

## DYNAMIKA DUBOVÝCH MYKORHIZ V PRŮBĚHU ROKU

### YEAR-ROUND DYNAMICS OF MYCORRHIZAE IN OAK FORESTS

VÍTĚZSLAVA PEŠKOVÁ

*Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, v. v. i., Strnady*

#### ABSTRACT

Oak forest (*Quercus petraea*) in Dřevíč was selected for intensive year-round study of mycorrhizal activity and development of oak roots. At this study plot also activity of macromycetes was monitored based on their fructifications. This work presents quantitative data of active and inactive mycorrhizae that were collected monthly by the standard sampling method, thin root dry mass (roots up to 1 mm in diameter) and information about fungi species (qualitative and quantitative). Levels of active mycorrhizae were relatively stable year-round while inactive mycorrhizae showed statistically significant fluctuation with substantial increase after summer. A direct link between these two types of mycorrhizae can be probably explained by a shorter and variable longevity of active mycorrhizae during the season.

**Klíčová slova:** mykorhizní symbióza, makromycety, dub, dynamika mykorhiz

**Key words:** mycorrhizal symbioses, macromycetes, oak, dynamics of mycorrhizae

#### ÚVOD

Velká pozornost je v současnosti věnována výzkumu kořenových systémů a funkci houbových společenstev. Podstatná část z nich je schopna vytvářet mykorhizy na kořenech lesních dřevin. Vlákná mykorhizních hub specifickým způsobem propojují vnitřní prostor kořene s půdním prostředím, a tím výrazně zvyšují velikost kontaktní plochy. Mykorhizní symbióza je proto důležitým fenoménem při všech úvahách o výživě stromů. Kombinací kořenů rostlin s houbovými organismy vznikají specifické útvary s fyziologickou aktivitou odvozenou od obou zúčastněných složek. Mykorhizní symbióza se vyskytuje u více než 95 % rostlinných druhů; zcela nemykorhizní jsou například rostliny vodní, některé rostliny žijící na zamokřených stanovištích a mnohé rostliny ruderalní.

Mykorhizní houba nekolonizuje kořen chaoticky, ale omezuje se na některé jeho části, které označujeme jako kořenovou pokožku (rhizodermis) a (primární) kořenovou kůru, které houby jedinečným způsobem pozměňují (GRYNDLER et al. 2004). Distribuce jemných kořenů lesních dřevin je limitována dostupností živin a vody. Negativní limity je dána nedostatkem vody a zvýšeným obsahem rizikových prvků. To znamená, že pro rozvoj jemných kořenů a ektomykorhiz jsou velmi vhodné vrstvy nadložního humusu a svrchní minerální horizont.

Experimentálně bylo zjištěno, že u rostlin s mykorhizou je zvýšen příjem živin, především fosforu, dusíku a draslíku, zejména pokud jsou tyto látky v prostředí v nízkých koncentracích nebo v nerozpustné formě. Mykorhizy mají ještě jednu významnou schopnost – dovedou přijaté minerální látky kumulovat a v období nedostatku živin je pak uvolňovat a předávat hostitelské rostlině. Rostlina naopak zásobuje mykorhizní houbu cukry, především monosacharidy. Mykorhizní

symbióza je tedy procesem oboustranně výhodným (MEJSTŘÍK 1988; PEŠKOVÁ 1999; GRYNDLER et al. 2004).

#### *Typy mykorhizní symbiózy*

Existuje několik forem mykorhizní symbiózy, které se v zásadě dělí na dva typy - ektomykorhizní a endomykorhizní. Endomykorhizní symbióza se dále dělí na podtypy arbuskulární, erikoidní (ta zahrnuje dvě skupiny: arbutoidní a monotropoidní) a orchideoidní. Přechodným typem mezi ektomykorhizní a endomykorhizní symbiózou je ektendomykorhizní symbióza.

U všech typů mykorhizní symbiózy platí, že má-li vůbec vzniknout, je třeba, aby půda obsahovala živé mykorhizní houby. Ty mohou být přítomny ve formě klidových stadií (spor), nebo jako již symbioticky rostoucí či vegetativní mycelium (dočasně přežívající bez hostitele).

#### *Ektomykorhizní symbióza*

Kořeny dřevin v oblastech mírného pásma vytvářejí mykorhizu se specifickými druhy hub. Ektomykorhizy mají charakteristickou anatomickou stavbu. Vytvářejí krátké kořínky bez kořenového vlášení, které je naopak charakteristické pro nemykorhizní kořínky nebo kořínky s endomykorhizou. Tyto kořínky rostou pomaleji a delší dobu v porovnání s nemykorhizními. Vyskytují se především v nejsvrchnějších vrstvách půdy s vysokým obsahem surového humusu.

Na povrchu kořínků infikovaných mykorhizní houbou se vytváří hyfový plášť a dochází k jejich charakteristickému větvení. Tloušťka pláště je závislá na druhu symbionta, délce existence ektomykorhizy,

stanovištních podmínkách i na druhu hostitelské dřeviny. Z povrchu pláště často vyrůstají do půdního prostředí další jemné myceliální struktury. Do nitra kořene houba mechanicky proniká prostorami mezi buňkami primární kůry, kde vytváří tzv. Hartigovu síť, která je jedno i vícevrstevná. V době optimálního rozvoje vzniká velmi rozsáhlá kontaktní plocha vzájemného styku mezi mykobiontem, hostitelem, ale i prostředím. Tento velký povrch umožňuje i značně velký objem vzájemné výměny látek.

Základní morfologická stavba ektomykorhizních kořínků i jejich anatomické složení jsou v podstatě jednotné, bez ohledu na druhovou příslušnost dřevin a hub. Pouze mezi různými rody jsou patrné určité rozdíly ve větvení (u dubu a buku jsou monopodiálně větvené i nevětvené formy, u borovice jsou vidličnatě větvené atd.). Morfologie ektomykorhiz není charakteristická pro určitého houbového symbionta, a proto je velmi obtížné přímé mikroskopické určení druhu houby. Její morfologie je převážně ovlivněna hostitelskou dřevinou. Životnost ektomykorhizních kořínků je různá a je závislá na mnoha vnějších i vnitřních faktorech (MEJSTŘÍK 1988).

Ektomykorhizní symbióza byla zatím popsána asi u 2 000 druhů rostlin. V přírodních lesních ekosystémech hraje významnou roli, protože mezi ektomykorhizní druhy patří všechny důležité dřeviny (smrk, borovice, jedle, dub, buk, bříza atd.) a čeleď dvoukřídláčovitě (*Dipterocarpaceae*). Některé listnaté dřeviny mohou vytvářet jak ektomykorhizy, tak i endomykorhizy (olše, vrba, lípa aj.). Předpokládá se, že kolem pěti tisíc druhů hub může vytvářet ektomykorhizy, přičemž největší počet jich patří do třídy stopkovýtrosých (*Basidiomycetes*) a vřeckovýtrusých (*Ascomycetes*).

