

**Univerzita Karlova v Praze**  
**Přírodovědecká fakulta**

Biologie



Markéta Charvátová

***Houby asociované s kořeny dřevin***  
*Fungi associated with tree roots*

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Školitel: RNDr. Mgr. Petr Baldrian, Ph.D.

Praha, 2012

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval/a samostatně a že jsem uvedl/a všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 9.5.2012

Podpis

## **Poděkování**

Především bych ráda poděkovala svému školiteli Petru Baldrianovi, nejen za cenné připomínky a rady při vypracovávání bakalářské práce, ale i za jeho ochotu, čas a trpělivost. Děkuji také celé své rodině a přátelům za všeobecnou podporu.

## Abstrakt

Oproti půdnímu prostředí představují kořeny rostlin místo s podstatně vyšší dostupností živin, zejména díky přísunu uhlíkatých produktů fotosyntézy. Kořeny proto umožňují život řadě mikroorganismů, které tyto látky využívají. Mikroorganismy v kořenech, ale na druhou stranu mohou čelit nedostatku dalších živin, například dusíku a fosforu. Na rozdíl od bakterií dovede řada vláknitých hub transportovat tyto látky z půdy a jejich mycelia se tak vyskytují i v tomto prostředí – typickým příkladem jsou ektomykorrhizní houby, asociované s kořeny stromů. Kořeny stromů produkují exudáty, které se liší svým složením u každého druhu a dokonce se mohou lišit i u každého jedince. To způsobuje vysokou diverzitu hub, asociovaných s kořeny. V půdě jsou také přítomny parazitické a saprotrofní houby. Složení a aktivita mikroorganismů je rozdílná v rhizosféře a ve „volné“ půdě, která není přítomností kořene ovlivněna. Práce poukazuje na odlišnost rhizosféry a „volné“ půdy, význam mykorrhizních hub na fyziologii rostlin a shrnuje druhy hub nalezené na kořenech smrku ztepilého – *Picea abies*.

**Klíčová slova:** houby, mykorrhiza, půda, rhizosféra, smrk ztepilý (*Picea abies*)

## Abstract

In contrast to the bulk soil environment, plant roots represent a habitat with higher nutrient availability due to the supply of photosynthesis-derived C-containing compounds. The roots thus support the life of various microorganisms that use such compounds, but the root-associated microbes in the same time may face a limitation in N and P availability. Unlike bacteria, many filamentous fungi are able to transport these compounds from soil and their mycelia thus typically extend into this environment. Ectomycorrhizal fungi are a typical example of this nutrition strategy. Tree roots produce exudates, that differ in their composition for each species and they can also differ among individuals. It causes a high diversity of root-associated fungi. Soil is also inhabited by parasitic and saprotrophic fungi. Composition and activity of microbial communities in the rhizosphere differ from the bulk soil. This work points at the differences of the rhizosphere and bulk soil, the importance mycorrhizal fungi and it presents an overview of fungal species that have been found on the roots of spruce – *Picea abies*.

**Key words:** fungi, mycorrhiza, soil, rhizosphere, *Picea abies*

## Obsah

1	Úvod.....	6
1.1	Charakteristika půdního prostředí .....	6
1.2	Jehličnatý les a smrk ztepilý ( <i>Picea abies</i> ) .....	7
1.3	Struktura a funkce rostlinného kořene .....	7
2	Mykorrhizní houby.....	8
2.1	Mykorrhizní houby a půdní prostředí .....	9
2.2	Mykorrhizní houby, rostliny a další půdní organismy .....	10
2.3	Základní typy mykorrhizních hub .....	11
3	Ektomykorrhiza .....	13
3.1	Životní cyklus.....	13
3.2	Struktura a funkce ektomykorrhizního kořene.....	14
3.2.1	Některé ze základních funkcí ektomykorrhizního kořene.....	14
3.2.2	Struktura ektomykorrhizního kořene .....	16
4	Specifické podmínky v rhizosféře.....	16
4.1	Rhizosféra a kořenové exudáty .....	16
4.2	Ionty v rhizosféře.....	17
4.3	CO <sub>2</sub> v rhizosféře .....	17
4.4	pH rhizosféry.....	17
4.5	Rhizosféra a „volná půda“ .....	18
5	Houby v kořenech dřevin .....	19
5.1	Mutualistický vztah .....	19
5.2	Saprotrofní houby - dekompozitoři .....	19
5.3	Dřevokazné houby.....	19
6	Houby v rhizosféře smrku ztepilého ( <i>Picea abies</i> ) .....	20
7	Závěr a výhledy do diplomové práce .....	22
8	Přehled použité literatury .....	23
9	Příloha .....	31

# 1 Úvod

Kořeny rostlin představují specifickou niku a život na kořenech má svoji dynamiku. Nově vznikající kořeny jsou postupně kolonizovány mikroorganismy. Živé kořeny mikroorganismům usnadňují přístup k uhlíkatým látkám a odumřelé kořeny představují substrát, který mikroorganismy rozkládají. Přísun živin z kořenů je ovlivněn intenzitou fotosyntézy, která je nejvyšší v letním období, zatímco v zimě ustává. U řady mikroorganismů, zejména hub, byl zjištěn specifický výskyt v půdách s určitým typem vegetace. Je pravděpodobné, že tato selekce je částečně dána přítomností specifických mikroorganismů na kořenech dominantních dřevin v ekosystému, které kolonizují rovněž rhizosféru i další oblasti půdy.

Cílem této práce bylo popsat složení mikrobiálního společenstva na kořenech smrku ztepilého (*Picea abies*) a uvést jejich předpokládaný ekologický význam. Dalším cílem bylo porovnat výskyt a aktivitu mikroorganismů v závislosti na vzdálenosti od kořene, tedy v rhizosféře a „volné“ půdě, která není přítomností kořene ovlivněna.

## 1.1 Charakteristika půdního prostředí

Významnou vlastností půdy je její nehomogenita tj. nerovnoměrnost, heterogenita jejích vlastností v prostoru a čase. Tato nerovnoměrnost určuje rozložení kořenů rostlin a různých půdních organismů, tedy i mykorrhizních hub a zajišťuje udržení vysoké rozmanitosti jejich společenstev (Gryndler et al., 2010, Gryndler et al., 2004). Další charakteristickou vlastností půdy je tvorba půdního profilu – sled na sobě ležících vzájemně odlišných půdních vrstev.

