAGAR, T. J. FAHEY a G. E. LIKENS., 2002. Mycorrhizal weathering of apatite as an important calcium source in base-poor forest ecosystems. *Nature*., 417( 6890): 729-731. ISSN 0028-0836

CAIRNEY, J. W. G., 2000. Evolution of mycorrhiza systems. *Naturwissenschaften*.,87(11): 467-475. ISSN 0028-1042

CARAVACA, F, C GARCIA, M.T HERNÁNDEZ a A ROLDÁN., 2002. Aggregate stability changes after organic amendment and mycorrhizal inoculation in the afforestation of a semiarid site with *Pinus halepensis*. *Applied Soil Ecology*., 19(3): 199-208. ISSN 09291393

CLARK, R.B., 1997. Arbuscular mycorrhizal adaptation, spore germination, root colonization, and host plant growth and mineral acquisition at low pH. *Plant and Soil*.,192(1): 15-22. ISSN 0032079x

CUDLÍN, Pavel a Eva CHMELÍKOVÁ: Význam mykorrhizních symbióz a možnost jejich ovlivnění při pěstování stromů, in SMÝKAL, František. Strom pro život - život pro strom 1999: Sborník přednášek odborného semináře na téma: Kořenová zóna stromu. Praha: Společnost pro zahradní a krajinářskou tvorbu, 1999, 40 s.

ČERMÁK, Petr., 2012. *Vliv půdní struktury na hydraulické vlastnosti půdy*. Brno, Bakalářská práce. Vysoké učení technické v Brně.

DAYNES, Cathal N., Damien J. FIELD, Jennifer A. SALEEBA, Michael A. COLE a Peter A. MCGEE. 2013. Development and stabilisation of soil structure via interactions between organic matter, arbuscular mycorrhizal fungi and plant roots. *Soil Biology and Biochemistry.*, 57(1): 683-694. ISSN 00380717

DICKIE, Ian A., Bing XU a Roger T. KOIDE., 2002. Vertical niche differentiation of ectomycorrhizal hyphae in soil as shown by T-RFLP analysis. *New Phytologist* ., 156 (3): 527-535. ISSN 0028-646x

DOWNIE, D. G., 1957. Corticium solani—an Orchid Endophyte. *Nature.*,179 (4551): 160-160. ISSN 0028-0836

DUCKETT, J. G. a D. J. READ., 1995. Ericoid mycorrhizas and rhizoid-ascomycete associations in liverworts share the same mycobiont: isolation of the partners and resynthesis of the associations in vitro. *New Phytologist.*, 129(3): 439-447. ISSN 0028-646x

EBEL, R. C., G. E. WELBAUM, M. GUNATILAKA, T. NELSON a R. M. AUGÉ., 1996. Arbuscular mycorrhizal symbiosis and nonhydraulic signaling of soil drying in *Vigna unguiculata* (L.) Walp. *Mycorrhiza.*,6 (2):119-127. ISSN 0940-6360

EZAWA, T., K. YAMAMOTO a Sh. YOSHIDA., 2002. Enhancement of the effectiveness of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi by inorganic soil amendments. *Soil Science and Plant Nutrition.*, 48 (6): 897-900. ISSN 0038-0768

FIALOVÁ, L., 2003. *Charakteristika spor endomykorhizních hub ve vybraných orných půdách*. Brno,. Diplomová práce. Mendelova zemědělská a lesnická univerzita v Brně.