#### Význam a funkce mykorhizní symbiózy

Srovnání růstu lesních dřevin z různých stanovišť ukazuje, že stromy s mykorhizou jsou lépe adaptovány na nepříznivé podmínky prostředí a rostou lépe než stromy s málo rozvinutou mykorhizní symbiózou. Dosavadní výsledky mykorhizních a mykologických výzkumů v dubových, smrkových a bukových porostech (FELLNER et al. 1991, 1992, 1993a, 1993b, 1994, 1995; SOUKUP et al. 2001, 2002, 2003) ukazují většinou pozitivní korelaci procentuálního podílu mykorhizních druhů hub (determinováno podle plodnic) k zjištěnému procentuálnímu podílu aktivních mykorhiz získaných z půdních sond. Na většině sledovaných dubových plochách vykazoval procentuální podíl aktivních mykorhiz negativní korelaci s podílem zastoupených stromů s výraznou defoliací. Tento závěr má své omezení a platí pouze pro stromy s vysokou mírou defoliace (vyšší než 60 %) a zpravidla na stanovištích vykazujících obdobnou hustotu mykorhiz (FELLNER, PEŠKOVÁ 1995). Přesto však mnohé aspekty těchto vztahů zůstávají utajeny, především vzhledem k tomu, že se jedná o složitý korelát mnoha biotických i abiotických složek prostředí.

## METODIKA

K hlubšímu poznání změn v průběhu roku bylo zvoleno intenzivní sledování mykorhizní aktivity (reprezentované standardizovaným počtem aktivních a neaktivních mykorhiz – dále zkráceně AM a NM), rozvoje hub podle jejich fruktifikační aktivity (prezence a abundance plodnic jednotlivých druhů) a vývoje jemných kořenů (suchá hmota kořínků do průměru 1 mm) na vybrané ploše v dubovém porostu.

Pro výzkumné účely byla vybrána dubová (*Quercus petraea*) plocha Dřevíč na LS Nižbor, porost 715D7, lesní oblast 8a, lesní typ 2B4, věk 160, zakmenění 7, zastoupení dubů 80 %, nadmořská výška 430 m, lokalizace 50°01'N, 13°58'E. Velikost hodnocené plochy byla

2 500 m<sup>2</sup>. Od ČHMÚ byla získána meteorologická data průměrných ročních teplot vzduchu (°C) a ročního úhrnu srážek (mm). Jednalo se o soubory dat zahrnujících měsíční průměrné teploty a úhrny srážek ze stanice Praha – Ruzyně (50,1008°N 14,2578°E, nadmořská výška 364 m).

#### Odběry kořenů, extrakce, vyhodnocení mykorhiz

Pro účely studia dynamiky mykorhiz byly v roce 2009 – 2010 na vybrané ploše provedeny odběry vzorků každý měsíc v období od 11. 2. 2009 do 15. 1. 2010. Odběry byly realizovány na přibližně stejném místě (nikoliv totožném) v přibližně stejné vzdálenosti od kmenů zvolených stromů. Z každé zkoumané plochy bylo odebráno půdní sondou o průměru 6 cm a délce 15 cm celkem 5 půdních vzorků s kořeny, které byly následně vyhodnoceny standardní metodou (PEŠKOVÁ, SOUKUP 2006). Vzorky kořenů byly po přechodném uskladnění v chladničce laboratorně zpracovány a vyhodnoceny. Z půdní sondy byly ručně vypreparovány pinzetou a preparačními jehlami a roztrženy podle průměrů do kořenových tříd. Následně byly pečlivě vyprány ve vodě, aby došlo k maximálnímu odstranění minerálních nečistot. Kořeny o průměru do 1 mm byly uloženy do fixačního roztoku glutaraldehydu pro vlastní determinaci mykorhiz.

Hlavními sledovanými parametry v rámci prováděných analýz byly počty AM a NM na kořenech do průměru 1 mm, neboť ty jsou nejadaptabilnější a současně neaktivnější složkou kořenových systémů (MEJSTŘÍK 1988; GRYNGLER et al. 2004). Hodnocenou jednotkou pro stanovení počtu mykorhiz byl segment kořene 5 cm dlouhý, o průměru do 1 mm včetně svých tenkých postranních kořínků. Takto bylo hodnoceno 20 základních kořenových segmentů z každé odebrané sondy. Hustota AM a NM je počítána jako průměrná hodnota zjištěného počtu mykorhiz vztážená na 1 cm délky kořene.

Počty jednotlivých typů mykorhizních špiček byly určovány pod binokulární lupou při čtyřicetinásobném zvětšení podle následujících diagnostických znaků (PETERSON et al. 2004): za typické jsou považovány špičky s vyvinutým houbovým pláštěm, Hartigovou sítí, s vysokým turgorem, postrádající kořenové vlášení, na povrchu hladké, světlejší barvy – ty jsou řazeny do jediné skupiny AM. Naproti tomu špičky, u nichž je patrná výrazná ztráta turgoru, jsou na povrchu svraskalé, chybí jim houbový plášť a Hartigova síť, jsou řazeny do skupiny NM. Některé AM mohou být svraskalé a vypadat částečně jako odumřelé, ale mohou si přitom stále podržet svou fyziologickou funkci. Takové sporné případy byly opět podrobovány vyšetření tenkých řezů pod mikroskopem.

Úroveň mykorhizních vztahů byla hodnocena vedle hustoty jednotlivých typů mykorhiz i jejich procentuálním podílem a případně rozdílem.

V programech Excel a Statistica 8.0 byla provedena analýza všech datových souborů s hlavním cílem posoudit změny, najít statisticky rozdílné střední hodnoty výběrů a otestovat významnost rozdílů.

#### Statistické vyhodnocení a jeho problémy

Odběry půdních sond se provádějí s úmyslem ověřovat reprezentativním způsobem kořenový systém na zkoumané ploše s homogenním porostem. Praxe ukázala, že v převaze zachycené kořeny reprezentují pro plochu charakteristické mykorhizní poměry. Ne všechny sondy však vzhledem ke své velikosti zastihnou dostatečné množství relevantních kořenů a nebo se výjimečně objevují kořeny se zcela netypickým množstvím mykorhiz. Přesné příčiny rozptylu hodnot neznáme. Může to být např. způsobeno lokální anomálií v chemickém složení půdy, hyfovým ohniskem nebo nějakým inhibičním či aktivačním

působením (ať již jiné houby nebo rostliny) nebo i lokálně dočasně nepříznivou vodní bilancí atd. K hodnocení jsou proto použity hodnoty mediánu a neparametrické testy, i když všechny typy středních hodnot hodnocených souborů vykazují vysokou podobnost.

