

VPLYV RAŠELINOVÉHO SUBSTRÁTU A INOKULÁCIE EKTOMYKORÍZNYMI HUBAMI NA KOREŇOVÚ SÚSTAVU SEMENÁČIKOV SMREKA OBYČAJNÉHO (*PICEA ABIES* [L.] KARST.)

INFLUENCE OF PEAT SUBSTRATE AND INOCULATION WITH ECTOMYCORRHIZAL FUNGI ON THE ROOT SYSTEM OF NORWAY SPRUCE (*PICEA ABIES* [L.] KARST.) SEEDLINGS

PETER JALOVIAR - IVAN REPÁČ - DENISA SEDMÁKOVÁ - TOMÁŠ TRGALA ✉

Technická univerzita vo Zvolene, Lesnícka fakulta, Katedra pestovania lesa, T. G. Masaryka 24, 960 01 Zvolen, Slovak Republic

✉ e-mail: tomas.trgala@tuzvo.sk

ABSTRACT

The effect of commercial peat substrates (AgroCS, Gramoflor) and ectomycorrhizal (ECM) inoculations (Mycorrhiza roots, Mycorrhiza soluble, forest soil, vermiculite, vermiculite inoculum and control) on the root morphology of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) seedlings was investigated. The experiment set-up was in complete randomized blocks. One block consisted of 12 combinations of inoculation (6 variants) and substrate (2 substrates). The whole experiment consisted of three blocks (repetitions). Lower root tissue density entails higher number of root tips, root forks and specific tips number per weight (STN-W). Higher root volume entails higher root length and average root diameter. Inoculation further enhanced the effect of the substrate where Mycorrhiza roots × AgroCS reached the highest root length (44.85 cm). For the number of root tips, the most significant positive effect was observed in the interaction of vermiculite × AgroCS (161). The interaction of Mycorrhiza roots × AgroCS significantly positively influenced STN-W (11 618). The number of root forks was the highest in the interaction of vermiculite × Gramoflor (173). The lowest values of root tips, root forks and STN-W (80; 85; 5109) were observed in the control × AgroCS interaction. The lowest root length (25.44 cm) was observed in forest soil × Gramoflor interaction. The conditions created by the interaction of Mycorrhiza roots × AgroCS were more favourable for morphological parameters of seedlings roots.

For more information see Summary at the end of the article.

Kľúčové slová: inokulácia; ektomykoríza; morfológia koreňa; rašelinový substrát; smrek obyčajný; voľnokorenné semenáčky

Key words: inoculation; ectomycorrhiza; root morphology; peat substrate; Norway spruce, bareroot seedlings

ÚVOD

Smrek obyčajný (*Picea abies* [L.] Karst.) je rozšírený a z hľadiska ekológie a produkcie veľmi dôležitý pôvodný druh dreviny v severnej a strednej Európe (vrátane Álp a Balkánskych hôr) (ELLENBERG 1996). Obnova smreka je aj v súčasnosti prevažne umelá a sadba je dominantnou metódou technológie zalesňovania (NILSSON et al. 2010). Preto je obnova lesných porastov do značnej miery závislá od produkcie a dodávky veľkého množstva kvalitného sadbového materiálu z lesných škôlok.

Existuje veľa parametrov vhodných na posúdenie kvality sadbového materiálu. BURDETT (1983) ako prvý navrhol komplexný zoznam morfológických a fyziologických parametrov, ktoré v rámci vhodného rozsahu hodnôt pre daný parameter indikujú predpoklad požadovanej vysokej ujatosti po výsadbe v podmienkach výsadbových plôch.

Najbežnejšie prevádzkové postupy na posúdenie kvality sadbového materiálu je hodnotenie morfológických atribútov stonky a koreňových systémov sadeníc (CLARK et al. 2016; IVETIĆ et al. 2017), ako aj hodnotenie morfológie v kombinácii s fyziologickými vlastnosťami, ako sú odolnosť proti suchu, tolerancia mrazu, zásoba minerálnych živín, potenciál rastu koreňov a únik elektrolytov z koreňov (BRØNNUM 2005; LIU et al. 2012; HAASE et al. 2016; WANG et al. 2016).

Pre zabezpečenie dostatočného príjmu živín a vody v rôznych rastových podmienkach je pre semenáčky a sadenice potrebný koreňový systém, ktorý je proporčne priradený veľkosti nadzemnej časti. Dostatočne rozvíjajúci sa koreňový systém sadeníc môže zmierniť vodný stres (STONE 1955), pretože sadenice rýchlo vytvárajú správnu vodnú bilanciu, a tak sa spájajú s hydrologickým cyklom v mieste výsadby (GROSSNICKLE 2005). Naopak, nedostatočný vývoj koreňov hneď po výsadbe môže sadenice vystaviť vodnému stresu, čo znižuje

ich prežívanie (GROSSNICKLE 2012). Následne sa musia zmenám v dostupnosti vody a živín prispôbiť buď zmenou biomasy koreňového systému, zmenou morfológie jemných koreňov alebo fyziologickej aktivity koreňov (LÖHMUS et al. 2006; WANG et al. 2006; OSTONEN et al. 2013; HAMBERG et al. 2017). Jednoročné semenáčky sú úplne závislé od asimilátov získaných v priebehu roka, t. j. nie sú schopné využiť zásobné látky z predchádzajúcich rokov. Preto môžu dosiahnuť kritickú hodnotu asimilátov (BOND 2000) a uprednostniť rýchlu investíciu do rastu listovej plochy pred štrukturálnou integritou a rastom koreňov, a to aj v stresových podmienkach ako je sucho. Dôvodom je skutočnosť, že zväčšená plocha asimilačných orgánov zvyšuje fotosyntetickú kapacitu, zatiaľ čo štrukturálne vlastnosti, ktoré zlepšujú prežitie počas sucha, sú často energeticky nákladnejšie na tvorbu a udržiavanie (HACKE et al. 2001; WRIGHT et al. 2004; NARDINI et al. 2012). Aj keď veľa rastlín zvyšuje alokáciu asimilátov do koreňov počas sucha, čím sa zvyšuje odolnosť voči suchu (PADILLA, PUGNAIRE 2007), proces môže byť pre jednoročný semenáčik nákladný. Keďže korene neasimilujú uhlík, ale vyžadujú jeho investíciu vo forme transferu asimilátov z listov, môže to spôsobiť stagnáciu rastu až odumretie jedinca (ORIAN, SOLBRIG 1977).

Koreňový systém semenáčikov tvoria iba jemné korene (KÖSTLER et al. 1968), ktoré z hľadiska ich morfológie a funkcie možno rozdeliť na dva funkčne odlišné typy, a to sú priekopnícke korene (searching roots) a krátke korene (ZADWORNÝ, EISSENSTAT 2011; BAGNIEWSKA-ZADWORNÁ et al. 2012; ZADWORNÝ et al. 2017). Pri vývoji koreňových systémov je funkciou priekopníckych koreňov prerastenie čo najväčšieho objemu pôdy a zabezpečenie dialkoveho, rýchleho prenosu vody a živín, ako aj poskytnutie rámca pre celý koreňový systém. Priekopnícke korene sú dlhé, málo rozvetvené, nie sú kolonizované mykoríznyimi hubami a rastú v pôde rýchlo horizontálne aj vertikálne. Neskôr sa intenzívne vetvia a zvyčajne rýchlo vytvárajú vláknité korene potrebné na absorpciu vody a živín (ZADWORNÝ, EISSENSTAT 2011; BAGNIEWSKA-ZADWORNÁ et al. 2012). Vytváraním koreňových špičiek a asociácií s mykoríznyimi hubami zväčšujú povrchovú plochu koreňov, a tým aj príjem živín a vody (OSTONEN et al. 2007a, 2013).

Základným mechanizmom, ktorý dreviny využívajú pre adaptáciu koreňového systému na zmenené podmienky pôdneho prostredia, je prispôbenie morfológických parametrov jemných koreňov (BØRJA et al. 2008; BRUNNER et al. 2009; OSTONEN et al. 2017). Impulzom pre modifikáciu morfológických parametrov môže byť nedostatok vody i niektorého zo základných makroelementov, zamokrenie spojené s nedostatkom pôdneho vzduchu, alebo aj konkurenčné vzťahy drevín, resp. drevín a inej vegetácie. Jemné korene lesných drevín reagujú na stres zvyčajne zvýšením hodnoty špecifickej dĺžky (SRL), povrchu a počtu zakončení. Morfológická adaptácia jemných koreňov a ich alokácia do priestorov so zvýšenou dostupnosťou živín je prejavom snahy semenáčikov minimalizovať spotrebu asimilátov na tvorbu biomasy koreňov pri zachovaní potrebného príjmu živín. Podľa MEIER

et al. (2019) variabilita charakteristík pôdneho prostredia vysvetľuje najväčší podiel variability morfológických parametrov koreňov. To znamená, že najvýraznejšou odpoveďou semenáčika na parametre pôdneho prostredia je prispôbenie morfológie, ale aj životnosti jemných koreňov vlastnostiam substrátu tak, aby bola udržaná pozitívna uhlíková bilancia celej rastliny (WEEMSTRA et al. 2020). Podľa DING et al. (2020) je hrúbka koreňov a ich SRL ovplyvnená hlavne klimatickými podmienkami, hustota pletív koreňov je ovplyvnená viac zásobou živín v substráte. Na druhej strane však treba uviesť, že morfológické parametre koreňov, ako aj ich mykorízne vzťahy, sú oveľa viac podmienené fylogeneticky, a teda konzervatívnejšie ako je morfológia asimilačného aparátu (VALVERDE-BARRANTES et al. 2014).