FRANCE, R. C., M. L. CLINE a C. P. P. REID., 1979. Recovery of ectomycorrhizal fungi after exposure to subfreezing temperatures. *Canadian Journal of Botany.*, 57(17): 1845-1848. ISSN 0008-4026

FRIES, Nils, Klaus SERCK-HANSEN, Lena Häll DIMBERG a Olof THEANDER., 1987. Abietic acid, and activator of basidiospore germination in

ectomycorrhizal species of the genus *Suillus* (Boletaceae). *Experimental Mycology.*, 11(4): 360-363. ISSN 01475975

GARCÍA-GARRIDO, J. M., V. LENDZEMO, V. CASTELLANOS-MORALES, S. STEINKELLNER a H. VIERHEILIG., 2009. Strigolactones, signals for parasitic plants and arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza.*, 19(7): 449-459. ISSN 0940-6360

GRYNDLER, Milan, M. BALÁŽ, H. HRŠELOVÁ, J. JANSKA a M. VOSÁTKA., 2004. *Mykorhizní symbióza: o soužití hub s kořeny rostlin*. Vyd. 1. Praha: Academia., 366 p., [16] p. of col. plates. ISBN 80-200-1240-0.

GRYNDLER, Milan. *Mykologie*. Univerzita J. E. Purkyně v Ústí nad Labem Přírodovědecká fakulta, 2013. Dostupné z: [http://biology.ujepl.cz/vyuka/file.php/1/opory\\_2014/Opora\\_Mykologie.pdf](http://biology.ujepl.cz/vyuka/file.php/1/opory_2014/Opora_Mykologie.pdf)

HADLEY, G. a M. PEROMBELON., 1963. Production of Pectic Enzymes by *Rhizoctonia solani* and Orchid Endophytes. *Nature.*, 200(4913): 1337-1337. ISSN 0028-0836

HELGASON, T., T. J. DANIELL, R. HUSBAND, A. H. FITTER a J. P. W. YOUNG., 1998. Ploughing up the wood-wide web?. *Nature.*, 394(6692): 431-431. ISSN 00280836

HODGE, Angela., 2003. Plant nitrogen capture from organic matter as affected by spatial dispersion, interspecific competition and mycorrhizal colonization. *New Phytologist.*, 157 (2): 303-314. ISSN 0028646x

JABAJI-HARE, Suha., 1988. Lipid and Fatty Acid Profiles of Some Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungi: Contribution to Taxonomy. *Mycologia.*, 80(5): 622-629. ISSN 00275514

JANDÁK, Jiří, Eduard POKORNÝ a Alois PRAX., 2010. *Půdoznalství*. Vyd. 3., přeprac. Brno: Mendelova univerzita v Brně, 143 s., [2] s. obr. příl. ISBN 978-80-7375-445-7.

JUGE, Ch., J. SAMSON, C. BASTIEN, H. VIERHEILIG, A. COUGHLAN a Y. PICHÉ., 2002. Breaking dormancy in spores of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*: a critical cold-storage period. *Mycorrhiza.*, 12(1): 37-42. ISSN 0940-6360

KARASAWA, Toshihiko, Yoshiaki KASAHARA a Masako TAKEBE., 2001 Variable response of growth and arbuscular mycorrhizal colonization of maize

plants to preceding crops in various types of soils. *Biology and Fertility of Soils.*, 33(4): 286-293. ISSN 0178-2762

KOIDE, R. T. a T. WU., 2003. Ectomycorrhizas and retarded decomposition in a *Pinus resinosa* plantation. *New Phytologist.*, 158 (2): 401-407. ISSN 0028-646x

KORHOŇ, Radim., 2003. *Prezence endomykorhizních hub jako jeden z biologických indikátorů kvality orných půd.* Brno,. Diplomová práce. Mendelova zemědělská a lesnická univerzita v Brně.

KOTTKE, I. a F. OBERWINKLER., 1987. The cellular structure of the Hartig net: coenocytic and transfer cell-like organization. *Nordic Journal of Botany.*, 7 (1): 85-95. ISSN 0107-055x

KRÁLOVÁ, Olga., 2013. *Použití symbiotických hub při množení a dopěstování okrasných dřevin.* Lednice,. Bakalářská práce. Mendelova univerzita v Brně.