### Hodnocení výskytu hub

Během měsíců červen – prosinec bylo v roce 2009 1 x měsíčně zjišťováno druhové spektrum makromycetů podle nalezených plodnic, dále byla sledována jejich abundance a frekvence (přítomnost druhu na dílčích ploškách velikosti 100 m<sup>2</sup>, v nichž byl druh přítomen). U zjištěných druhů makromycetů byla stanovena jejich trofická příslušnost (mykorhizní, saprotrofní). K pojmenování hub byla použita nomenklatura vesměs podle Index Fungorum.

## VÝSLEDKY A DISKUSE

Hodnoty z pěti sond získané v každém měsíci měly podle očekávání poměrně velký rozptyl (menší u AM: 0,74 – 2,01 a poněkud větší u NM: 0,48 – 2,27). Přesto však jak medián, tak průměrné hodnoty ze všech sond, ale i průměry získané po vyloučení obou extrémních měření vykazují téměř totožné hodnoty. Pro další úvahy byly při hodnocení měsíců použity hodnoty mediánu, které vzhledem k rozsahu souboru a pravděpodobně nesymetrické distribuci měření jsou ze statistického hlediska v tomto případě dostatečně reprezentativní. Pro statistické testy byla z praktických důvodů data ze dvou následných měsíců sloučena. Neparametrickým testem Kruskal-Wallis bylo tedy vzájemně testováno šest posloupných skupin po deseti hodnotách.

### Hodnocení roční dynamiky aktivních mykorhiz (AM)

Hustota AM zjištěná v pěti sondách a srovnání různých typů středních hodnot (medián, celkový průměr, průměr jen 3 středních hodnot bez obou extrémů) jsou uvedeny na obr. 1. AM vykazují zvýšení v březnu, červenci a prosinci a výrazný pokles v říjnu. Neparametrický Kruskal-Wallisův test však neprokázal rozdílnost mezi šesti obdobími (dvojicemi měsíců) a kolísání můžeme snad díky velkému rozptylu hodnot posoudit jako náhodné. Podle našich dosavadních představ o životnosti AM (GRYNDLER et al. 2004) si lze obtížně představit výrazné výchyly trvající pouze 1 měsíc.

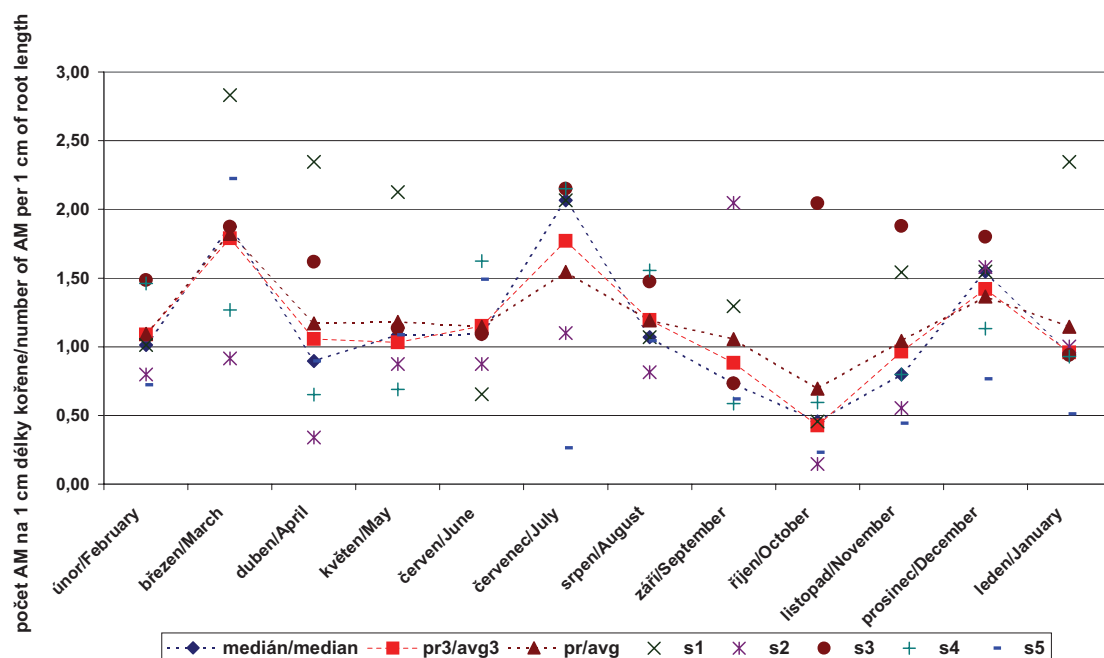
### Hodnocení roční dynamiky neaktivních mykorhiz (NM)

Neaktivní mykorhizy vykazují útlum v letních měsících a výrazný nárůst v září a na podzim (obr. 2). Kruskal-Wallisův test prokázal statisticky významné rozdíly pro jednotlivé časové úseky ( $p < 0,00$ ).

### Hodnocení sušiny kořenů do průměru 1 mm

Podle uvedené metodiky byly kořeny vypreparovány, rozděleny podle průměrů, následně vysušeny při 105 °C a zváženy. Kolísání hmotnosti sušiny kořenů v průměru do 1 mm, zjištěné z pěti sond v každém měsíci a srovnání různých typů středních hodnot (medián, celkový průměr, průměr jen 3 středních hodnot bez obou extrémů) je uvedeno na obr. 3. Výsledky ukazují, že nejvyšší hodnoty sušiny kořenů do 1 mm byly zjištěny v říjnu (0,83 g) a naopak nejnižší v dubnu (0,35 g).

Neparametrický Kruskal-Wallisův test ukázal statistickou významnost rozdílů ( $p < 0,05$ ) u tohoto parametru v průběhu roku. Podzimní a zimní měsíce (říjen/listopad, prosinec/leden) mají vyšší zastoupe-