Ve **svrchním horizontu**, nejsvrchnější vrstvě půdního profilu, se obvykle nachází nadložní humus (Gryndler et al., 2004), kde je nejvyšší koncentrace mykorrhizních hub (Priha et al., 1999), obsahuje velké množství organické hmoty a k jeho vzniku výrazně přispívá rozklad rostlinného opadu. Humusové látky jsou v půdě přítomny spolu s dalšími chemicky vázanými látkami, zejména polysacharidy a peptidy. Nejrozšířenějším polysacharidem je celulóza, která se do půdy dostává současně a ligninem v podobě lignocelulosového komplexu.

Pod svrchními, **organickými horizonty** leží **minerální horizonty**, kde je humifikovaná organická hmota zcela promísená s minerálními koloidními látkami a tvoří organo-minerální sorpční komplex. Ještě hlouběji se nacházejí **podpovrchové horizonty**, ovlivňující vodní režim půdy. Právě při snížené propustnosti pro srážkovou vodu, může

docházet k zamokření půdy a k jejímu špatnému provzdušnění, které mnoho mykorrhizních hub nesnáší. Kyslík spotřebovaný respirační v takovém prostředí ubývá a dochází k zvyšování koncentrace CO<sub>2</sub> v půdě a k vytvoření redukčního prostředí. Při redukci se mění rozpustnost minerálních živin a tím jejich dostupnost pro živé organismy.

Při povrchu půdy bývá vysoká hustota kořenů hostitelských rostlin, což koreluje s výskytem mykorrhizních hub (Gryndler et al., 2004).

## 1.2 Jehličnatý les a smrk ztepilý (*Picea abies*)

Jehličnaté lesy nalezneme v podstatě jen na severní polokouli, v subpolárním, mírném a částečně v subtropickém pásu (Kolářová 2009, Courty et al., 2010). Naším nejběžnějším jehličnanem je smrk ztepilý (*Picea abies*), náležející do čeledi borovcovité. Jedná se o vždyzelený jehličnan s mělkou kořenovou soustavou (Kremer 1995). Každý rostlinný jedinec představuje ve skutečnosti komplexní společenstvo, neboť je kolonizován mnoha různými mikroorganismy (Porrás-Alfo et Bayman, 2011). U *Picea abies* tvoří významnou složku právě ektomykorrhizní symbióza (ECM) kořenů s houbami (Courty et al., 2010, Peter et al., 2001).

## 1.3 Struktura a funkce rostlinného kořene

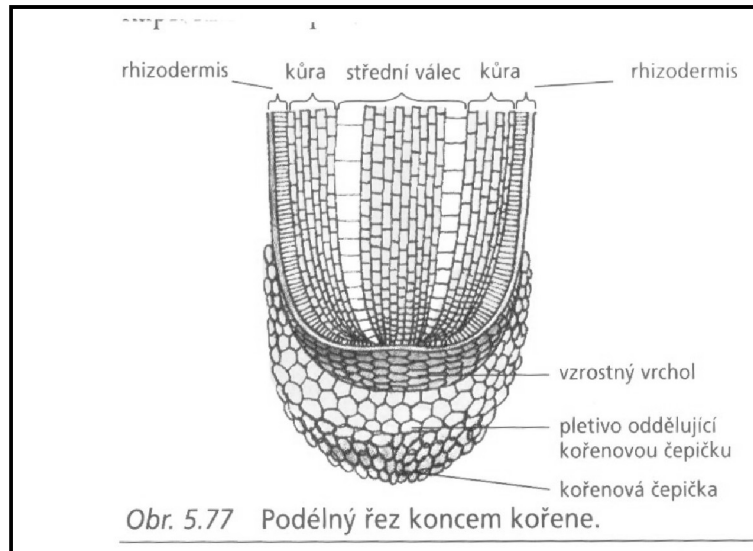
Jedná se obvykle o podzemní orgán, který je vždy nečláňovaný a neolistěný. (Votrubová, 2001). Hlavní funkcí je mechanické upevnění rostliny v substrátu a příjem vody s minerálními látkami z půdy. Je zde také vysoká metabolická aktivita, dochází k syntéze aminokyselin, proteinů a ukládání asimilátů - zásobních látek (Votrubová, 2001, Jankovský, 2007).

Zároveň je do prostředí vylučována celá řada látek převážně fenolické povahy, které plní mimo jiné funkci primární chemické bariéry a vesměs inhibičně ovlivňují mikroorganismy v těsném sousedství kořenů a zabraňují přímému ataku patogenů. Jakékoli narušení funkcí kořenového systému se odrazí ve změně funkční stability celé rostliny, stromu, resp. celého lesního ekosystému (Jankovský, 2007).

Uspořádání kořenového systému je dáno geneticky, typem rostliny. I přesto je utváření kořene podmíněno vnějšími podmínkami. To souvisí s tím, že půda je velmi heterogenní (viz. Charakteristika půdního prostředí) (Votrubová, 2001).

Vnitřní stavba kořene (Obrázek 1) vyplývá z jeho hlavních funkcí. Povrch kořene je kryt pokožkou - rhizodermis. Primární kůra – cortex, je tvořena základními pletivy a skládá

se z několika vrstev. Vnější – exodermis, střední – mezodermis a vnitřní vrstva – endodermis, která ohraničuje stěnu válece a charakteristických ztloustlými buňkami ho odděluje od primární kůry. Pod endodermis se nachází perikambium, v kterém se zakládají adventivní kořeny (Rosypal et al., 2003). Středem



kořene probíhají vodivá pletiva v jejichž středu je dřeň. Za

Obrázek 1 Podélný řez koncem kořene (Rosypal. et al., 2003)

vrcholem kořene, kde již jsou utvořena vodivá pletiva, se zakládají kořenové vlásky (Jelínek et Zicháček, 2003). Vrchol kořene je kryt kořenovou čepičkou (Rosypal et al., 2003), která je pokryta vrstvou vysokomolekulárního slizu, tvořeného z látek rostlinného a mikrobiálního původu. Produkce slizu pozitivně koreluje s rychlostí růstu kořene. V půdě je sliz zpravidla osídlen bakteriemi a jsou zde obsaženy jak organické, tak anorganické částice půdy. Výše popsaná směs gelu, mikroorganismů a částic půdy se označuje termínem mucigel, který se chová jako pravý gel a umožňuje proces difúze. Tato vrstva je pokládána za významnou ve vytváření podmínek pro zachování kontinuity tekuté fáze vody mezi částicemi půdy a povrchem kořene.