LIGRONE, R. a C. LOPES., 1989 Cytology and development of a mycorrhiza-like infection in the gametophyte of *Conocephalum conicum* (L.) Dum. (Marchantiales, Hepatophyta). *New Phytologist.*, 111(3): 423-433. ISSN 0028-646x

MARCHISIO, V. FILIPELLO, G. BERTA, A. FONTANA a F. MARZETTI MANNINA., 1985. Endophytes of wild orchids native to Italy: their morphology, caryology, ultrastructure and cytochemical characterization. *New Phytologist.*, 100(4): 623-641. ISSN 0028-646x

MEJSTŘÍK, Václav., 1988. *Mykorhizní symbiózy.* 1.vyd. Praha: Academia, 150 s.

MILLER, R. M. a J. D. JASTROW., 2000. Mycorrhizal Fungi Influence Soil Structure. JR, Edited by Yoram Kapulnik and David D. Douds. *Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function: physiology and function.* Dordrecht: Springer Netherlands, s. 3-18. ISBN 978-90-481-5515-6.

NADIAN, H., S. E. SMITH, A. M. ALSTON a R. S. MURRAY., 1996. The effect of soil compaction on growth and P uptake by *Trifolium subterraneum*: interactions with mycorrhizal colonisation. *Plant and Soil.*, 182 (1): 39-49 ISSN 0032-079x

NAGAHASHI, G. a D. D. DOUDS., 2011. The effects of hydroxy fatty acids on the hyphal branching of germinated spores of AM fungi. *Fungal Biology.*, 115 (4-5): 351-358. ISSN 18786146

NEVĚČNÁ, Michaela., 2013. *Význam mykorhizních hub v primární sukcesi.* Praha,. Bakalářská práce. Univerzita Karlova v Praze.

- NING, J. a J. R. CUMMING., 2001. Arbuscular mycorrhizal fungi alter phosphorus relations of broomsedge (*Andropogon virginicus* L.) plants. *Journal of Experimental Botany.*, 52 (362): 1883-1891. ISSN 14602431
- OEHL, F., E. LACZKO, A. BOGENRIEDER, K. STAHR, R. BÖSCH, M. VAN DER HEIJDEN a E. SIEVERDING., 2010. Soil type and land use intensity determine the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities: interactions with mycorrhizal colonisation. *Soil Biology and Biochemistry.* Dordrecht: Springer Netherlands., 42 (5): 724-738. ISSN 00380717
- PENG, Sili, Tao GUO, Gangcai LIU., 2013 The effects of arbuscular mycorrhizal hyphal networks on soil aggregations of purple soil in southwest China. *Soil Biology and Biochemistry.*, 57(1): 411-417. ISSN 00380717
- PEŠKOVÁ, Vítězslava., 2011. Dynamika houbových mykorhiz v průběhu roku. *Zprávy lesnického výzkumu.*, č. 3, s. 198-206.
- PICCOLO, Alessandro., 1996. *Humic substances in terrestrial ecosystems.* New York: Elsevier., ISBN 0444815163-.
- RILLIG, Matthias C a Peter D STEINBERG., 2002 Glomalin production by an arbuscular mycorrhizal fungus: a mechanism of habitat modification?. *Soil Biology and Biochemistry.*, 34 (9): 1371-1374. ISSN 00380717
- RILLIG, Matthias C., Sara F. WRIGHT, Kristine A. NICHOLS, Walter F. SCHMIDT a Margaret S. TORN., 2001. Large contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to soil carbon pools in tropical forest soils. *Plant and Soil.*, 233 (2): 167-177. ISSN 0032079x
- ROSLING, A., R. LANDEWEERT, B. D. LINDAHL, K.-H. LARSSON, T. W. KUYPER, A. F. S. TAYLOR a R. D. FINLAY., 2003. Vertical distribution of ectomycorrhizal fungal taxa in a podzol soil profile. *New Phytologist.*, 159 (3): 775-783. ISSN 0028646x
- SADÍLKOVÁ, Věra., 2008. *Vliv umělé mykorhizace na zvýšení kvality sadebního materiálu.* Brno., Bakalářská práce. Mendelova zemědělská a lesnická univerzita v Brně.
- SHARPLES, J. M., 2000. Mechanism of Arsenate Resistance in the Ericoid Mycorrhizal Fungus *Hymenoscyphus ericae*. *PLANT PHYSIOLOGY.*, 124(3): 1327-1334. ISSN 15322548
- SMITH, S, D READ a J HARLEY., 1997 *Mycorrhizal symbiosis.* 2nd ed. San Diego, Calif.: Academic Press., ix, 605 p., [4] p. of plates. ISBN 01-265-2840-3.