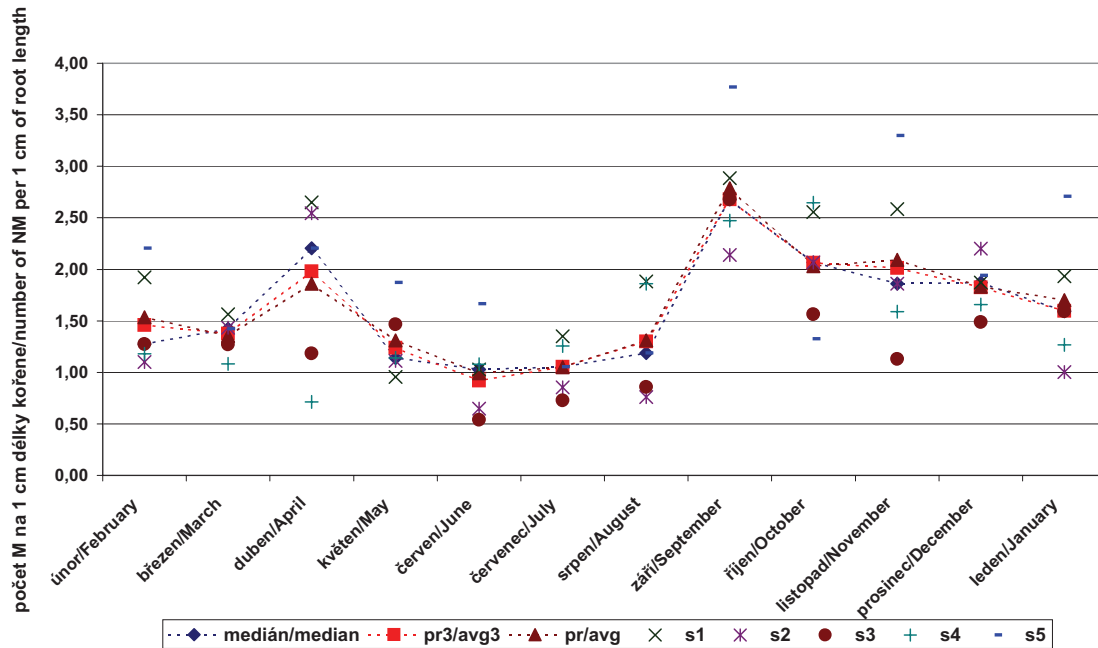


Obr. 1.

Hustoty AM zjištěné z pěti sond (s1 – s5) a srovnání různých typů středních hodnot (medián, celkový průměr, průměr jen 3 středních hodnot bez obou extrémů)

Fig. 1.

Monthly values of the active mycorrhiza density (AM) from five samples (s1 – s5) and (median, average, average calculated without extremes i.e. max./min.values)

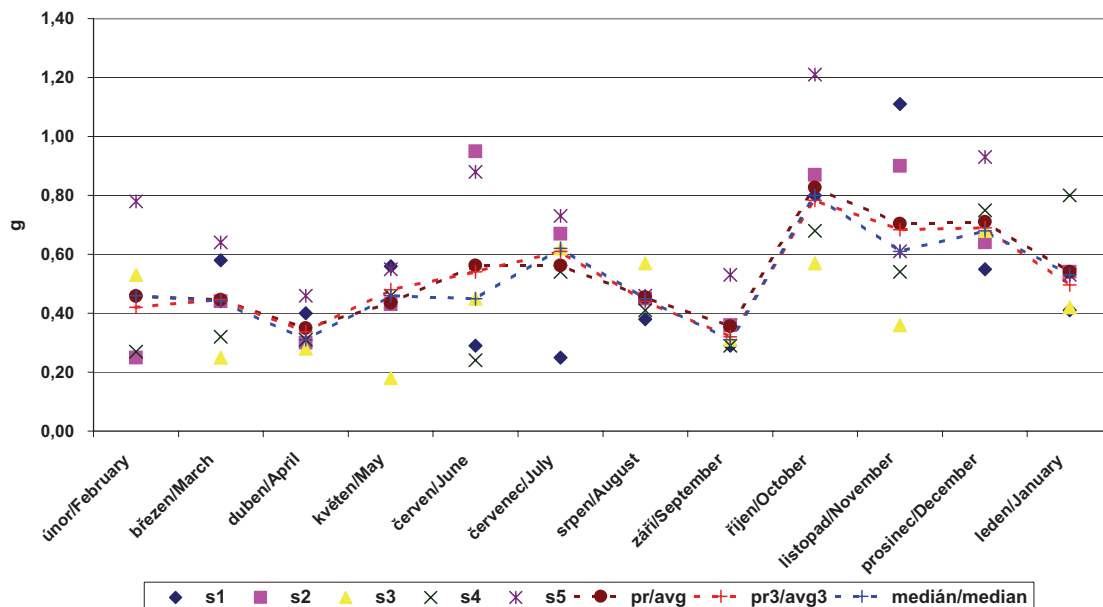


Obr. 2.

Hustoty NM zjištěné z pěti sond (s1 – s5) a srovnání různých typů středních hodnot (medián, celkový průměr, průměr jen 3 středních hodnot bez obou extrémů)

Fig. 2.

Monthly figures of the inactive mycorrhiza density (NM) from five samples (s1 – s5) and (median, average, average calculated without extremes i.e. max./min.values)



Obr. 3.

Přehled hmotnosti sušiny kořenů v průměru do 1 mm (s1 – s5) a srovnání různých typů středních hodnot (medián, celkový průměr, průměr jen 3 středních hodnot bez obou extrémů)

Fig. 3.

Monthly figures of the thin root dry mass for roots up to 1 mm in diameter (s1 – s5) and (median, average, average calculated without extremes i.e. max./min.values)

ní biomasy kořenů do 1 mm (ŠRÁMEK, FADRHOŇSOVÁ 2011). Zjištění odporuje představě, že k nárůstu masy kořenů dochází především na jaře. Vysvětlením by však mohlo být to, že nové jarní kořeny mají nevyzrálé méně hodnotnou „řídkou“ strukturu s vyšším obsahem vody, zatímco na podzim dochází k jejich vyzrání, tedy zvýšení hustoty a relativnímu úbytku vody. V sušíně se pak tyto rozdíly objeví v hmotnosti při prakticky podobném objemu kořenů. Je třeba upřesnit, zda uvedený průběh je typický pro všechny roky, nebo zda se na tomto jevu zvýšenou měrou v našem případě projevil nedostatek vláhy v podzimních měsících.

#### Vztah mykorhiz a environmentálních faktorů

Pomineme-li zimní měsíce, kdy se stromy stejně jako houby nacházejí ve vegetačním klidu (obr. 4 – okrajové měsíce, kdy průměrné teploty únor, prosinec, leden byly pod bodem mrazu), tak AM i NM naznačují vztah s úhrny měsíčních srážek. Zatímco AM naznačují nárůst v souvislosti s vyššími srážkami nebo tyto srážkové měsíce těsně následují (obr. 4, červenec - srpen), tak NM mají tendenci právě opačnou (červenec). Rok 2009, který se vyznačoval extrémně suchým podzimem, ukázal extrémní nárůst NM právě v těchto suchých měsících. Korelace NM s množstvím srážek v měsících březen – listopad dosahuje hodnoty  $r = 0,7016$ . Nárůst NM byl vyšší, než by kvantitativně odpoví-