Cieľom tejto práce je kvantifikovať vplyv rašelinových rastových substrátov a aplikácie komerčných ektomykoríznych (EKM) prípravkov, EKM inokula pripraveného v laboratóriu nášho pracoviska a lesnej pôdy na kvalitu koreňového systému semenáčikov smreka, vyjadrenú morfológickými parametrami koreňov. Predpokladáme, že aplikácia uvedených preparátov zvýšila dostupnosť živín pre semenáčky, čo sa následne merateľne prejaví na zmenách morfológických parametrov jemných koreňov.

MATERIÁL A METODIKA

Experimentálny dizajn

Rastové substráty Gramoflor (Gramoflor GmbH a Co. KG, Vechta) a Agro CS (AGRO CS, a. s., Česká Skalice) boli inokulované vermikulitovým mykoríznyim inokulum (vermikulit ako nosič hubového mycélia), komerčnými mykoríznyimi prípravkami Mycorrhiza soluble (Tyroler Glückspilze, Innsbruck) a Mycorrhiza roots (Novozymes, Salem), alebo humóznou lesnou pôdou. Ďalším variantom v rámci oddeľovania efektu inokulácie a pridania vermikulitu bola aplikácia čistého vermikulitu bez mycélia. Ako kontrola bol použitý čistý neinokulovaný rastový substrát. Usporiadanie experimentu bolo v kompletných znáhodnených blokoch. Jeden blok tvorilo 12 kombinácií inokulácie (4 inokulá + vermikulit + kontrola = 6 variantov) a substrátu (2 substráty). Celý experiment pozostával z troch blokov (opakovaní). Každú kombináciu inokulácia × substrát × opakovanie predstavovala jedna PVC nádoba (debnička) s neperforovaným dnom rozmerov 56 × 36 × 20 cm (dĺžka × šírka × výška), plocha 0,20 m², v experimente bolo teda použitých 36 nádob (REPÁČ, TRGALA 2019).

Substrát

Zloženie substrátu Gramoflor Clever MMG 1,5 Nutri: severonemecká biela borkovaná preparovaná rašelina (80 %), lignínové vlákna (20 %), hnojivo Radigen (0,15 kg m⁻³), hnojivo Kompakt 21/7/14/3 + mikro-

Tab. 1.

Analytické parametre rašelinových substrátov (n = 1 kombinovaná vzorka) použitých na pestovanie semenáčikov smreka obyčajného inokulovaných rôznymi EKM inokulami

Analytical parameters of peat substrates (n = 1 combined sample) used for the cultivation of Norway spruce seedlings inoculated with various ECM inocula

Substrát/ Substrate	Sušina ¹ [%]	pH H ₂ O	Elektrická vodivosť ² [mS m ⁻¹]	Objemová hmotnosť ³ [kg m ⁻³]	N [%]	C [%]	Mg [mg kg ⁻¹]	Ca [mg kg ⁻¹]	K [mg kg ⁻¹]	P [mg kg ⁻¹]
Agro CS	89,8	3,8	45,9	12,21	1,42	52,4	1192	6204	1709	388
Gramoflor	91,71	5,63	94,8	24,59	1,23	38,0	1831	10666	4345	599

¹Dry matter, ²Electrical conductivity, ³Bulk density

prvky (0,70 kg m⁻³), hnojivo Nutricote T 140 dní 15/9/10 + mikroprvky (1,5 kg m⁻³), rohovina (1 kg m⁻³). Zloženie substrátu Agro CS: rašelina, vyzretý kôrový humus, perlit (častice 1–4 mm; 15 %), hnojivo Vitality Komplex a hnojivo Kristalon (REPÁČ, TRGALA 2019). Pred inokuláciou bola zistená objemová hmotnosť, elektrická vodivosť substrátov, pH a obsah základných chemických prvkov (tab. 1).

Inokulum

Pri príprave vermikulitového inokula bol vermikulit obsahujúci malé množstvo rašeliny sterilizovaný v autokláve a umiestnený do 3 litrových sklenených nádob, v ktorých bol preliaty polovičným množstvom živného média BAF, umožňujúcim rast mycélia. Vermikulit bol inokulovaný mycéliom húb *Laccaria proxima*, *Amanita rubescens* a *Hebeloma mesophaeum*. Všetky izoláty húb boli poskytnuté firmou Symbiom s. r. o. (Lanškroun). Mycélium prerastalo vermikulit 4 až 5 týždňov v tme pri izbovej teplote. Pôda ako prírodné inokulum bola odobraná zo 40 ročného smrekového porastu rastúcim na kambizemiach. V lesnom poraste sa z povrchu pôdy odstránil organický materiál a bylinná vegetácia. Následne bola pôda preosiata. Komerčný EKM prípravok Mycorrhiza roots obsahoval spóry EKM húb *Pisolithus tinctorius*, *Rhizopogon*, *Laccaria*, *Scleroderma*. Prípravok Mycorrhiza soluble obsahoval spóry EKM húb *Pisolithus tinctorius*, *Rhizopogon luteolus*, *Rhizopogon amylopogon*, *Rhizopogon fulvigleba*, *Scleroderma citrinum*, *Scleroderma cepa*, *Suillus granulatus*, *Suillus bodatapies*, *Laccaria bicolor*, *Laccaria laccata*, spóry húb rodu *Trichoderma* a baktérie. Vermikulitové inokulum a čistý vermikulit boli rovnomerne zapracované do vrchnej polovice substrátov umiestnených v debničkách v objemovom pomere 1 : 5 (4,0 l vermikulit, 20,0 l substrát). Lesná pôda bola zapracovaná do vrchnej polovice substrátov v objemovom pomere 1 : 5 (4,0 l pôda, 20,0 l substrát). Vermikulitové inokulum, čistý vermikulit a lesná pôda boli do substrátov aplikované bezprostredne pred výsevom semien smreka obyčajného. Prípravky Mycorrhiza soluble a Mycorrhiza roots sa aplikovali formou 2 postrekov. Prvý postrek bol aplikovaný 1 týždeň po termíne sejby, druhý 1 mesiac po prvej aplikácii. Podľa návodu na použitie sa prípravok Mycorrhiza soluble aplikoval v dávke 0,48 g do 0,4 l H₂O na 1 debničku a prípravok Mycorrhiza roots v dávke 0,34 g do 0,27 l H₂O na 1 debničku (REPÁČ, TRGALA 2019).

Výsev, ošetrovanie semenáčikov

Osivo použité v tomto pokuse bolo získané z uznaného zdroja lesného reprodukčného materiálu (pab244TM-509). Pred sejbou boli semená sterilizované v 30 % H₂O₂, potom dôkladne premyté destilovanou vodou a po vysušení premiešané s fungicídom Dithane M-45. Výsev bol vykonaný 15. 4. 2018 do debničiek umiestnených v skleníku v areáli Tuzovo (48° 57' 23" S, 19° 11' 80" V). Vzhľadom na nižšiu klíčivosť semena a očakávané straty v priebehu trvania experimentu bola pre každú kombináciu substrát × inokulácia × opakovanie (jedna debnička) použitá výsevová dávka 5,0 g (približne 600 ks semien). Výška zásyvky (zmes perlitu a 15 % objemového podielu rašeliny) bola 0,5 cm. Semenáčiky smreka neboli počas vegetačného obdobia ošetrované fungicídmi, aby sa zabránilo potlačeniu vývoja ektomykoríz. Semenáčiky boli v priebehu vegetačného obdobia dvakrát prihnojované hnojivom Cererit s guánom na ihličnany. Hnojivo sa aplikovalo v koncentrácii 0,5 % a dávke 0,5 l H₂O na 1 debničku. Požadovaná hustota 900–1000 semenáčikov na m² bola dosiahnutá bez dodatočného pletia. Semenáčiky netrpeli padaním, hnilobou koreňa alebo inými chorobami (REPÁČ, TRGALA 2019).

Meranie biometrických veličín koreňov

Po uplynutí vegetačného obdobia sa vykonala analýza celých koreňových systémov nepoškodených semenáčikov smreka. Náhodným

výberom boli odobrané 4 semenáčiky z každej kombinácie faktorov v rámci každého opakovania (celkovo 144 semenáčikov). Korene sa dôkladne očistili hneď po rozdelení semenáča na nadzemnú a koreňovú časť. Skenovanie koreňov sa vykonalo pomocou kalibrovaného skenera Epson Perfection 10000 XL s nastavbou na skenovanie transparentných materiálov. Formát vyhotovených snímok je bitová mapa (*.tif) s rozlíšením 1000 dpi. Na meranie biometrických parametrov bol použitý softvérový balík WinRhizo 2009 regular (Régent Instruments Inc. Québec). Softvér je určený na meranie biometrických veličín koreňov nepriamou metódou – použitím pixelovej klasifikácie snímok koreňov. Samotné skenovanie vzorky prebehlo v miske vo vodnom kúpeli pod krycím sklom. Následne sa celá vzorka vysušila pri teplote 60 °C počas 48 hodín a bola určená jej hmotnosť s presnosťou na 0,001 g. Výstupom analýzy bol súbor biometrických veličín, vzťahujúcich sa na celý koreňový systém: dĺžka koreňov (cm), povrch koreňov (cm²), objem koreňov (cm³), počet koreňových špičiek (ks), počet koreňových rozvetvení (ks) a priemerná hrúbka koreňov (mm). Z uvedených výstupov boli následne odvodené parametre, ktoré bližšie charakterizujú morfológiu koreňov: špecifická dĺžka koreňa (specific root length – SRL), špecifický povrch koreňa (specific surface area – SSA), hustota koreňového tkaniva (root tissue density – RTD), špecifický počet koreňových špičiek na dĺžku (specific tips number per length unit – STN-L), špecifický počet koreňových špičiek na hmotnosť (specific tips number per weight unit – STN-W) (FINÉR et al. 2007, 2011). Prehľad výpočtu parametrov je uvedený v tab. 2.