Dále je odpovědná za ochranu apikální zóny kořene před vysycháním, za snížení mechanického odporu při prorůstání kořene půdou, kdy v suchých půdách jako reakce na mechanický odpor vzniká více slizu. Má schopnost pozitivně či negativně ovlivňovat příjem iontů. Zajišťuje interakce s částicemi půdy, kontakt mezi kořenem a půdou a způsobuje i agregaci půdy v rhizosféře (Balík et al., 2009).

## 2 Mykorrhizní houby

Jako mykorrhizní se označují ty houby, které žijí v symbiotickém vztahu s cévnatými rostlinami. Pro oba partnery je toto spojení prospěšné a v mnoha případech pro jejich existenci a vývoj nezbytné (Rosypal et al., 2003). Je vysoce pravděpodobné, že mykorrhizní houby měly významnou roli při přechodu rostlin na souš (de Boer et al., 2005). Rostliny totiž musely mimo vodní prostředí čelit omezené dodávce vody a minerálních látek, obtíže mohly



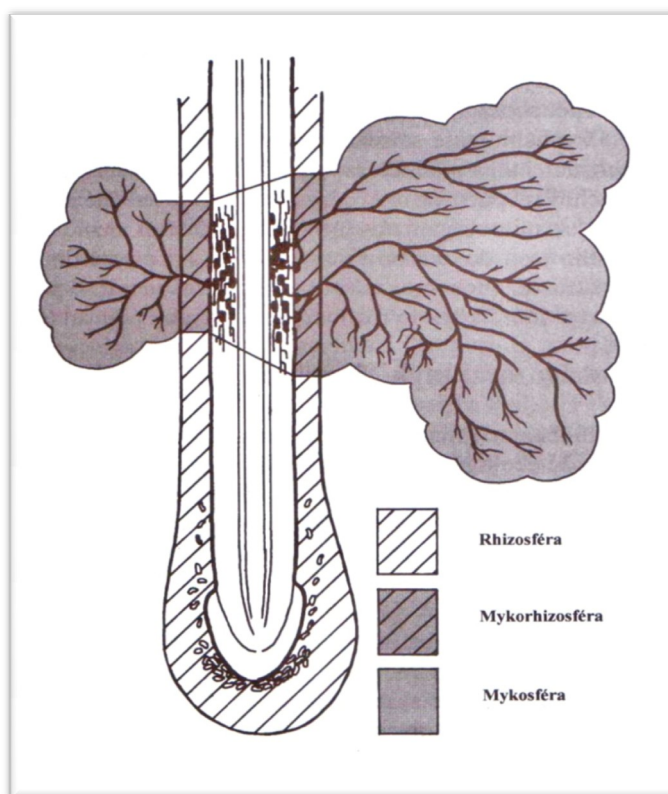
být překonány díky mutualistickému vztahu s houbami (Courty et al., 2010). Pojem mykorrhiza poprvé použil v roce 1885 německý badatel A.B. Frank (Finlay, 2008).

Houby jsou složené z měkkých tkání a jejich fosílie jsou velmi vzácné (Tedersoo et al., 2010). Nicméně nalezené fosílie prvních pozemních rostlin ukázaly, že vláknité houby, podobající se současným příslušníkům oddělení Glomeromycota byly přítomné v tkáních jejich kořene (de Boer et al., 2005).

## 2.1 Mykorrhizní houby a půdní prostředí

Výše zmíněný heterogenní charakter půdy a dále vznik a zánik malých od sebe odlišných nik, je pravděpodobně zodpovědný za vysokou taxonomickou diverzitu půdních organismů (Courty et al., 2010). Lesní půdy ukazují ostrý přechod vertikálních fyzikálně-chemických vlastností a mikrobiálního společenstva (Baldrian, 2009).

Půdní mikroorganismy včetně mykorrhizních hub tvoří s kořeny rostlin ekologicky významný funkční celek, závislý na energii a uhlíkatých látkách, jenž jsou zachycovány rostlinou ve fotosyntéze. Látky přichází do bezprostředního okolí kořene ve formě kořenových exudátů nebo jako produkty autolýzy epidermálních a



Obrázek 2

Půdní struktury v okolí mykorrhizního kořene (Gryndler et al., 2004)

kortexových buněk (Gryndler et al., 2004, Balík et al., 2009). Jedná se o vysokomolekulární nebo nízkomolekulární rozpuštěné látky, uvolněné nebo vylučované kořeny rostlin. Nejdůležitějšími složkami vysokomolekulárních exudátů jsou ektoenzymy a výše zmíněný mucigel. Z nízkomolekulární frakce jsou to organické kyseliny, cukry, fenoly a aminokyseliny včetně fyto sideroforů. Převažují však cukry a organické kyseliny (Balík et al., 2009).

Takto pozměněná půda v blízkosti kořene se nazývá rhizosféra, jedná se o prostor v půdě, který je pod přímým vlivem kořene a obsahuje poměrně velké množství bakterií.

Jestliže je kořen dále kolonizován mykorrhizní houbou, jeho okolí se nazývá mykorrhizosféra a bezprostřední okolí mykorrhizních hyf ekosféra (obrázek 2) (Gryndler et al., 2004).

## 2.2 Mykorrhizní houby, rostliny a další půdní organismy

Ektomykorrhizní houby a jejich přidružené nepatogenní bakterie mohou žít v mutualistickém vztahu s rostlinami, například lesními stromy. Kořenům své hostitelské rostliny houby zajišťují především přísun živin a vody (Courty et al., 2010). Živiny jsou uvolňovány z půdních minerálů, jedná se například o anorganické ionty jako Mg, K, Ca, Fe a P. Jsou uvolňovány především prostřednictvím zvětrávání, k němuž mohou houby přispívat. Tento proces je také považován za zásadní proces pro uvolňování živin, zejména v kyselé půdě chudé na živiny – tedy například v lesní půdě a rhizosféře lesních stromů (Koele et al., 2009).