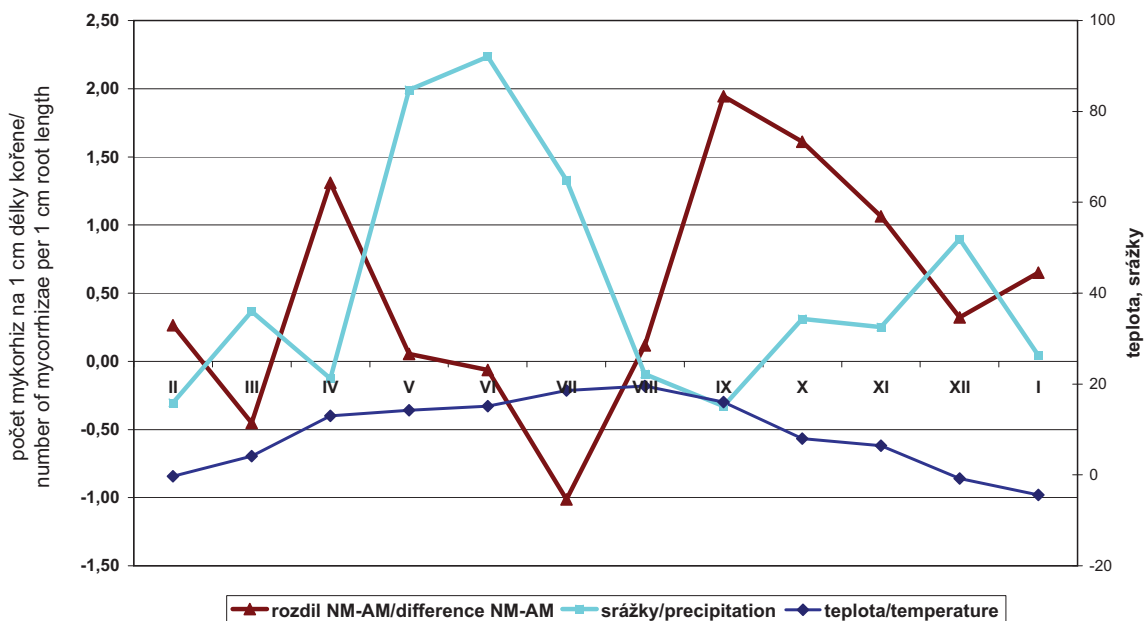
dalo poklesu AM. Pokud bychom považovali NM za odumřelé AM, tak jediným vysvětlením by mohla být extrémně krátká životnost AM v době nízkých srážek. Vyjádřením těchto vztahů může být porovnání kolísání mykorhiz, jako rozdíl NM – AM (obr. 4). Jeho minimální záporná hodnota (tedy převaha AM) následuje vrchol jarních srážek a maximální hodnota (výrazná převaha NM) následuje období sucha v srpnu a září.

#### Poměr a životnost jednotlivých typů mykorhiz

Vyhodnocení vzájemného poměru AM a NM v jednotlivých měsících (tab. 1) naznačuje převahu NM s výjimkou dvou měsíců (březen, červen) při téměř dvojnásobné dominanci NM v průměru.

Průměrná hodnota hustoty NM na hodnocených dubových plochách byla v mnohaletém průměru přibližně 1,67 x vyšší než hodnota hustoty AM, jak uvádí PEŠKOVÁ (2006) viz obr. 5. Pokud by všechny NM byly reziduem po AM, musely by mít životnost asi 1,7 x delší. Ještě větší převahu NM přináší data u lokalit sledovaných pouze 3 roky (3,27 x!).

Vzhledem k násobné převaze NM je podle této práce patrné, že NM patrně nereprezentují pouze odumřelé AM (NM by musely násobně déle přetrvávat, ale jsou nejspíše směsí vzniklou z několika zdrojů:



Obr. 4.

Srovnání rozdílů hustoty NM a AM s měsíčním úhrnem srážek a teplotami

Fig. 4.

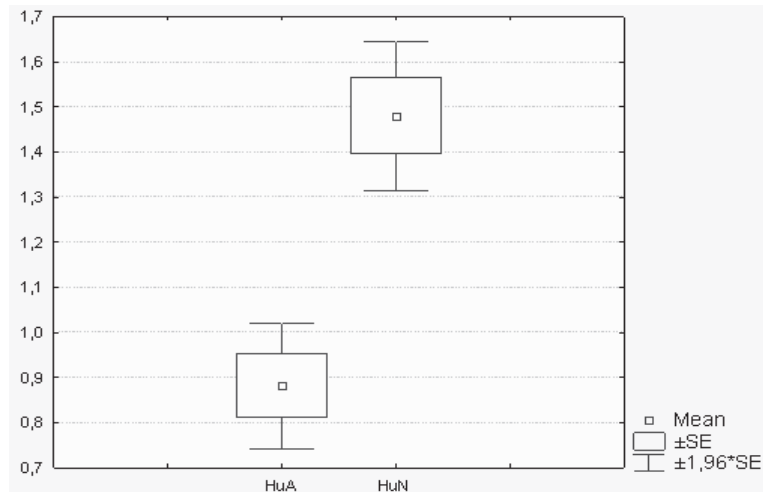
Comparison of precipitation values and differences of active and inactive mycorrhizae (median NM minus AM) in particular months

Tab. 1.

Poměr NM a AM. Průměr za celý rok je 1,94

Ratio of inactive – active mycorrhizae. Year average is 1.94

leden/ January	únor/ February	březen/ March	duben/ April	květen/ May	červen/ June	červenec/ July	srpen/ August	září/ September	říjen/ October	listopad/ November	prosinec/ December
1,24	1,60	0,86	2,58	1,28	0,92	1,27	1,12	3,45	5,50	2,11	1,38

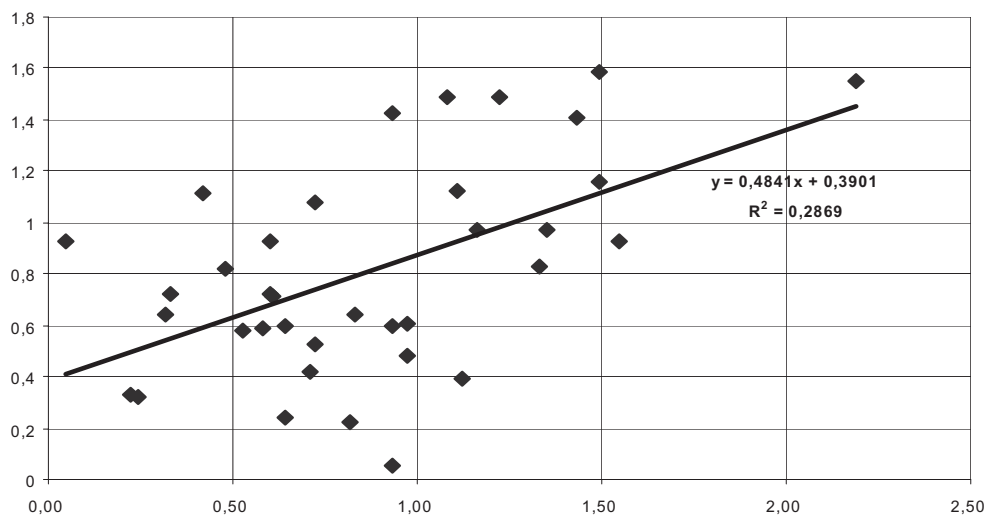


**Obr. 5.**

Průměrné počty AM a NM na dlouhodobě hodnocených plochách s odběry na jaře a na podzim a jejich rozptyly (viz PEŠKOVÁ 2006, obr. 6.2.3). Rozdíl je statisticky významný ( $p < 0,000$ )