Morfologické charakteristiky koreňového systému boli analyzované dvojfaktorovou analýzou rozptylu. Pre posúdenie významnosti rozdielov priemerných hodnôt sledovaných znakov medzi jednotlivými variantmi sa použil Tukeyov post hoc test ($\alpha \leq 0,05$). Normalita rozdeľenia hodnôt bola posúdená pomocou Shapiro-Wilk testu. Analýzy boli vykonané v štatistických programoch SAS (SAS Institute Inc., Cary), a Statistica 12 (StatSoft Inc., Tulsa).

VÝSLEDKY

Analýza variácie preukázala štatisticky významný vplyv substrátu na objem koreňa ($p = 0,032$) a hustotu koreňového tkaniva ($p = 0,025$). Inokulácia významne ovplyvnila hustotu koreňového tkaniva ($p = 0,013$). Významný vplyv interakcie substrátu a inokulácie bol pozorovaný na dĺžke koreňov ($p = 0,030$), počte koreňových špičiek ($p = 0,048$), počte rozvetvení koreňa ($p = 0,035$) a špecifickom počte koreňových špičiek na hmotnosť ($p = 0,038$) (tab. 3).

Priemerná hodnota objemu koreňa semenáčikov rastúcich v substráte AgroCS bola o 0,012 cm³ (34 %) vyššia ako pri semenáčikoch rastúcich v substráte Gramoflor (tab. 4) Opačný výsledok bol zistený pri hustote koreňového tkaniva, kde semenáčiky rastúce v substráte Gramoflor dosiahli o 0,082 g cm⁻³ (25 %) vyššiu hustotu. Semenáčiky vo variante s čistým vermikulitom mali významne vyššiu hustotu koreňového tkaniva ako kontrolné semenáčiky a semenáčiky inokulované prípravkom Mycorrhiza roots. Rozdiel predstavoval 62–68 g cm⁻³. Významný bol tiež rozdiel medzi variantom lesná pôda a Mycorrhiza roots so zisteným rozdielom priemerných hodnôt bol 62 g cm⁻³ (tab. 5).

Semenáčiky smreka rastúce v substráte AgroCS dosahovali väčšiu dĺžku koreňov ako semenáčiky rastúce v substráte Gramoflor. Semenáčiky rastúce v substráte AgroCS a inokulované prípravkami Mycorrhiza roots a Mycorrhiza soluble dosiahli výrazne väčšiu dĺžku koreňov ako semenáčiky inokulované pôdou, vermikulitovým inokulom a tiež ako kontrolný variant. Obdobne tieto dva varianty dosiahli výrazne väčšiu dĺžku koreňov v porovnaní s kontrolou a variantmi Mycorrhiza roots, Mycorrhiza soluble, lesná pôda a vermikulit rastúcimi v substráte Gramoflor. Najväčší rozdiel 19,41 cm bol zistený medzi variantmi Mycorrhiza roots v AgroCS a lesná pôda v Gramoflor. Vermikulitom inokulované semenáčiky rastúce v AgroCS a vermikulitovým

Tab. 2.

Výpočet odvodených parametrov koreňového systému a ich jednotky
Calculation of derived parameters of the root system and their units

Premenná/ Variable	Výpočet premennej/ Calculation of variable		Jednotka premennej/ Variable unit
SRL	dĺžka koreňa	root length	m g ⁻¹
	hmotnosť sušiny koreňa	root dry weight	
SSA	dĺžka koreňa	root length	cm ² g ⁻¹
	plocha koreňa	root area	
RTD	hmotnosť sušiny koreňa	root dry weight	g cm ⁻³
	objem koreňa	root volume	
STN-L	počet koreňových špičiek	number of root tips	ks cm ⁻¹ /pcs cm ⁻¹
	dĺžka koreňa	root length	
STN-W	počet koreňových špičiek	number of root tips	ks g ⁻¹ /pcs g ⁻¹
	hmotnosť sušiny koreňa	root dry weight	

Tab. 3.

Analýza rozptylu (F a p hodnoty) vplyvu 2 substrátov a 6 EKM inokulácií na morfológické parametre koreňov jednoročných voľnokorenných semenáčikov smreka obyčajného; tučný font znamená, že uvedené hodnoty boli významné $\alpha \leq 0,05$

Analysis of variance (F and p values) of 2 substrates and 6 ECM inoculations effects on the morphological root parameters of 1-year-old bareroot Norway spruce seedlings; values in bold are significant $\alpha \leq 0.05$

Premenná/ Variable	Substrát/ Substrate		Inokulácia/ Inoculation		Substrát × Inokulácia/ Substrate × Inoculation	
	F	p	F	p	F	p
Hmotnosť sušiny koreňov (mg) ¹	0,29	0,645	1,16	0,390	2,10	0,149
Dĺžka koreňov (cm) ²	3,62	0,197	1,87	0,186	3,98	0,030
Povrch koreňov (cm ²) ³	9,15	0,094	1,29	0,342	3,11	0,060
Priemerná hrúbka koreňov (mm) ⁴	2,12	0,283	2,25	0,129	2,87	0,074
Objem koreňov (cm ³) ⁵	29,35	0,032	0,99	0,469	1,74	0,214
Počet koreňových špičiek ⁶	1,61	0,332	1,98	0,167	3,37	0,048
Počet rozvetvení koreňa ⁷	0,14	0,743	2,77	0,080	3,77	0,035
Špecifická dĺžka koreňov (m g ⁻¹) ⁸	2,01	0,292	1,50	0,273	1,33	0,326
Špecifický povrch koreňov (cm ² g ⁻¹) ⁹	15,12	0,060	2,43	0,109	0,91	0,512
Hustota koreňového tkaniva (g cm ⁻³) ¹⁰	38,45	0,025	5,26	0,013	0,71	0,628
Špecifický počet špičiek na dĺžku (ks cm ⁻¹) ¹¹	6,47	0,126	2,20	0,135	1,65	0,234
Špecifický počet špičiek na hmotnosť (ks g ⁻¹) ¹²	0,62	0,515	1,09	0,423	3,69	0,038

¹Root dry weight, ²Root length, ³Root surface area (RSA), ⁴Average root diameter, ⁵Root volume, ⁶Number of root tips, ⁷Number of root forks, ⁸Specific root length (SRL), ⁹Specific root surface area (SRA), ¹⁰Root tissue density (RTD), ¹¹Specific tips number per length (STN-L), ¹²Specific tips number per weight (STN-W)

Stupne voľnosti: substrát 1, inokulácia 5, opakovanie 2, substrát × inokulácia 5, n = 144

Degrees of freedom: substrate 1, inoculation 5, repetition 2, substrate × inoculation 5, n = 144

Tab. 4.

Morfologické parametre (priemerná hodnota ± smerodajná odchýlka) koreňov jednoročných voľnokorenných semenáčikov smreka obyčajného rastúcich v rašelinových substrátoch inokulovaných rôznymi EKM inokulami; tučný font znamená, že rozdiely v uvedených hodnotách boli významné, písmenami v horných indexoch sú označené homogénny skupiny podľa výsledkov Tukeyovho testu

Morphological parameters (mean values ± standard deviation) of roots of 1-year-old bareroot Norway spruce seedlings grown in peat substrates inoculated with various ectomycorrhizal inocula; significant differences are given in bold, letters in superscripts indicate homogeneous groups according to the results of the Tukey test

Substrát/Substrate	Hmotnosť sušiny koreňov ¹ (mg)	Dĺžka koreňov ² (cm)	Povrch koreňov ³ (cm ²)	Priemerná hrúbka koreňov ⁴ (mm)	Objem koreňov ⁵ (cm ³)	Počet koreňových špičiek ⁶	Počet rozvetvení koreňa ⁷
Gramoflor	14 ±6	29,8 ±12,2	3,6 ±1,3	0,39 ±0,05	0,035 ±0,012 ^b	110 ±55	125 ±69
AgroCS	15 ±4	36,6 ±14,2	4,6 ±1,5	0,42 ±0,06	0,047 ±0,015 ^a	128 ±63	131 ±65
Inokulácia/Inoculation							
Kontrola ⁸	14 ±5	28,1 ±10,9	3,9 ±1,3	0,46 ±0,07	0,044 ±0,016	94 ±47	102 ±55
Mycorrhiza roots	13 ±5	35,3 ±16,9	4,2 ±1,8	0,39 ±0,05	0,041 ±0,016	123 ±65	132 ±69
Mycorrhiza soluble	14 ±6	35,3 ±14,9	4,2 ±1,8	0,39 ±0,04	0,041 ±0,017	125 ±59	129 ±61
Lesná pôda ⁹	14 ±5	28,5 ±10,9	3,6 ±1,3	0,42 ±0,05	0,038 ±0,014	106 ±48	114 ±53
Vermikulit ¹⁰	15 ±4	36,4 ±13,9	4,2 ±1,4	0,38 ±0,03	0,039 ±0,011	149 ±75	167 ±83
Vermikulitové Inokulum ¹¹	15 ±5	35,6 ±11,9	4,3 ±1,3	0,40 ±0,05	0,043 ±0,013	116 ±50	124 ±63

¹Root dry weight, ²Root length, ³Root surface area, ⁴Average root diameter, ⁵Root volume, ⁶Number of root tips, ⁷Number of root forks, ⁸Control, ⁹Forest soil, ¹⁰Vermiculite, ¹¹Vermiculite inoculum

Tab. 5.