Prostředí ektomykorrhizosféry, která je specifická pro rozhraní mezi půdou a kořeny, hostí velké a různorodé společenství mikroorganismů. Přítomnost hub podstatným způsobem ovlivňuje složení bakteriální mikroflóry. Ektomykorrhizní houby mají schopnost produkovat řadu antibiotik (Gryndler et al., 2004) a bakterie, které jsou škodlivé pro tyto houby, mohou být potenciálním zdrojem nových antibiotik s léčebnými vlastnostmi (de Boer et al., 2005). Některé z bakterií, přítomné v tomto prostředí usnadňují vznik mykorrhizní symbiózy a jsou proto označovány jako pomocné bakterie (mycorrhiza helper bacteria; Buée et al., 2009).

Mnohé studie prokázaly, že některé rostliny podporují růst rhizobakterií. Jedná se zejména o ty, které spadají do rodu *Bacillus* a *Pseudomonas*. Bakterie se mohou množit nejen na povrchu, ale i uvnitř kořenových tkání a mohou zajišťovat biologickou ochranu tím, že indukují systémovou rezistenci vůči různým patogenům. Dále stimulují růst hostitele dodáváním dusíku ve formě kationtů, zvyšováním příjmu živin a absorpcí vody (Shishido et al., 1999).

Přítomnost prvků vede obvykle k vytvoření složitějšího kořenového systému. Účinky prvků jsou výraznější v případě neexistence mykorrhizy, která je spíše zodpovědná za méně komplexní kořenový systém (Bonkowski et al., 2001). Prvoci mohou ovlivňovat procesy rostlin buď přímo, produkcí hormonů nebo nepřímo, prostřednictvím změny struktury a výkonnosti rhizosféry (Jentschke et al., 1995). Uvažuje se o tzv. mikrobiální smyčce, kdy

mutualismus mezi rostlinou, mykorrhizou, bakteriemi a prvoky se vzájemně doplňuje o rostlinné zdroje (Bonkowski et al., 2001).

### **2.3 Základní typy mykorrhizních hub**

Na základě morfologického charakteru je rozlišováno několik typů mykorrhiz (obrázek 3) (Finlay, 2008).

#### **Endomykorrhizní typ symbiózy**

Symbiotická houba proniká do vnitřního prostoru buněk hostitele a žije v něm, aniž by způsobovala onemocnění (Gryndler, et al., 2004, Porras-Alfo et Bayman, 2011).

#### **Arbuskulární mykorrhizní symbióza**

Jedná se pravděpodobně o nejrozšířenější, nejuniverzálnější a vývojově nejstarší typ. Mezibuněčné a vnitrobuněčné hyfy, kterými houba proniká do primární kořenové soustavy, jsou pro tento typ charakteristické. Uvnitř živých rostlinných buněk vytváří bohatě větvené vnitrobuněčné útvary - arbuskuly. Při průniku hyfy houby do buňky hostitele nedochází k perforaci cytoplasmatické membrány hostitelské buňky. Cytoplasma zůstává oddělena od okolního prostředí a cytoplasmatická membrána se před větvicí se a rostoucí hyfou dále vychlipuje (Finlay, 2008, Gryndler et al., 2004).

#### **Orchideoidní mykorrhizní symbióza**

Tato symbióza se vyskytuje u rostlin řádu *Orchidales* a je charakteristická závití hyf (smotky, pelotony) uvnitř buněk hostitele a jeho dvojí kolonizací. První kolonizace nastává záhy po vyklíčení semene v prvoklíček. Druhá kolonizace probíhá v kořenových pletivech. Kolonizovány jsou buňky kořenové kůry, pokožkou houba pouze proniká. Mezi tímto typem symbiózy a parazitismem je velice úzký přechod (Gryndler et al., 2004). Studie DNA však ukazují, že většina těchto hub je mykorrhizní, což vyvrátilo původní myšlenku, že se může jednat o parazitické houby (Finlay, 2008).

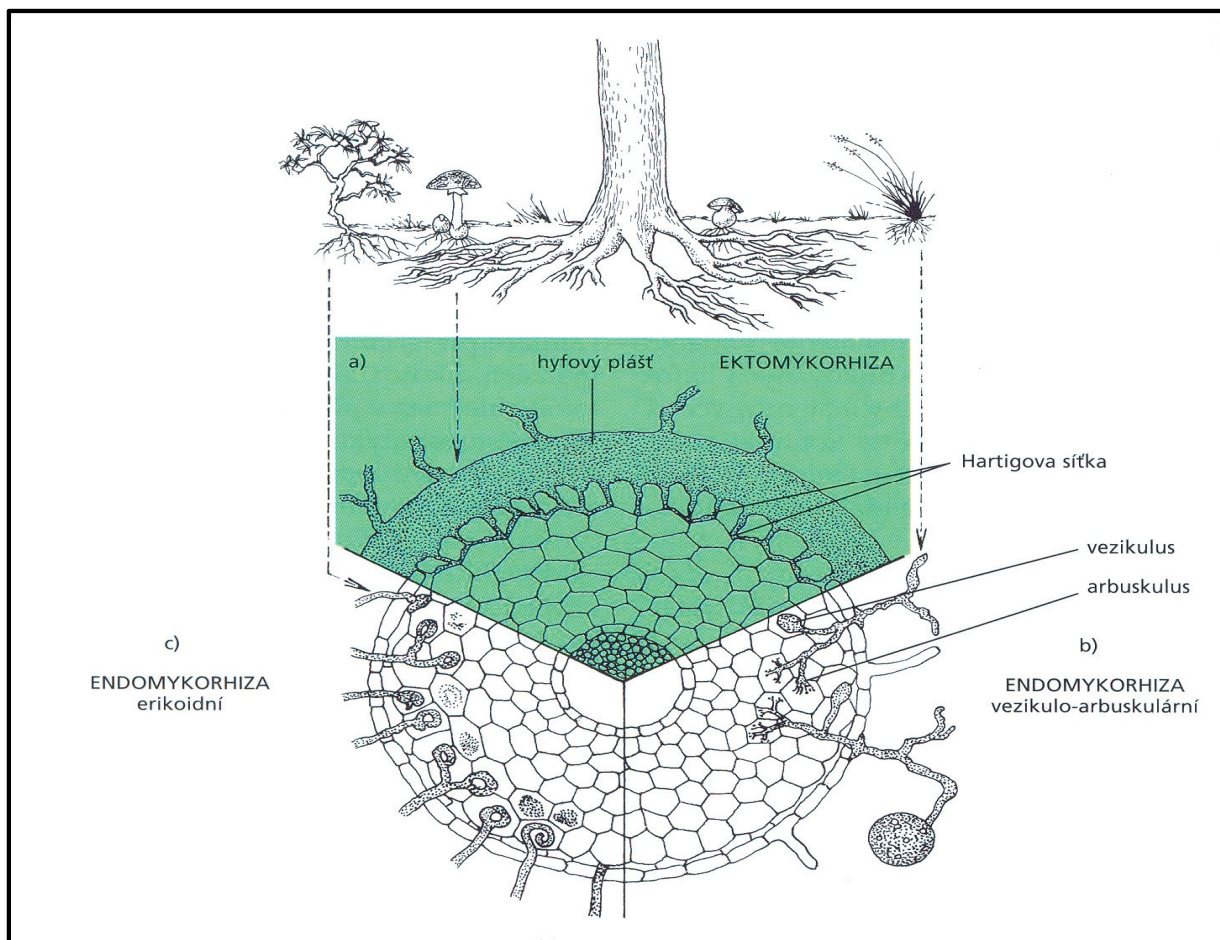
Ve většině typů mykorrhizní symbiosy jsou houby závislé na svém hostiteli, jako autotrofním organismu, zajišťujícím zdroj uhlíku. U orchidejí může být závislost opačná. Hostitelská rostlina může být ze začátku zcela závislá na dodávkách uhlíku a dusíku z hub. Takovéto rostliny jsou označovány jako mykoheterotrofní.