**Fig. 5.**

Average figures of active and inactive mycorrhizae from oak study plots sampled each spring and autumn for 3 to 5 years (from PEŠKOVÁ 2006, Fig. 6.2.3). Statistically significant difference ( $p < 0.000$ )



**Obr. 6.**

Porovnání středních hodnot z časově následných odběrů hustoty AM (převzato z PEŠKOVÁ 2006, obr. 6.2.1)

**Fig. 6.**

Correlation of mean active mycorrhiza values (AM) from subsequent sampling periods (from PEŠKOVÁ 2006, Fig. 6.2.1)

před-aktivního stavu, odumřelých stadií a možná také z iniciálních stadií, která se nikdy nerealizovala v AM a přímo přešla do stavu „odumřelých“ (což si lze představit i tak, že se rostlina ubránila „infekcí“). Tyto stavy by bylo možné modelovat a časový průběh následně ověřovat pomocí postupů, které jsou známy z demografie.

O konkrétní životnosti jednotlivých mykorhiz bylo doposud publikováno minimum prací. MEJSTŘÍK (1988) odhaduje, že jednotlivé mykorhizy jsou aktivní nejvýše 2 roky. Jaká je typická (průměrná) životnost však přesně nevíme. O tom, že jejich životnost není ve větši-

ně případech pravděpodobně extrémně krátká mohou svědčit poměrně konzistentní počty při porovnání jaro – podzim i při srovnání hodnot před zimou a po zimě na různých lokalitách srovnávaných v práci autorky (2006), kde AM z následných odběrů jaro-podzim a podzim-jaro vykázaly korelaci  $r = 0,536$ , viz obr. 6).

V dostupných pracích o kořenech se autoři spíše kloní k názoru, že dekompozice kořenů a jejich mrtvých částí je rychlejší než doba přežívání aktivních kořenů. PRAAG (1988) prokázal, že po dvou letech na stanovišti smrku (*Picea abies*) se rozloží 23,7 % odumřelých kořenů

a 100 % odumřelých kořenů do 1 mm v průměru se rozloží za 3,2 roku. Průměrný pobytový čas, po který jsou živé a odumřelé kořeny do 1 mm na stanovišti, byl spočten na 3,1 a 10,2 měsíce. Doba dekompozice kořenů od 1 do 5 mm byla odhadnuta na 12 let. V porostu *Picea sitchensis* bylo pozorováno (FERRIER, ALEXANDER 1985), že odřezané mykorrhizní kořeny mohou přežívat 4 – 8 měsíců, což vysvětluje existenci sacharidových zásob v pleťvech.

### Hodnocení nalezených makromycetů

Vzhledem k předpokládané tvorbě plodnic především na jaře a na podzim byla plocha standardně sledována pouze v měsících červen, červenec, srpen, říjen, listopad, prosinec. Mykorrhizní houby byly výrazně dominantní v červnu až srpnu (obr. 7), kdy jejich frekvence tvořila 70 – 80 % ze všech hub. Absolutně nejvyšší frekvenci pak vykazují měsíce červenec a srpen, tedy následné měsíce po maximu srážek. Velmi podobně se chovají i AM, které dosahují maximální hustoty v červenci. V dalších sledovaných měsících byl mykorrhizní druh zachycen pouze 1 x a v naprosté většině se jednalo o druhy saprotrofní. Minimální početnost mykorrhizních plodnic opět dobře koresponduje s útlumem počtu AM a naprostou dominancí NM. Překvapivý je nečekaně vysoký a rychlý nárůst NM za poměrně krátké období.

### Proměnlivost mykorrhiz

Vztah mezi srážkami, hustotou AM, NM a zastoupením mykorrhizních hub naznačují i některé další práce (AZUL et al. 2010). Doposud byly mykorrhizy hodnoceny jako jeden ze závislých parametrů charakterizujících danou lokalitu a rok s odpovídajícími půdními a klimatickými podmínkami na základě hodnocení maximálně dvou odběrů v roce z předpokládaných období maximální aktivity na jaře a na podzim. V této práci jsme se pokusili vyhodnotit i změny početnosti mykorrhiz v průběhu celého roku, které mohou být případně ovlivněny nejen vnějšími, ale i vnitřními faktory mykorrhizního systému rostlina – houba.

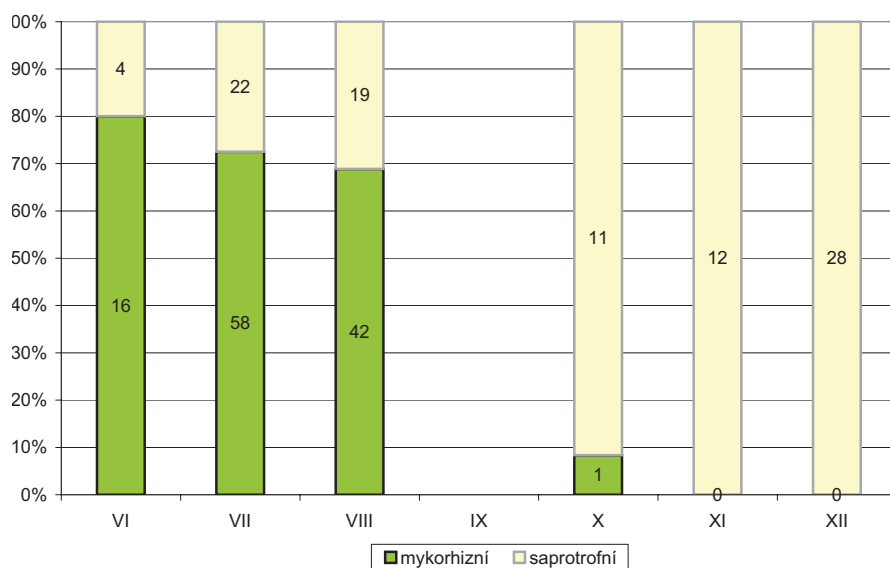
Zajímavé náměty na využití různých moderních metod, které by mohly přispět k objasnění těchto vztahů, uvádí např. COURTY et al. (2010).