Odvožené morfologické parametre (priemerná hodnota ± smerodajná odchýlka) koreňov jednoročných voľnokorenných semenáčikov smreka obyčajného rastúcich v rašelinových substrátoch inokulovaných rôznymi EKM inokulami; tučný font znamená, že rozdiely v uvedených hodnotách boli významné, písmenami v horných indexoch sú označené homogénny skupiny podľa výsledkov Tukeyovho testu

Derived morphological parameters (mean values ± standard deviation) of roots of 1-year-old bareroot Norway spruce seedlings grown in peat substrates inoculated with various ectomycorrhizal inocula; bold font means that the differences in the above values were significant, letters in superscripts indicate homogeneous groups according to the results of the Tukey test

Substrát/Substrate	Špecifická dĺžka koreňov ¹ (m g ⁻¹)	Špecifický povrch koreňov ² (cm ² g ⁻¹)	Hustota koreňového tkaniva ³ (g cm ⁻³)	Špecifický počet špičiek na dĺžku ⁴ (ks cm ⁻¹ /pcs cm ⁻¹)	Špecifický počet špičiek na hmotnosť ⁵ (ks g ⁻¹ /pcs g ⁻¹)
Gramoflor	22,4 ±7,1	269 ±67	0,400 ±0,08 ^a	3,62 ±0,73	8075 ±3080
AgroCS	24,9 ±7,1	316 ±61	0,318 ±0,06 ^b	3,41 ±0,75	8650 ±3467
Inokulácia/Inoculation					
Kontrola ⁶	20,0 ±4,8	279 ±45	0,331 ±0,08 ^{bc}	3,26 ±0,78	6597 ±2439
Mycorrhiza roots	27,8 ±8,8	335 ±83	0,325 ±0,08 ^c	3,41 ±0,44	9637 ±3785
Mycorrhiza soluble	26,2 ±8,7	310 ±86	0,357 ±0,08 ^{abc}	3,52 ±0,62	9288 ±3686
Lesná pôda ⁷	20,7 ±6,8	262 ±63	0,387 ±0,08 ^{ab}	3,71 ±0,62	7514 ±2311
Vermikulit ⁸	23,4 ±4,9	275 ±43	0,393 ±0,06 ^a	3,97 ±1,03	9476 ±3746
Vermikulitové Inokulum ⁹	23,8 ±5,6	293 ±53	0,360 ±0,08 ^{abc}	3,24 ±0,64	7663 ±2295

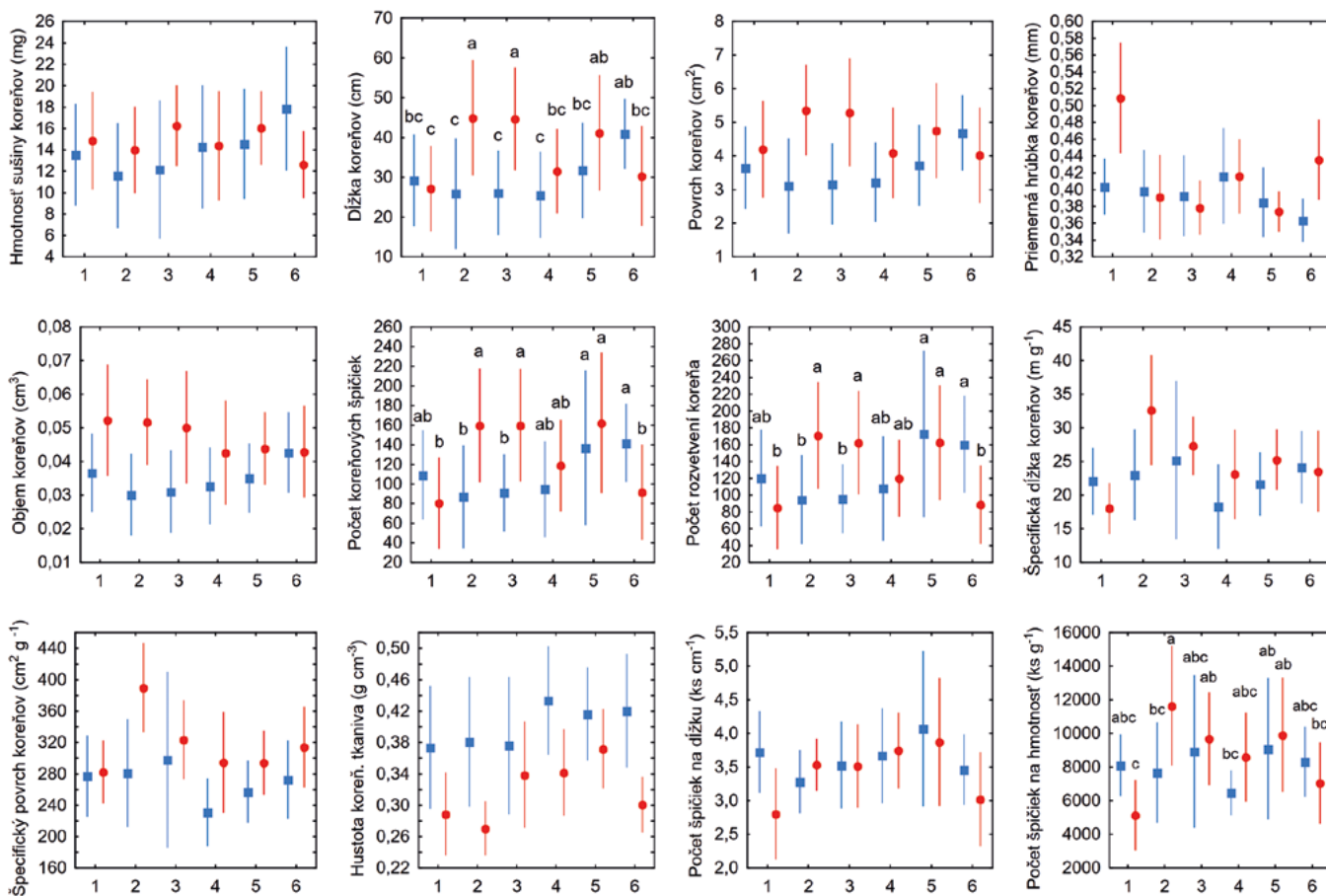
¹Specific root length (SRL), ²Specific root surface area (SRA), ³Root tissue density (RTD), ⁴Specific tips number per length unit (STN-L), ⁵Specific tips number per weight unit (STN-W), ⁶Control, ⁷Forest soil, ⁸Vermiculite, ⁹Vermiculite inoculum

inokulum inokulované semenáčky rastúce v Gramoflore taktiež dosiahli významne dlhší koreňový systém ako ostatné varianty, okrem variantov Mycorrhiza roots a Mycorrhiza soluble rastúcich v substráte AgroCS (obr. 1).

Vo variantoch Mycorrhiza roots, Mycorrhiza soluble a vermikulit rastúcich v substráte AgroCS vytvorili semenáčky významne vyšší počet koreňových špičiek (priemerne 159–162) ako vo variantoch kontrola, vermikulitové inokulum rastúcich v substráte AgroCS (priemerne 80–91). Významne nižší počet koreňových špičiek bol tiež zistený vo variantoch Mycorrhiza roots, Mycorrhiza soluble, lesná pôda rastúcich v substráte Gramoflor (priemerne 87–94) (obr. 1). Obdobne ako pri počte koreňových špičiek boli významné rozdiely zaznamenané aj v prípade počtu rozvetvení koreňa. Vo variantoch Mycorrhiza roots, Mycorrhiza soluble, vermikulit rastúcich v substráte AgroCS a vermikulit, vermikulitové inokulum rastúcich v substráte Gramo-

flor mali semenáčky smreka významne viac rozvetvený koreňový systém (162–173 vetvení) ako vo variantoch kontrola, vermikulitové inokulum rastúcich v substráte AgroCS a vo variantoch Mycorrhiza roots, Mycorrhiza soluble rastúcich v substráte Gramoflor. Zaujímavý je trend, kde semenáčky inokulované komerčnými ekto-mikoríznymi prípravkami Mycorrhiza roots a Mycorrhiza soluble dosiahli významne vyššie hodnoty počtu rozvetvení koreňa v substráte AgroCS (162–171 vetvení) ako v substráte Gramoflor (94–95 vetvení) (obr. 1).