## Erikoidní mykorrhizní symbióza

Pro rostliny řádu *Ericales* je charakteristická právě tato symbióza, vyznačující se smotky (závity hyf) uvnitř buněk hostitele, k penetraci cytoplasmatické membrány však nedochází (Finlay, 2008). Kolonizovány jsou především buňky kořenové pokožky a směrem do hloubky kořenových pletiv hyf rychle ubývá (Gryndler, et al., 2004).

## Ektomykorrhizní typ symbiózy

Houby nepronikají do vnitřního prostoru buněk hostitele (Gryndler et al., 2004). Dochází k prorůstání pouze do mezibuněčných prostor kořenové kůry mezi buňkami rhizodermis a vnější vrstvou primární kořenové kůry. Tyto hyfy jsou označovány jako Hartigova síť. Spleť hyf na povrchu kolonizovaného kořene je označována jako hyfový plášť. Houbou kolonizovaný úsek kořene je často zduřelý a výrazně se tak odlišuje tvarem od kořenů nekolonizovaných. Ektomykorrhizní symbióza je známa výlučně u dřevin. (Gryndler et al., 2004, Finlay, 2008).



Obrázek 3. Morfologie hlavních typů mykorrhiz (Pešková, 2008)

### 3 Ektomykorrhiza

Jedná se o rozšířený typ symbiomy, významný zejména díky tomu, že se vyvíjí u mnoha hospodářsky významných dřevin. ECM symbióza může být zodpovědná za typické morfologické změny kořene hostitele (Marschner, 2012). Symbiózy se může účastnit více než 5000 druhů bazidiomycet a askomycet, avšak pouze zlomek z tohoto počtu lze snadno kultivovat (Read et. Moreno, 2003).

Ektomykorrhizní symbióza se pravděpodobně vyvinula v průběhu posledních 130-180 let hned několikrát, studie naznačují, že nejméně 66x a tomu také odpovídá různorodost zejména biochemických vlastností (Tedersoo et al., 2010, Gryndler et al., 2004). Nejstarší bazidiomycety byly původně saprotrofní a teprve postupně docházelo k symbióze s rostlinami. Je zajímavé, že docházelo i k opačnému procesu (ztrátě symbiotických vlastností), což poukazuje na značnou nestabilitu, jenž je pravděpodobně jednou z charakteristických vlastností (Gryndler et al., 2004).

#### 3.1 Životní cyklus

Na rozdíl od hub, které tvoří arbuskulárními a erikoidní mykorrhizu se většina ECM hub množí sexuálně (Tedersoo et al., 2010). Výsledkem pohlavního procesu jsou spory meiospory. U vřeckovýtrusných hub tyto spory označovány jako askospory, u stopkovýtrusných se jedná o bazidiospory.

Aby vzniklo mycelium je potřeba vyklíčení těchto spor, které v blízkosti kořene hostitelské rostliny mohou následně začít kolonizační proces, kterému předchází signalizace mezi hostitelskou rostlinou a symbiotickou houbou. Látky v exudátech, které byly bezpečně identifikovány jsou pouze dvě, jedná se o kyselinu abietovou a flavonol rutin. Následná kolonizace kořene symbiotickou houbou je provázána hlubokými změnami hormonální rovnováhy rostlinných pletiv. Ektomykorrhizní houby produkují rostlinné hormony auxiny (indolyl-3-octovou kyselinu, IAA), cytokiny, kyselinu abscisovou a etylen. Vlivem změny hormonální rovnováhy kořenového systému se začínají rozvíjet krátké postranní kořeny a odlišný metabolismus vede ke změně funkce obranného mechanismu kořene a ten vede k vyváženému vztahu mezi oběma partnery. Některé metabolity produkované ektomykorrhizními houbami navíc účinně tlumí obrannou reakci rostliny. Bylo prokázáno, že hostitelské buňky mohou samy štěpit polysacharidické elicitory pocházející od mykorrhizních hub a tím vlastně mírnit spouštění vlastní obranné reakce vůči těmto houbám.

Při adhezi hyf na povrch kořene se uplatňují fibrilární struktury – fimbrie.

Hyfy napadají a prorůstají kořenovou špičkou, která je jimi rozrušena. Vzniká zárodek hyfového pláště, který se dále šíří po povrchu kořene. Při vzniku hyfového pláště dochází k vylučování polysacharidových fibril symbiotickou houbou, jak bylo pozorováno na příkladu *Laccaria laccata* v přítomnosti kořene smrku (*Picea abies*). Tyto fibrily umožňují adhezi hyf na povrch kořene, jejich tvorba



Obrázek 4

ECM – kořenový systém (Marschner, 2012)

může být zablokována inhibitory transportu auxinů, kyselinou 2,3,5-trijodbenzenovou (TIBA). V přítomnosti TIBA ektomykorrhiza nevznikne, je zablokovaný transport houbou produkované auxinové látky IAA do kořene, který tak nedostane informaci o přítomnosti houby a nevzniká signál spouštějící u houby tvorbu zmíněných fibril.