Při studiu mykorrhizních poměrů u různých lesních druhů bylo doposud zjištěno, že hustota mykorrhiz je ovlivněna především dlouhodobě existujícími lokálními podmínkami (ŠRÁMEK et al. 2009; PEŠKOVÁ et al. 2007). Procentuální podíl AM patrně citlivěji reaguje na okamžité změny, jako je např. vláhový stres, zhoršení imisní situace atd. Ačkoliv není zcela zřejmé, které konkrétní stanovištní podmínky ovlivňují rozhodující měrou hustotu mykorrhiz, lze pro účely analýzy mykorrhizních poměrů a zdravotního stavu lesa na různých lokalitách doporučit, aby srovnávací analýza byla vždy využívána jen u stanoviště s obdobnou hustotou mykorrhiz (FELLNER, PEŠKOVÁ 1995). Jiným komplikujícím faktorem při hodnocení změn může být například i opakující se silná defoliace způsobená hmyzím žírem, jenž může jistým způsobem redukovat mykorrhizní aktivitu v příslušných letech, jak to bylo například názorně prokázáno Lastem a jeho spolupracovníky (LAST et al. 1979) při umělé provedeném odlisťování mladých bříz.

## ZÁVĚR

Práce podává kvantifikovaný obraz průběžných změn jemných dubových kořenů a jejich mykorrhiz, sledovaných pomocí vzorkování spolu s daty o kvalitě a kvantitě společenstva fruktifikujících makromycetů na sledované ploše. V této práci jsou vyhodnoceny jejich vzájemné změny spolu s vazbou na kolísání environmentálních faktorů. Sledované parametry jsou ve vzájemném vztahu, který je obtížné do detailu kauzálně identifikovat. Statisticky průkazné korelace s nezávisle proměnnými faktory prostředí (srážkami) nebylo možné vzhledem k rozsahu souboru otestovat. Významnou roli srážek, především ve vegetačním období, naznačuje korelace s hustotou NM ( $r = 0,7016$ ).

Podrobné sledování dynamiky mykorrhizních poměrů v průběhu celého roku prokázalo nejen statisticky významné změny v čase (NM, sušina kořenů do 1 mm), ale naznačilo i jejich komplikovanější vzá-



Obr. 7.

Frekvence (vyjádřená jako výskyt na jednotlivých ploškách) mykorrhizních hub v relativním vyjádření v rámci všech fruktifikujících druhů

Fig. 7.

Relative presentation of the mycorrhizal fungi based on frequency (occurrence on study subplots) of all macromycetes fructifications

jemný vztah: nárůst NM je provázen kvantitativně nižším statisticky nevýznamným útlumem AM a naopak. Fruktifikace mykorhizních hub měla své maximum v době kulminace AM. Výrazné srážkové maximum v květnu a červnu bylo následně doprovázeno výrazně dominantní fruktifikací mykorhizních druhů hub v červnu a červenci (mykorhizních druhů 61 – 67 %, frekvence 73 – 80 % ze všech zjištěných). Otázkou zůstává, do jaké míry byly tyto změny ovlivněny netypickým ročním kolísáním srážek a do jaké míry jde o jev pravidelný.

Získaná data ukazují, že dynamika AM a NM se do značné míry liší, a to pravděpodobně více, než lze vysvětlit vzájemným kvantitativním přechodem jedné formy v druhou. Poměrně stabilnější úroveň hustoty AM v průběhu roku a silné kolísání hustoty NM, které AM násobně převyšují počtem, může překvapivě naznačovat výrazné kolísání životnosti AM. Je zřejmé, že v průběhu roku i v dlouhodobém pohledu jsou vždy hustoty NM výrazně vyšší, přestože dosavadní práce předpokládají jejich kratší „životnost“, a tedy by teoreticky měly mít naopak nižší pravděpodobnost zachycení ve vzorku.

#### Poděkování:

Příspěvek byl zpracován v rámci řešení výzkumného záměru MZE0002070203 „Stabilizace funkcí lesa v antropogenně narušených a měnících se podmínkách prostředí“. Velký dík patří Ing. Jaroslavu Landovi za pomoc při sběru a determinaci makromycetů.