SMITH, SALLY E. a D READ., 2008 *Mycorrhizal symbiosis*. 3rd ed. Amsterdam: Academic Press., ISBN 01-237-0526-6.

SOKOLOVSKI, Sergei G.; MEHARG, Andy A.; MAATHUIS, Frans JM., 2002. Calluna vulgaris root cells show increased capacity for amino acid uptake when colonized with the mycorrhizal fungus Hymenoscyphus ericae. *New Phytologist.*, 155 (3): 525-530. ISSN 0028-646x

STRAKER, C. J., 1996. Ericoid mycorrhiza: ecological and host specificity. *Mycorrhiza.*, 6 (4): 215-225. ISSN 0940-6360

STRYNČOVÁ, Barbora., 2010/2012. *Účinky látek analogických strigolaktonům na větvení klíčnicích hyf arbuskulárních mykorhizních hub in vitro*. Brno, Diplomová práce. Masarykova univerzita.

SZKANDEROVÁ, Markéta., 2006. *Využití mykorhizních hub při pěstování rostlin*. Brno., Bakalářská práce. Mendelova zemědělská a lesnická univerzita v Brně.

ŠANTRŮČKOVÁ, Hana., 2014. *Základy ekologie půdy*. první. České Budějovice: Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích., ISBN 978-80-7394-480-3

TEDERSON, Leho, Urmaz KOLJALG, Nils HALLENBERG a Karl-Henrik LARSSON., 2003. Fine scale distribution of ectomycorrhizal fungi and roots across substrate layers including coarse woody debris in a mixed forest. *New Phytologist.*, 159 (1): 153-165. ISSN 0028-646x

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.

TESAŘOVÁ, Marta. Heterotrofní výživa., 1998. PROCHÁZKA, Stanislav. *Fyziologie rostlin*. Vyd. 1. Praha: Academia., ISBN 8020005862.

TIBBETT, S, F. SANDERS a J. CARNEY., 2002. Low-temperature-induced changes in trehalose, mannitol and arabitol associated with enhanced tolerance to freezing in ectomycorrhizal basidiomycetes (*Hebeloma* spp.). *Mycorrhiza.*, 12 (5): 249-255. ISSN 0940-6360

TOTH, Ronald a R. Michael MILLER., 1984. Dynamics of Arbuscule Development and Degeneration in a Zea Mays Mycorrhiza. *American Journal of Botany.*, 71 (4): 449-460. ISSN 00029122

VAN DER HEIJDEN, M.G.A. a Ian R. SANDERS., 2002. *Mycorrhizal ecology: with 16 tables*. 2. print. Berlin [u.a.]: Springer, 2002. ISBN 35-400-0204-9.

VAN DER HEIJDEN, Marcel G. A., Ian R. SANDERS, John N. KLIRONOMOS, Margot URSIC, Peter MOUTOGLIS, Ruth STREITWOLF-ENGEL, Thomas BOLLER a Andres WIEMKEN., 1998 Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature.*, 396 (6706): 69-72. ISSN 00280836

VANDENKOORNHUYSE, P., C. LEYVAL, I. BONNIN, M VELMURUGAN, P HEMALATHA, C HARISUDAN a D THANGADURAI., 2001. High genetic diversity in arbuscular mycorrhizal fungi: evidence for recombination events. *Heredity.*, 87 (2): 243-253. ISSN 0018067x

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.