Kompaktní hyfový plášť ECM kořenového systému (obrázek 4) představuje mechanickou bariéru bránící pronikání případných patogenních organismů. Při formování Hartigovy sítě se vlivem enzymů produkovaných houbou rozpouští střední lamela buněčných stěn v kořenové kůře a její buňky jsou mechanickým tlakem mykorrhizní houby od sebe oddalovány. V některých případech pozorujeme, že hyfy symbiotické houby pronikají i dovnitř buněk kořenové kůry hostitele. V takovém případě hovoříme o ektendomykorrhize, u níž rostlina dokáže lyzovat vnitrobuněčné hyfy. Pokud hostitel nedokáže vnitrobuněčné hyfy lyzovat nebo pokud nemá ze symbiózy prospěch, pak takový útvar označujeme jako pseudomykorrhiza.

Životní cyklus houby se uzavírá fruktifikací, tvorbou plodnic. Samotná plodnice je jen částí organismu houby, jehož hlavní část se v půdě nachází v podobě jemných hyf a jejich rhizomorf. Fruktifikace je dosud málo probádaným jevem, zejména pokud se týče mechanismů, které se uplatňují při jejím spouštění (Gryndler et al., 2004).

## 3.2 Struktura a funkce ektomykorrhizního kořene

### 3.2.1 Některé ze základních funkcí ektomykorrhizního kořene

Mikroorganismy jsou nezbytné pro tvorbu a biogenezi půdy, udržování úrodnosti a struktury a biogeochemických procesů, koloběh látek a ekosystémové funkce, které jsou nezbytné pro růst rostlin (Baldrian et Lindahl, 2011). V příjmu živin, v přenosové kapacitě

a celkové schopnosti podporovat růst hostitelské rostliny se mykorrhizní houby mezi sebou liší jak kvantitativně tak kvalitativně (Agerer, 2001). Bylo zjištěno, že stupeň funkční specifčnosti v mykorrhize je vyšší než se dosud očekávalo (Finlay, 2008).

Hlavní funkcí mycelia ECM hub je transport látek z organických komplexů a translokace vody (Anderson et al., 2007). Některé druhy mají také zvětrávací potenciál, čímž umožňují přístup k nerozpustným minerálním látkám. Houby hostitelské rostlině dodávají rozpuštěné, organicky vázané živiny, zejména N, P a stopové prvky (Courty et al., 2010, Tedersoo et al., 2010, Stavros et al., 2012). ECM houby jsou heterotrofní a jsou obvykle považovány za zcela závislé na dodávkách C od svých hostitelských rostlin (Baldrian 2009), nicméně pro svůj růst, energetiku a buněčnou syntézu mohou získávat C nejen z fotosyntetizujícího stromu, ale také z půdy pomocí enzymatického rozkladu organické hmoty (Courty et al., 2010, Finlay 2008). Autolytické procesy v ECM nebo přímo atakování hostitelské tkáně využívají houby k úniku z umírajícího kořene. To umožní hledání nového hostitele. Schopnost ECM hub produkovat ligninolytické enzymy a celulázy je poměrně slabá v porovnání se saprotrofních bazidiomycety. Skutečná role enzymů rozkládajících celulózu není stále zcela známá (Baldrian 2009).

Houby jsou schopné akumulovat těžké kovy, to je známo již desítky let a zvyšují toleranci vůči těžkým kovům jako Pb, Ni, Zn, As a Cd (Marschner, 2012, Gabriel et al., 1997). Těžké kovy nabízí silný selekční tlak, který může vést k vývoji nebo komunitnímu posunu směrem k více specializovaným houbovým genotypům (Pirttila et al., 2011). Klíčová role akumulace byla přiřazena polysacharidům buněčné stěny, na cystein bohatých proteinů a pigmentů, jako je melanin. Houby kovy akumulují a chrání tak hostitelskou rostlinu. Akumulace toxických prvků koreluje s koncentrací kovů v půdě. Tímto způsobem může docházet k zařazení kovů do potravinového řetězce (Gabriel et al., 1997). Existuje také fyzická bariéra v podobě houbového pláště, celkové houbové biomasy, včetně spor, extramatrikálního podhoubí a mrtvé biomasy (Pirttila et al., 2011). Mykorrhizní rostliny jsou tak často odolnější vůči přítomnosti těžkých kovů v půdě než rostliny nemykorrhizní. Mezi další funkce hub patří například ochrana před patogeny, herbivory a dalším stresem způsobeným chemikáliemi.

V přirozených podmínkách je ECM symbióza prospěšná oběma partnerům. Rovnováha může být narušena při umělých podmínkách, kdy je nepřirozeně zvýšená koncentrace živin v půdě, které umožňují jednomu či druhému partnerovi stát se dominantním (Tedersoo et al., 2010).



### 3.2.2 Struktura ektomykorrhizního kořene

Plášť ECM (znázorněn na obrázku 3 a také na obrázku 4) nemá velkou kontaktní plochu s půdou, aby hyfy výrazně zvyšovaly absorpční plochu, tedy objem využívané půdy (Agerer 2001, Finlay. 2008). Podhoubí je však svou strukturou (tenká, dlouhá vlákna) vhodné pro trojrozměrný průzkum půdního podkladu (Courty et al., 2010).

## 4 Specifické podmínky v rhizosféře

Pojem rhizosféra představuje tenkou vrstvu přiléhající ke kořenům rostlin a je klíčovým zdrojem pro ukládání organických a minerálních látek (Balík et al., 2009). V rámci kontinua rhizosféra vytváří přechodové pásmo mezi „volnou půdou“ a povrchem kořene (Buée et al., 2009). Dochází v ní k vzájemnému působení mezi rostlinou a mikroorganismy. Je zde tedy obrovský komplex dílčích reakcí, komunikace probíhá v obou směrech. Rostlina je schopná aktivně ovlivňovat složení půdy ve svém blízkém okolí. V oblasti radiální a podélné ose kořene na úrovni rhizosféry jsou charakteristické gradienty koncentrací látek a dalších fyzikálních veličin (Balík et al., 2009).