Hodnota STN-W bola najvyššia vo variante rastúcom v substráte AgroCS a inokulovanom prípravkom Mycorrhiza roots (tab. 5). Bola významne vyššia ako vo variantoch kontrola, vermikulitové inokulum rastúcich v substráte AgroCS a vo variantoch Mycorrhiza roots, lesná pôda rastúcich v substráte Gramoflor. Dosiahol o 34–56 % vyššiu hodnotu ako uvedené varianty. Semenáčky inokulované prípravkom My-



Inokulácia: 1-kontrola; 2-Mycorrhiza roots; 3-Mycorrhiza soluble; 4-lesná pôda; 5-vermikulit; 6-vermikulitové inokulum Substrát: ■ Gramoflor ♦ AgroCS

Obr. 1. Morfológické charakteristiky koreňov (priemerná hodnota ± smerodajná odchýlka) jednoročných voľnokoreňových semenáčikov smreka obyčajného rastúcich v rašelinových substrátoch inokulovaných rôznymi EKM inokulami (interakcia faktorov); písmenami sú označené homogénne skupiny podľa výsledkov Tukeyovho testu

Fig. 1. Morphological root characteristics (mean values ± standard deviation) of 1-year-old bareroot Norway spruce seedlings grown in peat substrates inoculated with various ECM inocula (factor interaction); letters indicate homogeneous groups according to the results of the Tukey test; (first row from left: Root dry weight, Root length, Root surface area, Average root diameter; second row: Root volume, Number of root tips, Number of root forks, Specific root length; third row: Specific surface area, Root tissue density; Specific tips number per length (n cm⁻¹), Specific tips number per length (n g⁻¹); 1 – control, 2 – Mycorrhiza roots, 3 – Mycorrhiza soluble, 4 – forest soil, 5 – vermikulite, 6 – vermikulite inoculum)

corrhiza soluble, vermikulitom rastúce v AgroCS a semenáčky inokulované vermikulitom rastúce v Gramoflore dosiahli významne vyššiu hodnotu STN-W ako kontrolný variant v substráte AgroCS (obr. 1).

DISKUSIA

Prostredie, v ktorom rastie koreňový systém stromov má zásadný vplyv na jeho veľkosť a morfológické vlastnosti. Zložitý proces rastu koreňov od najmladších semenáčikov až po dospelé stromy je podmienený jednak výraznou heterogenitou pôdneho prostredia, ale aj tým, že korene z pôdy prípadne z iného substrátu čerpajú viac ako 20 esenciálnych makro- a mikroelementov s rôznou koncentráciou, mobilitou, chemickými vlastnosťami a aj významom pre rastlinu (CASPER, JACKSON 1997). Prispôsobovanie veľkosti vyjadrenej biomasou, dĺžkou alebo povrchom, ako aj modifikácia morfológických parametrov jemných koreňov je významný adaptačný mechanizmus rastlín, ktorým reagujú na vlastnosti prostredia, v ktorom rastú.

Naše výsledky naznačujú významný vplyv substrátu, inokulácie a interakcie týchto faktorov na niektoré zo základných biometrických a morfológických parametrov koreňových systémov. Modifikácie substrátov, vrátane jeho inokulácie, majú vždy za cieľ zvýšiť zásobu alebo dostupnosť živín pre korene, na čo reagujú semenáčky buď zmenami kvantitatívnych, alebo morfológických parametrov, prípadne ich kombináciou (LÖHMUS et al. 2006). V našej štúdii dosiahli jednoročné semenáčky rastúce v bohatšom substráte menšiu hmotnosť biomasy koreňov, hoci tento rozdiel nebol významný. Predpokladáme, že menšia veľkosť koreňového systému vyjadrená biomasou je výsledkom vyššej dostupnosti živín v substráte a semenáčky sú schopné aj s menším koreňovým systémom zásobovať nadzemnú časť. V súlade s tým je zistenie BOUKCIM, PLASSARD (2003), ktorí uvádzajú väčšiu dĺžku koreňov pri fenotype rýchlorastúceho smreka. Zistené rozdiely zanikli po vytvorení EKM symbiôzy. Po kolonizácii EKM hubami korene rýchlorastúceho smreka viac nevyčleňovali živiny iba na rast. Podobne TAPWAL et al. (2015) uvádzajú významné zvýšenie rastu koreňov inokulovaných semenáčikov v porovnaní s ich príslušnými kontrolami. V našom prípade nebol preukázaný významný vplyv substrátu a inokulácie ani na dĺžku koreňov. Významný rozdiel bol pozorovaný iba pri interakcii faktorov mykorrhizácie a substrátu. Jedná sa o tú kombináciu, pri ktorej je v substráte nižšia koncentrácia dusíka, ale vyššia koncentrácia ostatných makroelementov v kombinácii s mykorrhizáciou. Koreňový systém v týchto variantoch je teda formovaný tak, že pri zachovaní nižšej biomasy je vďaka väčšej celkovej dĺžke schopný obsadiť väčší objem substrátu. SRL aj SSA obidvoch týchto variantov sú vyššie, ako všetkých ostatných kombinácií (obr. 1). Znamená to, že korene v týchto substrátoch majú tendenciu zvyšovať efektivitu príjmu živín nie cez zväčšovanie biomasy koreňov, ale cez zmenu ich morfológie ako jednu z možných stratégií (LEUSCHNER et al. 2004). Na proliferáciu koreňového systému, ktorá je kompenzačnou reakciou na pokles dostupného dusíka v substráte, poukazujú LAMERSDORF, BORKEN (2004). CLEMENSON-LINDELL, ASP (1995) uvádzajú, že hnojenie smrekových porastov anorganickým dusíkom spôsobilo výraznú redukciu biomasy jemných koreňov, ale tiež aj pokles hodnôt SRL. Podľa výsledkov výskumu MATZNERA, MURACHA (1995) sa ukazuje, že prahovú hodnotu koncentrácie dusíka, ktorá spôsobuje redukciu biomasy koreňa smrekových semenáčikov, sú 2 mg N v 1 dm³ v pôdnom roztoku. Variant Mycorrhiza roots × AgroCS mal o 53 % dlhšie korene oproti variantu Pôda × Gramoflor (obr. 1). HAMBERG et al. (2017) vo svojej štúdii zameranej na porovnanie rastu rýchlo a pomaly rastúcich fenotypov smreka v rovnakom substráte nepozorovali rozdiely v hmotnosti sušiny koreňov, SRL, SRA a RTD medzi fenotypmi. Znamená to, že rozdiely v množstve živín v rastovom substráte musia byť vyššie, aby sa zmena na biomase semenáčikov preukázala. Na druhej strane nie je vylúčené, že aj pri zachovaní existujúcich rozdielov v obsahu živín by sa mohli prejavovať v nasledujúcich vegetačných obdobiach.

Semenáčky v našej štúdii dosiahli väčšiu priemernú hrúbku koreňov v substráte chudobnejšom na minerálne živiny a v kontrolnej inokulácii. Celkovo sa priemerná hrúbka koreňov nachádzala v rozpätí 0,39–0,46 mm (tab. 4). OSTONEN et al. (2007b) vo svojej práci uvádzajú priemernú hrúbku EKM koreňov dospelého smreka obyčajného v rozpätí 0,40–0,53 mm a BORKEN et al. (2007) uvádzajú priemernú hrúbku jemných koreňov na 0,4–1,00 mm. OSTONEN et al. (2007a, 2017) pozorovali nárast priemernej hrúbky koreňov smreka obyčajného s rastom množstva živín. LAMBERS et al. (2008) uvádzajú, že priemerná hrúbka koreňov úzko súvisí s dýchaním, ktoré riadi rast koreňov. Posledné štúdie naznačujú, že priemer absorpčných koreňov, ktorý ovplyvňuje uhlíkové náklady na budovanie dĺžky koreňov, tiež ovplyvňuje stratégie koreňov pri hľadaní minerálnych živín (EISSENSTAT et al. 2015; LIU et al. 2015). EKM dreviny sa líšia svojou schopnosťou selektívne získavať živiny z miest obsahujúcich živiny, primárne proliferáciou mykorrhizných hýf ako funkciou hrúbky koreňa. SMITH, READ (2008) uvádzajú pomerne malú zmenu koreňovej biomasy, architektúry a relatívnej mykorrhizácie v prípadoch, keď stromy získavali živiny na nutrične bohatých stanovištiach. EKM dreviny sa môžu viac spoliehať na hubových symbiontov, pretože je známe, že niektoré EKM huby vytvárajú rizomorfy, ktoré môžu siahať do vzdialenosti niekoľkých centimetrov od koreňa (AGERER 2001).

Objem koreňov bol významne ovplyvnený rastovým substrátom. Semenáčky rastúce v substráte AgroCS, ktorý obsahoval väčšie množstvo N, dosiahli väčší objem koreňov (tab. 4). WAN et al. (2019) vo svojej štúdii uvádzajú väčší objem jemných koreňov semenáčikov, ktoré boli prihnojené 50 mg N oproti semenáčikom, ktoré boli prihnojené 150 mg N. TAPWAL et al. (2015) pozorovali pozitívny vplyv inokulácie na objem koreňov. V našej štúdii mala mykorrhizácia indiferentný vplyv na objem koreňa. HAMBERG et al. (2017) uvádzajú väčší objem koreňov pri rýchlorastúcom smreku obyčajnom. Väčší objem koreňov semenáčikov zo substrátov s vyššou koncentráciou N sa následne prejavil v nižších hustotách ich RTD. Hustota pletív jemných koreňov sa považuje za výsledok reakcie stromu na stres s nedostatku vody alebo niektorých živín. Aj keď v našom prípade neboli semenáčky priamo vystavené stresu z nedostatku živín, vyššia hodnota RTD je s najväčšou pravdepodobnosťou dôsledkom nižšej koncentrácie dusíka v substráte.