WARNOCK, Daniel D., Daniel L. MUMMEY, Brooke MCBRIDE, Julie MAJOR, Johannes LEHMANN a Matthias C. RILLIG., 2010. Influences of non-herbaceous biochar on arbuscular mycorrhizal fungal abundances in roots and soils: Results from growth-chamber and field experiments. *Applied Soil Ecology.*, 46 (3): 450-456. ISSN 09291393

WERNER, Dietrich., 1987. *Pflanzliche und mikrobielle Symbiosen*. Stuttgart: G. Thieme, , 241 s. ISBN 31-369-8301-7.

WIGAND, C., F. ANDERSEN, K. K. CHRISTENSEN, M. HOLMER a H. S. JENSEN., 1998. Endomycorrhizae of isoetids along a biogeochemical gradient. *Limnology and Oceanography.*, 43(3): 508-515. ISSN 00243590

WRIGHT, S. F. a R. L. ANDERSON., 2000. Aggregate stability and glomalin in alternative crop rotations for the central Great Plains. *Biology and Fertility of Soils.*, 31 (3-4): 249-253. ISSN 0178-2762

YANO, K, A YAMAUCHI, M IJIMA a Y KONO., 1998. Arbuscular mycorrhizal formation in undisturbed soil counteracts compacted soil stress for pigeon pea. *Applied Soil Ecology.*, 10 (1-2): 95-102. ISSN 09291393



## Internetové zdroje

Ekologie a význam hub. In: *Ústav botaniky a zoologie* [online]. Masarykova univerzita. [cit. 2015-04-11].

Dostupné z: <http://www.sci.muni.cz/botany/mycology/ekolhub.htm>

Systém a vývoj hlenek, hub a lišejníků. In: *Ústav botaniky a zoologie* [online]. Masarykova univerzita [cit. 2015-04-11]. Dostupné

z: <http://www.sci.muni.cz/botany/studium/nr-houby.htm>

Mykorhiza. In: *AV ČR Botanický ústav* [online]. [cit. 2015-04-11]. Dostupné z: <http://www.ibot.cas.cz/mykosym/mykorhiza.html#ecto>

SYKOROVÁ, Lucie. Mykorhizní houby - pomocníci v okrasné zahradě. In: *Magazín zahrada* [online]. 2010 [cit. 2015-04-25]. Dostupné z: <http://www.magazinzahrada.cz/rady-a-tipy/mykorhizni-houby-pomocnici-v-okrasne-zahrade.html>

KAFKOVÁ, M. Mykorhizní symbióza. *Mykologie a fytopatologie* [online]. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích: Přírodovědecká fakulta [cit. 2015-04-28]. Dostupné z: <http://mykoweb.prf.jcu.cz/am4.pdf>

## **6 SEZNAM POUŽITÝCH OBRÁZKŮ**

- Obrázek č. 1 Typy mykorhizních symbióz (upraveno podle Šantrůčkové, 2014) ... 11
- Obrázek č. 2 Vysoce kolonizovaný kořen kukuřice obarvený trypanovou modří se zřetelně patrnými mykorhizními útvary: 1) vezikuly, 2) arbuskuly  
(<http://www.ibot.cas.cz/mykosym/mykorhiza.html#ecto>) ..... 13
- Obrázek č. 3 Metamorfovaná kořenová špička *Pinus nigra* kolonizovaná ektomykorhizní houbou  
(<http://www.ibot.cas.cz/mykosym/mykorhiza.html#ecto>) ..... 14
- Obrázek č. 4 Kolonizované buňky primární kůry kořene  
(<http://mykoweb.prf.jcu.cz/am4.pdf>) ..... 16
- Obrázek č. 5 Kořen kolonizovaný erikoidní mykorhizní houbou  
(<http://mykoweb.prf.jcu.cz/am4.pdf>) ..... 17
- Obrázek č. 6 Půdní agregát a jeho tvorba (upraveno podle Šantrůčková, 2014). .... 23
- Obrázek č. 7 Rozdíl mezi rostlinou bez mykorhizní symbiózy (vlevo) a rostlinou kolonizovanou mykorhizou (<http://www.magazinzahrada.cz/rady-a-tipy/mykorhizni-houby-pomocnici-v-okrasne-zahrade.html>) ..... 25