### 4.1 Rhizosféra a kořenové exudáty

V kořenech je v průměru alokováno 30-60 % z čisté produkce fotosyntézy a z tohoto množství je značná část uvolňována ve formě organických sloučenin a oxidu uhličitého do rhizosféry (Balík et al., 2009). Houba získává až 50 % asimilovaného uhlíku, vzhledem k takovéto vysoké poptávce po sacharidech dochází k efektivnější fotosyntéze. Aby se zabránilo parazitismu, rostlina je schopna kontrolovat tok sacharidů do houby (Nehls et al., 2010). Uvolňování uhlíku kořeny může být také nazýváno rhizodepozice (Balík et al., 2009). Uvolněný organický uhlík tvoří, řídí a udržuje rhizosféru a kontinuum mikrobiálních populací, pro které vytváří životní prostředí (Buée et al., 2009).

Čistá produkce fotosyntézy je vyšší za přítomnosti mikroorganismů. To však není způsobeno zvýšením toku exudátů, nýbrž snížením množství částí nízkomolekulární frakce kořenových exudátů, která se zpětně absorbuje kořeny. To alespoň dokazují některé pokusy (Balík et al., 2009).



## 4.2 Ionty v rhizosféře

Koncentrace určitého iontu v rhizosféře může být nižší, vyšší nebo stejná jako je ve volné půdě, a to v závislosti na koncentraci půdního roztoku volné půdy, dále rychlosti pohybu iontu k povrchu kořene a rychlosti příjmu iontu kořenem samotným. U některých makroelementů (např. P, K), kde je jejich obsah v půdním roztoku nízký, vzhledem k jejich vysokému odběru rostlinami platí, že v těsné blízkosti kořenů je koncentrace zpravidla nižší než v zóně mimo rhizosféru (Balík et al., 2009).

## 4.3 CO<sub>2</sub> v rhizosféře

Respirace kořenů a mikrobiální biomasy je významným zdrojem CO<sub>2</sub> v půdě, který významně ovlivňuje pH půdy. Koncentrace CO<sub>2</sub> v půdním vzduchu je 30 – 100 krát větší než v atmosféře. V důsledku respirace půdních mikroorganismů a kořenů rostlin nemáme přesné údaje o koncentraci CO<sub>2</sub> v rhizosféře. Většina údajů je věnována plynné půdní fázi mimo rhizosféru. S vývojem technického vybavení pro měření lze předpokládat zpřesňování údajů o produkci a koncentraci CO<sub>2</sub> v rhizosféře (Balík et al., 2009).

## 4.4 pH rhizosféry

Nejdůležitějšími činiteli indukující změny pH rhizosféry jsou nerovnováha v rychlostech iontové výměny a tomu odpovídající rozdíly ve výsledném uvolněném množství H<sup>+</sup> a HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>, resp. OH<sup>-</sup>, a vylučování organických kyselin. Je to především CO<sub>2</sub> rozpuštěný v půdním roztoku [H<sup>+</sup> a (HCO<sub>3</sub>)<sup>-</sup>], který ovlivňuje pH rhizosféry, poněvadž mobilita jak H<sup>+</sup>, tak (HCO<sub>3</sub>)<sup>-</sup> v půdním roztoku je relativně nízká. V provzdušněných půdách CO<sub>2</sub> sám o sobě hraje jen malou úlohu v ovlivňování pH rhizosféry, vzhledem k tomu, že rychle difunduje od kořenů rostlin.

Forma dodání dusíku rostlinám má významnější vliv na rychlost příjmu iontů, a tím také na pH rhizosféry. Amonný iont je obvykle přijímán rostlinou daleko lépe než nitrátový, dochází k acidifikaci rhizosféry i přes přítomnost vyšších koncentrací nitrátů, zejména při vysokém obsahu půdní vody, který také současně umožňuje difúzi iontů (NH<sub>4</sub>)<sup>+</sup>.

Na kyselých půdách zvýšení hodnoty pH způsobené přidáním dusičnanů zvyšuje příjem fosforu, pravděpodobně výměnou (HCO<sub>3</sub>)<sup>-</sup> za fosfáty adsorbované na oxidech železa a hliníku. Bylo zjištěno, že snížení obsahu fosforu v rhizosféře a vzestup hodnoty pH rhizosféry spolu úzce souvisí.

Na příkladu smrku ztepilého (*Picea abies*) pěstovaného v kyselých půdách bylo ukázáno, že pH v oblasti kořenové špičky je vyšší a v subapikální oblasti nižší, a to bez

ohledu na formu dusíku v půdním roztoku (Balík et al., 2009). Snížení koncentrací živin kationtů a dusičnanů v půdního roztoku rhizosféry výrazně snižuje pH (Wang et al., 2001). Výroba protonů je jedním z hlavních mechanismů odpovědných za minerální zvětrávání (Calvaruso et al., 2010). Pufrační kapacita záleží především na původním pH volné půdy a na obsahu organických částic. (Balík et al., 2009).

#### **4.5 Rhizosféra a „volná půda“**

Rhizosférní podmínky, které jsou způsobovány změnami vlivem rostoucího kořene a dalších dějů, které jeho růst doprovází, jsou důležité pro udržení mikrobiální komunity. Liší se od „volné půdy“ a zde je pozorován vliv rhizosféry („rhizosphere effect“; Buée et al., 2009). Procesy v rhizosféře, jako je produkce a uvolnění organických kyselin, obsažených v exudátech, přispívají k rozdílům ve vlastnostech mezi rhizosférou (R) a „volnou“ (nonrhizosphere- NR) půdou. Vyšší koncentrace organických kyselin byly pozorovány v oblasti R půdách než v NR půdách, s převahou mastných kyselin, které tedy převažovaly v obou typech (Tuason et Arocena, 2009, Balík et al., 2009).

Protože činnost mikroorganismů je v půdě omezena především uhlíkem, tak hustota a aktivita mikroorganismů v rhizosféře může být až o několik řádů vyšší v porovnání s „volnou“ půdou. Relativní nárůst počtu mikroorganismů je vyjádřena jako R / S poměr, kdy R vyjadřuje množství mikroorganismů na gram v rhizosféře a S vyjadřuje jejich množství ve volné půdě. (Marschner 2012).

Vyšší mikrobiální aktivitu v rhizosféře potvrzuje fakt, že množství exudátů a enzymatická aktivita se snižuje s rostoucí vzdáleností od povrchu kořene. Jedním z enzymů, které houby produkují je alkalická fosfatasa, jež hydrolyzuje fosfor z organických vazeb. Její aktivita byla vyšší v rhizosféře než v okolní – „volné“ půdě. (Balík et al., 2009).