Významne rozdielne počty koreňových špičiek a rozvetvení koreňa sa zistili iba pri interakciách Mycorrhiza roots, Mycorrhiza soluble × AgroCS, kde boli vyššie, ako vo variantoch so substrátom Gramoflor. Vo variante vermikulitové inokulum × AgroCS boli nižšie, ako vo variante so substrátom Gramoflor (obr. 1). Koreňové špičky sú vďaka svojej špecifickej anatomickej stavbe primárne miesta absorpcie živín (PREGITZER et al. 2002), ktoré, aj keď nie sú ešte mykorrhizované, sú úzko spojené s mykorrhizou, môžu mať jedinečné anatomicke vlastnosti (HISHI, TAKEDA 2005) a môžu ich silne ovplyvniť rizosfére organizmy (WITHINGTON et al. 2006). SMITH, READ (2008) uvádzajú, že špičky EKM koreňov môžu slúžiť hlavne ako nutričný základ pre vytváranie hýf, zatiaľ čo korene infikované arbuskulárnou mykorrhizou sú oveľa dôležitejšie pri absorpcii živín. Pretože sú efemérne a distálne, teda architektonicky najpružnejšie, jemné korene sú pravdepodobne kľúčovými zložkami plastických reakcií na zmeny vo výžive v pôde (WITHINGTON et al. 2006).

Hodnoty SRL a SRA boli v našom prípade ovplyvnené substrátom, inokuláciou a ich interakciou len náhodne, napriek tomu je viditeľná jednoznačná tendencia k zvyšovaniu týchto parametrov v substráte s nižšou koncentráciou dusíka (Gramoflor). SRL sa považuje za jeden z ukazovateľov zmeny životného prostredia, ako je hnojenie, mechanické narušenie pôdy a kolísanie vlhkosti a teploty (OSTONEN et al. 2007a, 2017). OSTONEN et al. (2007a) uvádzajú priemernú SRL pri ektomykorrhizách trikrát vyššiu ako pri nemykorrhizovaných jemných koreňoch pri troch rôznych drevinách. Taktiež uvádzajú významný pokles SRL ako reakciu na hnojenie. V štúdii HAMBERG et al. (2017) sa

SRL nelišila medzi semenáčikmi rýchlo a pomaly rastúcich fenotypov smreka, hoci vyššie hodnoty SRL obvyčajne naznačujú tenšie korene a väčší povrch koreňov (cez dlhšie korene s viacerými bočnými koreňmi) na absorpciu živín, zatiaľ čo nižšie hodnoty naznačujú hrubšie korene s menším povrchom koreňov (WEEMSTRA et al. 2016). Vysoké hodnoty SRL a SRA sa považujú za morfológický nástroj koreňov na zväčšenie povrchovej plochy, čo môže viesť k zlepšeniu získavania živín (SCHIPPERS, OLFF 2000). LÖHMUS et al. (2006) prezentujú, že SRA krátkych koreňov pozitívne koreluje s funkčnou diverzitou a aktivitou mikrobiálnych spoločenstiev v rozhraní pôda-koreň a v samotnej pôde.

RTD možno považovať za charakteristiku funkčného stavu koreňov, pretože je úzko spojená s fyziologickou aktivitou. RTD krátkych koreňov mala tendenciu klesať so zvyšujúcou sa dostupnosťou živín v pôdnom prostredí (OSTONEN et al. 1999; OSTONEN et al. 2007a; KRAMER-WALTER et al. 2016). Hodnota SRA je zvyčajne vyššia a RTD nižšia vo vysoko produktívnych porastoch smreka obvyčajného na úrodných a dobre odvodnených pôdach. Čím je väčší SRA, a tým nižšia RTD, tým vyšší je presun živín do krátkych koreňov (OSTONEN et al. 1999). V našom prípade bol SRA nižší a RTD vyššia v substráte Gramoflor. Tento substrát obsahoval vyššie hodnoty Mg, Ca, K, P a nižšie hodnoty C a N (tab 1). RTD semenáčikov rastúcich v substráte Gramoflor bola o 82 g cm⁻³ väčšia, ako v substráte AgroCS (tab. 5). TAPWAL et al. (2015) vo svojej práci uvádzajú vyššiu RTD jemných koreňov oproti EKM koreňom. BORKEN et al. (2007) vypočítali RTD jemných koreňov smreka na 0,169–0,569 g cm⁻³, v našej štúdií dosahuje RTD koreňov hodnoty v rozpätí 0,318–0,393 g cm⁻³, čo predstavuje približne stredové hodnoty uvedeného intervalu (tab. 5).

Hodnoty STN-L v našej štúdií sa nachádzali na úrovni 3,24–3,97 špičiek na 1 cm dĺžky koreňa (tab. 5). COMAS, EISSENSTAT (2004) uvádzajú hodnoty 2,6–6,0 na 1 cm pre dospelé jedince drevín lesov mierneho pásma. VELMALA et al. (2014) uviedli, že STN-L 13 mesačných semenáčikov smreka obvyčajného pestovaných v homogénnom rastovom substráte bol vyšší na semenáčikoch pomaly rastúceho fenotypu, ale tiež že celkový počet koreňových špičiek sa nelišil. Vo veku 12 rokov však korene rýchlo rastúceho fenotypu mali väčší počet koreňových špičiek, ako pomaly rastúci fenotyp (KORKAMA et al. 2006). OSTONEN et al. (2013) uvádzajú, že dlhodobé (1994–2010) merania morfológie EKM koreňov naznačujú, že dreviny majú rôzne aklimatizačno-indikačné parametre koreňov v reakcii na meniace sa prostredie. EKM korene brezy sa aklimatizovali na zemepisnú šírku hlavne zmenou SRL, zatiaľ čo EKM korene smreka sa prispôbili zmenou STN-W. K zvýšeniu STN-W môže dôjsť aj v dôsledku rozdielov v genotypy hostiteľského stromu.

ZÁVER

Výsledky experimentu potvrdzujú, že výber substrátu a inokulácie predstavujú faktory, ktoré dokážu ovplyvniť morfológiu koreňov semenáčikov. Konkrétne, výber substrátu zvyšuje objem koreňov (substrát AgroCS) a hustotu koreňového tkaniva (substrát Gramoflor). Inokulácia priaznivo ovplyvňuje hustotu koreňového tkaniva (vermikulit). Interakcia substrátu a inokulácie ovplyvnila dĺžku koreňov, počet koreňových špičiek a rozvetvení koreňa a špecifický počet špičiek na hmotnosť koreňov. Na jednotlivé morfológické parametre koreňov mala najvýznamnejší vplyv kombinácia substrátu AgroCS a EKM prípravku Mycorrhiza roots, preto je vhodné sa pri produkcii sadbového materiálu zamerať na tento substrát a prípravok, ktoré majú najväčšiu schopnosť ovplyvniť morfológiu koreňov, a tým aj potenciálne podporiť schopnosť sadbového materiálu prispôbiť sa podmienkam prostredia po výsadbe.

Podakovanie:

Práca vznikla s finančnou podporou projektu IPA TUZVO 5/2018. Kolektív autorov ďakuje J. Povalačovej za technické práce.

LITERATÚRA

- AGERER R. 2001. Exploration types of ectomycorrhizae: A proposal to classify ectomycorrhizal mycelial systems according to their patterns of differentiation and putative ecological importance. *Mycorrhiza*, 11: 107–114.
- BAGNIEWSKA-ZADWORNA A., BYCZYK J., EISSENSTAT D.M., OLEKSYN J., ZADWORNY M. 2012. Avoiding transport bottlenecks in an expanding root system: xylem vessel development in fibrous and pioneer roots under field conditions. *American Journal of Botany*, 99: 1417–1426.
- BOND B.J. 2000. Age-related changes in photosynthesis of woody plants. *Trends in Plant Science*, 5: 349–353.
- BØRJA I., WITT H.A. DE, STEFFENREM A. 2008. Stand age and fine root biomass, distribution and morphology in a Norway spruce chronosequence in southeast Norway. *Tree Physiology*, 28: 773–784.
- BORKEN W., KOSSMANN G., MATZNER E. 2007. Biomass, morphology and nutrient contents of fine roots in four Norway spruce stands. *Plant and Soil*, 292: 79–93.
- BOUKCIM H., PLASSARD C. 2003. Juvenile nitrogen uptake capacities and root architecture of two open-pollinated families of *Picea abies*. Effects of nitrogen source and ectomycorrhizal symbiosis. *Journal of Plant Physiology*, 160: 1211–1218.
- BRØNNUM P. 2005. Preplanting indicators of survival and growth of desiccated *Abies procera* bareroot planting stock. *Scandinavian Journal of Forest Research* 20: 36–46.
- BRUNNER I., PANNATIER E.G., FREY B., RIGLING A., LANDOLT W., ZIMMERMANN S., DOBBERTIN M. 2009. Morphological and physiological responses of Scots pine fine roots to water supply in a dry climatic region in Switzerland. *Tree Physiology*, 29: 541–550.
- BURDETT A.N. 1983. Quality control in the production of forest planting stock. *The Forestry Chronicle*, 59: 132–138.
- CASPER B.B., JACKSON R.B. 1997. Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28: 545–570.
- CLARK S.L., SCHLARBAUM S.E., SAXTON A.M., HEBARD F.V. 2016. Establishment of American chestnuts (*Castanea dentata*) bred for blight (*Cryphonectria parasitica*) resistance: influence of breeding and nursery grading. *New Forests*, 47: 243–270.
- CLEMENSSON-LINDELL A., ASP H. 1995. Fine-root morphology and uptake of 32P and 35S in a Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stand subjected to various nutrient and water supplies. *Plant and Soil*, 173: 147–155.
- COMAS L.H., EISSENSTAT D.M. 2004. Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate tree species. *Functional Ecology*, 18: 388–397. DOI: 10.1111/j.0269-8463.2004.00835.x
- DING J., KONG D., ZHANG Z., CAI Q., XIAO J., QUING L., YIN H. 2020. Climate and soil nutrients differentially drive multidimensional fine root traits in ectomycorrhizal-dominated alpine coniferous forests. *Journal of Ecology*, DOI:10.1111/1365-2745.13407.
- EISSENSTAT D.M., KUCHARSKI J.M., ZADWORNY M., ADAMS T.S., KOIDE R.T. 2015. Linking root traits to nutrient foraging in arbuscular mycorrhizal trees in a temperate forest. *New Phytologist*, 208: 114–124.