## LITERATURA

- AZUL A. M., SOUSA J. P., AGERER R., MARTÍN M. P., FREITAS H. 2010. Land use practices and ectomycorrhizal fungal communities from oak woodlands dominated by *Quercus suber* L. considering drought scenarios. *Mycorrhiza*, 20: 73-88.
- COURTY P. E., BUÉE M., DIEDHIOU A. G., FREY-KLETT P., LE TACON F., RINEAU F., TURPAULT M. P., UROZ S., GARBAYE J. 2010. The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes: New perspectives and emerging concepts. *Soil Biology & Biochemistry*: 679-698.
- FELLNER R., BYSTRČAN A., TIHOUNOVÁ H., SOUKUP F., JAVŮREK M. 1991. Monitorování vlivu vápnění a kapalného hnojení na mykorhizní poměry ve smrkových porostech v Krkonoších – 1. Etapová zpráva za rok 1991. Jíloviště-Strnady, VÚLHM: 82 s.
- FELLNER R., CAISOVÁ V., LANDA J., SOUKUP F., JAVŮREK M. 1992. Monitorování vlivu vápnění a kapalného hnojení na mykorhizní poměry ve smrkových porostech v Krkonoších. Zpráva o průběhu řešení v roce 1992. Jíloviště-Strnady, VÚLHM: 9 s.
- FELLNER R., CAISOVÁ V., LANDA J., SOUKUP F., JAVŮREK M. 1993a. Monitorování vlivu vápnění a kapalného hnojení na mykorhizní poměry ve smrkových porostech v Krkonoších – 2. Etapová zpráva za léta 1992 - 1993. Jíloviště-Strnady, VÚLHM: 103 s.
- FELLNER R., CAISOVÁ V., SOUKUP F., JAVŮREK M. 1993b. Vliv přihnojování Agrobomagem-N v Jizerských horách na mykorhizní poměry ve smrkových mlazinách. In: Lomský B. et al.: Vyhodnocení leteckého přihnojování Agrobomagem – N v Jizerských horách. Etapová zpráva. Jíloviště-Strnady, VÚLHM: 44 s.
- FELLNER R., CAISOVÁ V., SOUKUP F., JAVŮREK M. 1994. Vliv přihnojování Agrobomagem-N v Jizerských horách na mykorhizní poměry ve smrkových mlazinách. In: Lomský B. et al.: Vyhodnocení leteckého přihnojování Agrobomagem – N v Jizerských horách. Etapová zpráva. Jíloviště-Strnady, VÚLHM: 35 s.
- FELLNER R., PEŠKOVÁ V. 1995. Effects of industrial pollutants on ectomycorrhizal relationships in temperate forests. *Canadian Journal of Botany*, 73 (Suppl. 1): 1310-1315.
- FELLNER R., KOUBA F., LANDA J., PEŠKOVÁ V., SOUKUP F., JAVŮREK M. 1995. Monitorování vlivu vápnění a kapalného hnojení na mykorhizní poměry ve smrkových porostech v Krkonoších – 4. Etapová zpráva za léta 1992 – 1995. Jíloviště-Strnady, VÚLHM: 186 s.
- FERRIER R. C., ALEXANDER I. J. 1985. Persistence under field conditions of excised fine roots and mycorrhizas of spruce. In: Fitter A. H. et al. (eds.): *Ecological interactions in soil: plants, microbes and animals*. Oxford, Blackwell Scientific Publications: 175-179.
- GRYNDLER M., BALÁŽ M., HRŠELOVÁ H., JANSKA J., VOSÁTKO M. 2004. Mykorhizní symbióza, o soužití hub s kořeny rostlin. Praha, Academia: 366 s.
- Index Fungorum. [on-line]. [cit. 14. 3. 2011]. Dostupné na World Wide Web: <http://www.indexfungorum.org/Names/Names.asp>
- LAST F. T., PELHAM J., MASON P. A., INGLEBY K. 1979. Influence of leaves on sporophore production by fungi forming sheathing mycorrhizas with *Betula* spp. *Nature* (London), 280: 168-169.
- MEJSTRČÍK V. 1988. Mykorhizní symbiózy. Praha, Academia: 150 s.
- PEŠKOVÁ V. 1999. Význam mykorhiz a umělá inokulace v lesnictví. *Zpravodaj ochrany lesa* V(6): 19-20.
- PEŠKOVÁ V. 2006. Mykoflóra kořenových systémů lesních dřevin. Disertační práce. Praha, ČZU v Praze, Fakulta lesnická a environmentální: 82 s.
- PEŠKOVÁ V., SOUKUP F. 2006. Houby vázané na kořenové systémy: Metodické přístupy ke studiu. Review. *Zprávy lesnického výzkumu*, 51 (4): 61-68.
- PEŠKOVÁ V., FELLNER R., LANDA J. 2007. Nové údaje o ekotrofní stabilitě krkonošských horských smrčín: srovnání období let 1991 – 1995 a 2001 – 20005. *Opera Corcontica*, 44 (2): 407-414.
- PETERSON R. L., MASSICOTTE H. B., MELVILLE H. 2004. *Mycorrhizas: anatomy and cell biology*. Ottawa, NRC Research Press: 173 s.
- PRAAG H. J., SOUGNEZ-REMY S., WEISSEN F., CARLETTI G. 1988. Root turnover in a beech and spruce stand of the Belgian Ardennes. *Plant and Soil*, 105: 87-103.
- SOUKUP F., LIŠKA J., KNÍŽEK M., PEŠKOVÁ V. 2001. Zdravotní stav dubů v ČR a jeho ohrožení houbovými a hmyzími škůdci. Výroční zpráva projektu NAZV QD 0332. Jíloviště-Strnady, VÚLHM: 23 s.
- SOUKUP F., PEŠKOVÁ V., LIŠKA J., KNÍŽEK M. 2002. Zdravotní stav dubů v ČR a jeho ohrožení houbovými a hmyzími škůdci. Výroční zpráva projektu NAZV QD 0332. Jíloviště-Strnady, VÚLHM: 32 s.
- SOUKUP F., PEŠKOVÁ V., LIŠKA J., KNÍŽEK M. 2003. Zdravotní stav dubů v ČR a jeho ohrožení houbovými a hmyzími škůdci. Závěrečná zpráva projektu NAZV QD 0332. Jíloviště-Strnady, VÚLHM: 45 s.
- ŠRÁMEK V. et al. 2009. Chřadnutí lesa na Jablunkově. Chřadnutí lesních porostů na LS Jablunkov - určení komplexu příčin poškození a návrh opatření na revitalizaci lesa. Hradec Králové, Lesy České republiky: 99 s.
- ŠRÁMEK V., FADRHOŇSOVÁ V. 2011. Životnost a množství kořenů smrku ztepilého na plochách mezinárodního monitoringu ICP Forests v České republice. *Zprávy lesnického výzkumu*, 56 (1): 58-67.



**YEAR-ROUND DYNAMICS OF MYCORRHIZAE IN OAK FORESTS****SUMMARY**

For this study we selected oak (*Quercus petraea*) forest near Dřevíč (LS Nižbor, sector 715D7, age 160 years, 430 m above sea level, coordinates 50°01 'N, 13°58 'E). Size of this study plot is 2 500 m<sup>2</sup>. In the period between 11. 2. 2009 – 15. 1. 2010 we sampled monthly the roots near selected trees using the soil probe of 6 cm in diameter. Between June and December we also monitored all fructifications of macromycetes on the plot once a month.

In this work we present quantitative data of active and inactive mycorrhizae that were collected and evaluated by the standard sampling method, thin root dry mass (roots up to 1 mm in diameter) and a survey of fungi species (qualitative and quantitative). Abiotic factors such as month average precipitations and temperatures were also considered.

Detailed year-round study of mycorrhizal dynamic revealed statistically significant differences of the inactive mycorrhizae and the thin root biomass (two months pooled). Our new data indicate more complicated links between these parameters. Large increase of inactive mycorrhizae in autumn can be perhaps explained by faster turnover of active mycorrhizae. Fructification of mycorrhizal macromycetes reached maximum simultaneously with active mycorrhizae. It was in a period of high precipitation in May and June and just afterwards. Relative quantity of mycorrhizal macromycetes was 61 - 67% and their frequency was 73 - 80% from all. It is not clear whether this result represents standard process or if it was influenced by an unusual drop of precipitation later in the season.

Our data indicate that fluctuations of active and inactive mycorrhizae are different and seemingly independent. These changes cannot be explained by simple quantitative change from one form to the other. Numbers of inactive mycorrhizae are in the majority of months and also in average for the whole year almost double in comparison with active mycorrhizae. Prevalence of inactive mycorrhizae is also evident from other studies. This can be most likely explained by generally longer persistence of inactive mycorrhizae and their quantitative fluctuations by a variable longevity of active mycorrhizae during season. However, published data indicate rather faster decomposition of inactive mycorrhizae.

Recenzováno

---

**ADRESA AUTORA/CORRESPONDING AUTHOR:**

Ing. Vítězslava Pešková, Ph. D., Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, v. v. i.  
Strnady 136, 252 02 Jíloviště, Česká republika  
tel.: 257 892 299; e-mail: peskova@vulhm.cz