- ELLENBERG H. 1996. Vegetation Mitteleuropas Mit Den Alpen in Ökologischer Sicht. Stuttgart, E. Ulmer: 1096 s.
- FINÉR L., HELMISAARI H., LOHMUS K., MAJDI H., BRUNNER I., BORJA I., ELDHUSET T., GODBOLD D.L., GREBENC T., KONÔPKA B., KRAIGHER H., MOTTONEN M.R., OHASHI M., OLEKSYN J., OSTONEN I., URI V., VANGUELOVA E. 2007. Variation in fine root biomass, of three European tree species: beech (*Fagus sylvatica*), Norway spruce (*Picea abies*), and Scots pine (*Pinus sylvestris*). Plant Biosystems, 141: 394–405.
- FINÉR L., OHASHI M., NOGUCHI K., HIRANO Y. 2011. Factors causing variation in fine root biomass in forest ecosystems. Forest Ecology and Management, 261: 265–277. DOI: 10.1016/j.foreco.2010.10.016
- GROSSNICKLE S.C. 2005. Importance of root growth in overcoming planting stress. New Forests, 30: 273–294.
- GROSSNICKLE S.C. 2012. Why seedlings survive: importance of plant attributes. New Forests, 43: 711–738.
- HAASE D.L., KHADDURI N., MASON E., DUMROESE R.K. 2016. Relationships among chilling hours, photoperiod, calendar date, cold hardiness, seed source, and storage of Douglas-fir seedlings. Tree Planters' Notes, 59: 52–63.
- HACKE U.G., SPERRY J.S., POCKMAN W.T., DAVIS S.D., MCCULLOH K.A. 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. Oecologia, 126: 457–461.
- HAMBERG L., VELMALA S. M., SIEVÄNEN R., KALLIOKOSKI T., PENNANEN T. 2017. Early root growth and architecture of fast- and slow-growing Norway spruce (*Picea abies*) families differ-potential for functional adaptation. Tree Physiology, 38: 853–864. DOI: 10.1093/treephys/tpx159
- HISHI T., TAKEDA H. 2005. Life cycles of individual roots in fine root system of *Chamaecyparis obtuse* Sieb. et Zucc. Journal of Forest Research, 10: 181–187. DOI: 10.1007/s10310-004-0120-0
- IVETIĆ V., GROSSNICKLE S.C., ŠKORIĆ M. 2017. Forecasting the field performance of Austrian pine seedlings using morphological attributes. iForest, 10: 99–107. DOI: 10.3832/ifer1722-009
- KORKAMA T., PAKKANEN A., PENNANEN T. 2006. Ectomycorrhizal community structure varies among Norway spruce (*Picea abies*) clones. New Phytologist, 171: 815–824. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2006.01786.x
- KÖSTLER J.N., BRÜCKNER E., BIBELRIETHER H. 1968. Die Wurzel der Waldbäume. Untersuchungen zur Morphologie der Waldbäume in Mitteleuropa. Hamburg, Parey: 284 s.
- KRAMER-WALTER K.R., BELLINGHAM P.J., MILLAR T.R., SMISSEN R.D., RICHARDSON S.J., LAUGHLIN D.C. 2016. Root traits are multidimensional: specific root length is independent from root tissue density and the plant economic spectrum. Journal of Ecology, 104: 1299–1310. DOI: 10.1111/1365-2745.12562
- LAMBERS H., CHAPIN F.S., PONS T.L. 2008. Plant physiological ecology. New York, NY, Springer: 604 s.
- LAMERSDORF N. P., BORKEN W. 2004. Clean rain promotes fine root growth and soil respiration in a Norway spruce forest. Global Change Biology, 10: 1351–1362. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2004.00811.x
- LEUSCHNER C., HERTEL D., SCHMID I., KOCH O., MUHS A., HÖLSCHER D. 2004. Stand fine root biomass and fine root morphology in old-growth beech forests as a function of precipitation and soil fertility. Plant and Soil, 258: 43–56. DOI: 10.1023/B:PLSO.0000016508.20173.80
- LIU B., LI H., ZHU B., KOIDE R.T., EISSENSTAT D.M., GUO D. 2015. Complementarity in nutrient foraging strategies of absorptive fine roots and arbuscular mycorrhizal fungi across 14 coexisting subtropical tree species. New Phytologist, 208: 125–136. DOI: 10.1111/nph.13434
- LIU Y., BAI S.L., ZHU Y., LI G.L., JIANG P. 2012. Promoting seedling stress resistance through nursery techniques in China. New Forests, 43: 639–649. DOI: 10.1007/s11056-012-9341-9
- LÖHMUS K., TRUU J., TRUU M., KAAR E., OSTONEN I., ALAMA S., KUZNETSOVA T., ROSENWALD K., VARES A., URI V., MANDER Ü. 2006. Black alder as a perspective deciduous species for reclaiming of oil shale mining areas. In: Brebbia C.A., Mander Ü. (eds.): Brownfield 3. Prevention, assessment, rehabilitation and development of brownfield sites. Southampton, Wessex Institute of Technology: 87–97.
- MATZNER E., MURACH D. 1995. Soil changes induced by air pollutant deposition and their implication for forests in central Europe. Water, Air and Soil Pollution, 85: 63–76.
- MEIER I.C., BRUNNER I., GODBOLD D.L., HELMISAARI H-S, OSTONEN I., SOUDZILOVSKAIA N. A., PRESCOTT C.E. 2019. Roots and rhizospheres in forest ecosystems: Recent advances and future challenges. Forest Ecology and Management, 431: 1–5. DOI: 10.1016/j.foreco.2018.08.005
- NARDINI A., PEDÀ G., ROCCA N.L. 2012. Trade-offs between leaf hydraulic capacity and drought vulnerability: morpho-anatomical bases, carbon costs and ecological consequences. New Phytologist, 196: 788–798. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2012.04294.x
- NILSSON U., LUORANEN J., KOLSTROM T., ORLANDER G., PUTTONEN P. 2010. Reforestation with planting in Northern Europe. Scandinavian Journal of Forest Research, 25: 283–294. DOI: 10.1080/02827581.2010.498384
- ORIANI G.H., SOLBRIG O.T. 1977. A cost-income model of leaves and roots with special reference to arid and semiarid areas. The American Naturalist, 111: 677–690. DOI: 10.1086/283199
- OSTONEN I., LÖHMUS K., LASN R. 1999. The role of soil conditions in fine root ecomorphology in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). Plant and Soil, 208: 283–292. DOI: 10.1023/A:1004552907597
- OSTONEN I., LÖHMUS K., HELMISAARI H-S., TRUU J., MEEL S. 2007a. Fine root morphological adaptations in Scots pine, Norway spruce and silver birch along a latitudinal gradient in boreal forests. Tree Physiology, 27: 1627–1634. DOI: 10.1093/treephys/27.11.1627
- OSTONEN I., PÜTTSEPP Ü., BIEL C., ALBERTON O., BAKKER M.R., LÖHMUS K., MAJDI K., METCALFE D., OLSTHOORN A.F.M., PRONK A., VANGUELOVA E., WEIH M., BRUNNER I. 2007b. Specific root length as an indicator of environmental change. Plant Biosystems, 141: 426–442. DOI: 10.1080/11263500701626069
- OSTONEN I., ROSENVALD K., HELMISAARI H-S., GODBOLD D., PARTS K., URI V., LÖHMUS K. 2013. Morphological plasticity of ectomycorrhizal short roots in *Betula* sp and *Picea abies* forests across climate and forest succession gradients: its role in changing environments. Frontiers in Plant Science, 4: Article Number 335. DOI: 10.3389/fpls.2013.00335
- OSTONEN I., TRUU M., HELMISAARI H.S., LUKAC M., BORKEN W., VANGUELOVA E., GODBOLD D., LÖHMUS K., ZANG U., TEDERSOO L., PREEM J.K., ROSENVALD K., AOSAAR J., ARMOLAITIS K., FREY J., KABRAL N., KUKUMÄGI M., LEPPÄLAMMI-KUJANSUU J., LINDROOS A.J., MERILÄ P., NAPA Ü., NÖJD P., PARTS K., URI V., VARIK M., TRUU J. 2017. Adaptive root foraging strategies along a boreal-temperate forest gradient. New Phytologist, 215: 977–991. DOI: 10.1111/nph.14643

- PADILLA F.M., PUGNAIRE F.I. 2007. Rooting depth and soil moisture control Mediterranean woody seedling survival during drought. *Functional Ecology*, 21: 489–495. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2007.01267.x
- PREGITZER K.S., DEFOREST J.L., BURTON A.J., ALLEN M.F., RUESS R.W., HENDRICK R.L. 2002. Fine root architecture of nine North American trees. *Ecological Monographs*, 72: 293–309. DOI: 10.1890/0012-9615(2002)072[0293:FRAONN]2.0.CO;2
- REPÁČ I., TRGALA T. 2019. Pestovanie jednoročných voľnokoreňných semenáčikov smreka obyčajného (*Picea abies* [L.] Karst.) v rašelinových substrátoch s použitím ektomykorizných prípravkov. In: Houšková K., Jan D. (eds.): Pěstování lesů ve střední Evropě. Sborník vědeckých prací u příležitosti 20. mezinárodního setkání pěstitelů lesa střední Evropy a 100 let založení Mendelovy univerzity v Brně. Brno, 3.–5. 9. 2019. Brno, Mendelova univerzita v Brně: 91–101. *Proceedings of Central European silviculture* [Vol. 9].
- SCHIPPERS P., OLFF H. 2000. Biomass partitioning, architecture and turnover of six herbaceous species from habitats with different nutrient supply. *Plant Ecology*, 149: 219–231. DOI: 10.1023/A:1026531420580
- SMITH S.E., READ D.J. 2008. *Mycorrhizal symbiosis*. New York, NY, Elsevier: 785 s.
- STONE E.C. 1955. Poor survival and the physiological condition of planting stock. *Forest Science*, 1: 89–94.
- TAPWAL A., KUMAR R., BORAH D. 2015. Effect of mycorrhizal inoculations on the growth of *Shorea robusta* seedlings. *Nusantara Bioscience*, 7: 1–5. DOI: <https://doi.org/10.13057/nusbiosci/n070101>
- VALVERDE-BARRANTES O.J., SMEMO K.A., BLACKWOOD C.B. 2014. Fine root morphology is phylogenetically structured, but nitrogen is related to the plant economics spectrum in temperate trees. *Functional Ecology*, 29 (6): 796–807. DOI: 10.1111/1365-2435.12384
- VELMALA S.M., RAJALA T., HEINONSALO J., TAYLOR A.F.S., PENNANEN T. 2014. Profiling functions of ectomycorrhizal diversity and root structuring in seedlings of Norway spruce (*Picea abies*) with fast- and slow-growing families. *New Phytologist*, 201: 610–622. DOI: 10.1111/nph.12542
- WAN F., ROSS-DAVIS A.L., SHI W., WESTON C., SONG X., CHANG X., DAVIS A.S., LIU Y., TENG F. 2019. Subirrigation effects on larch seedling growth, root morphology, and media chemistry. *Forests*, 10: Article Number 38. DOI: 10.3390/f10010038
- WANG J., YU H., LI G., ZHANG F. 2016. Growth and nutrient dynamics of transplanted *Quercus variabilis* seedlings as influenced by pre-hardening and fall fertilization. *Silva Fennica*, 50 (2): Article Number 1475. DOI: 10.14214/sf.1475
- WANG Z., GUO D., WANG X., GU J., MEI L. 2006. Fine root architecture, morphology, and biomass of different branch orders of two Chinese temperate tree species. *Plant and Soil*, 288: 155–171. DOI: 10.1007/s11104-006-9101-8
- WEEMSTRA M., MOMMER L., VISSER E.J.W., RUIJVEN J. VAN, KUYPER T.W., MOHREN G.M.J., STERCK F.J. 2016. Towards a multidimensional root trait framework: a tree root review. *New Phytologist*, 211: 1159–1169. DOI: 10.1111/nph.14003
- WEEMSTRA M., KIORAPOSTOULOU N., RUIJVEN J. VAN, MOMMER L., VRIES J. DE, STERCK F. 2020. The role of fine-root mass, specific root length and life span in tree performance: A whole-tree exploration. *Functional Ecology*, 34 (3): 575–585. DOI: 10.1111/1365-2435.13520
- WITHINGTON J.M., REICH P.B., OLEKSYN J., EISSENSTAT D.M. 2006. Comparisons of structure and life span in roots and leaves among temperate trees. *Ecological Monographs*, 76: 381–397. DOI: 10.1890/0012-9615(2006)076[0381:COSALS]2.0.CO;2
- WRIGHT I.J., REICH P., WESTOBY M., ACKERLY D.D., BARUCH Z., BONGERS F., CAVENDER-BARES J. et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428: 821–827. DOI: 10.1038/nature02403
- ZADWORNÝ M., EISSENSTAT D.M. 2011. Contrasting the morphology, anatomy and fungal colonization of new pioneer and fibrous roots. *New Phytologist*, 190: 213–221. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2010.03598.x
- ZADWORNÝ M., MCCORMACK M.L., ZYTKOWIAK R., KAROLEWSKI P., MUCHA J., OLEKSYN J. 2017. Patterns of structural and defense investments in fine roots of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) across a strong temperature and latitudinal gradient in Europe. *Global Change Biology*, 23: 1218–1231. DOI: 10.1111/gcb.13514

INFLUENCE OF PEAT SUBSTRATE AND INOCULATION WITH ECTOMYCORRHIZAL FUNGI ON THE ROOT SYSTEM OF NORWAY SPRUCE (*PICEA ABIES* [L.] KARST.) SEEDLINGS

SUMMARY

Planting is still a dominating method of reforestation of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) after commercial felling (NILSSON et al. 2010). The development of an effective root system is necessary for seedlings to ensure sufficient nutrient uptake in various conditions (STONE 1955). If sufficient root development does not occur just after planting, seedlings can be exposed to water stress, reducing survival (GROSSNICKLE 2012). Therefore, development of an efficient root system is necessary for trees to ensure sufficient nutrient uptake in various conditions. Hence, trees must acclimate by modifying either the biomass of fine roots or the morphology and physiological activity of nutrient absorbing root tips or both. (LÖHMUS et al. 2006; HAMBERG et al. 2017). The impetus for modifying morphological parameters can be lack of water or some of the basic macroelements, waterlogging associated with lack of soil air or even competitive relationships of trees.

The effect of commercial peat substrates (AgroCS, Gramoflor) and ECM inoculations (Mycorrhiza roots, Mycorrhiza soluble, forest soil, vermiculite, vermiculite inoculum and control) on the root morphology of Norway spruce seedlings was investigated. After the vegetation period the whole undamaged root systems of spruce seedlings were analysed. Randomly, 4 seedlings were collected from each combination of factors within each repetition (144 seedlings in total). Differences in root dry weight, root length, root surface area, root average diameter, root volume, number of root tips, number of root forks, specific root length (SRL), specific root surface area (SRA), root tissue density (RTD), specific tips number per length (STN-L), specific tips number per weight (STN-W) were tested by two-way analysis of variance (ANOVA) in block design. Significance level was 0.05 (Tab. 3). Significant differences were subsequently tested by post-hoc comparison using Tukey's HSD tests.

Chemical analysis of the substrates showed higher dry matter, pH, electrical conductivity, bulk density, Mg, Ca, K, P and lower N, C values in Gramoflor (Tab. 1). Seedlings growing in Gramoflor reached about 82 g cm⁻³ higher RTD and 26% less root volume than seedlings growing in AgroCS (Tab. 4, 5). Seedlings inoculated with vermiculite achieved higher RTD than control and Mycorrhiza roots inoculated by 62 and 68 g cm⁻³, respectively (Tab. 5). The highest root length (44.85 cm) was identified on seedlings inoculated with Mycorrhiza roots grown in AgroCS and the lowest root length (25.44 cm) was identified on seedlings inoculated with forest soil growing in Gramoflor. The number of root tips was found in the range 80–162, with the highest value being observed on seedlings inoculated with vermiculite and the lowest value was observed on control seedlings grown in AgroCS. The number of root forks was the highest (173) on seedlings inoculated with vermiculite grown in Gramoflor and the lowest (85) on control seedlings grown in AgroCS. The highest STN-W (11 618) was identified on seedlings inoculated with Mycorrhiza roots and the lowest (5 109) on control seedlings grown in AgroCS (Fig. 1).

The majority of authors focus on influence of the environmental conditions on the root system quality of trees in forest stands and plantations and only a smaller part of them focuses on the planting stock production. The results showed significant influence of a growth substrate and inoculation and their interaction on the morphological parameters of seedlings roots, so it is necessary to focus on both factors in the production of planting stock.

Zasláno/Received: 05. 03. 2020

Přijato do tisku/Accepted: 04. 05. 2020