V rhizosféře se vyskytují také bakterie, především G-negativní bakterie. Je jich o jeden až dva řády více než ve volné půdě. Jedná se především o r-stratégy, kterým se daří především v místech s dobrou dostupností živin. To vede k předpokladu, že v rhizosféře převládají oportunní druhy, které zde mají k dispozici velké množství živin. To je zásadní rozdíl od volné půdy. V současné době je obecně uznáváno, že r-stratégové a K-stratégové dominují v rhizosféře, ale jsou prostorově oddělení. K-stratégové se vyskytují ve starších kořenových částech, kde živiny jsou již vyčerpány (Buée et al., 2009).

Hodnoty pH rhizosféry se mohou lišit od hodnot pH volné půdy až o 2 jednotky a to v závislosti na vlastnostech rostliny a půdy, charakteristická je nižší hodnota pH v rhizosféře.

Je zde také zvýšený obsah CO<sub>2</sub> (Balík et al., 2009). To dokazují naměřené hodnoty pH v rhizosféře smrku, které jsou výrazně nižší než v hromadné půdě (Wang et al., 2001).

Rhizosféra je velmi složité prostředí, kde téměř každá změna vyvolává komplex řetězových reakcí mezi půdou, kořeny rostlin a půdními mikroorganismy. Proto je velmi těžké zobecnění jednotlivých procesů (Balík et al., 2009). Například i sezónní vliv má velký význam na dynamiku výměny živin především v kyselých půdách, kde se živiny mohou stát limitujícími pro růst stromů. Je zajímavé, že v období mezi listopadem a únorem (v porovnání s obdobím květen a srpen) bylo zaznamenáno drastické snížení výměny základních kationtů ve volné půdě smrkových porostů (Collignon et al., 2011).

## **5 Houby v kořenech dřevin**

### **5.1 Mutualistický vztah**

Mnoho druhů dřevin v lesních stanovištích po celém světě se spoléhá na mutualistické a především ECM houby, které plní jejich nutriční požadavky (Anderson et al., 2007) na oplátku houby získávají určitou část sacharidů, jedná se tedy o mutualistický vztah (Courty et al., 2010).

### **5.2 Saprotrofní houby - dekompozitoři**

Saprotrofní houby získávají výživu z odumřelých organismů (Rosypal et al., 2003). U saprotrofní houby *Phlebiopsis gigantea* bylo pozorováno, že proniká do epidermálních buněk, ale nedochází k narušení cévních svazků. Ze strany hostitele došlo k reakci, vznik reakčních zón a zatažení plasmalemy kortikálních buněk. Nicméně nedochází ke vzniku hniloby. Zásadní rozdíl od parazitických hub (Asiegbu et al., 1996). Saprotrofické houby mohou být zapojeny do degradace jednoduchých kořenových výměšků a složitějších sloučenin z kořenových buněk. Jimi produkované extracelulární hydrolytické enzymy mohou být zapojovány do degradace kořenových výměšků a mrtvých kořenových buněk (Buée et al., 2009).

### **5.3 Dřevokazné houby**

Spadají pod nejškodlivější organismy, které nerozkládají pouze dřevo, ale mohou také infikovat kořeny a tím způsobit odumírání stromů. Šíření dřevokazných hub je podporováno především třemi hlavními negativními predispozičními faktory: suchými periodami, poškozováním stromů při těžbě a dále zvěří (Pešková, 2008). Příčinu zvýšené frekvence poškození smrkových porostů tak nelze hledat v patogenitě či virulenci houbového patogena,

jako spíše v predispozici hostitele, která je dána především nedostatkem vody, zvýšenou frekvencí letních přísušků a následným poškozením kořenů (Jankovský, 2007).

Houby mohou pronikat do rostlinných pletiv vzniklým poraněním nebo i jinými cestami. Nejzávažnější původci kořenových hnilob jsou však druhy, které napadají zdravé stromy. Ty jsou označovány jako primární parazité (Pešková, 2008). K těmto dřevokazným houbám, které napadají především smrk jsou řazeny václavky *Armillaria* spp. a kořenovník vrstevnatý (*Heterobasidion annosum*). Tyto houby infikují především kořenový systém stromu. Zatímco kořenovník je takřka výlučně vázán na jehličnany, hostitelské spektrum václavek je nesrovnatelně rozsáhlejší.

Nejčastějšími hostiteli jsou však rostliny s druhotným tloušťnutím stonku a především dřeviny. Primárně infikuje rovněž kořenový systém jedle bělokoré, dubu zimního, buku lesního a dalších dřevin. Nikdy však není poškození těchto dřevin tak významné jako v případě smrku, který je často pěstován na okraji svého ekologického optima. Ze sekundárně parazitických dřevokazných hub, které napadají rostliny výrazně poraněné je původcem hnědé hniloby kořenů a bazální části jehličnanů hnědák Schweinitzův (*Phaeolus schweinitzii*; Jankovský, 2007).

## **6 Houby v rhizosféře smrku ztepilého (*Picea abies*)**

Po roce 1990 umožnil revoluční vývoj molekulárních nástrojů pro analýzu mikroorganismů velký pokrok při identifikaci ECM hub. Mnoho rodů ECM a dalších hub bylo objeveno až na základě porovnání sekvencí DNA kořenových špiček a plodnic. Plodnice mohou sloužit jako indikátory struktury společenstva (Tedersoo et al., 2010, Anderson et al., 2007), avšak řada ECM hub trvalé a nápadné plodnice nevytváří. V uplynulém desetiletí, bylo pro identifikaci mykorrhizních hub využity především PCR molekulární metody a sekvenování DNA (Buée et al., 2009). Přehled hub, asociovaných s kořeny smrku a údaje o jejich ekologii z dostupné literatury jsou shrnuty v tabulce, uvedené v příloze této práce.

Úspěch interakce smrku s ektomykorrhizními houbami se odráží v dominanci lesních ekosystémů v severní polokouli. Mají jednak hospodářský význam v produkci dřeva a dále jsou tyto ekosystémy nezbytné pro snižování antropogenních emisí CO<sup>2</sup> (Nehls et al., 2010). Z tabulky uvedené v příloze vyplývá, že druhová rozmanitost ECM hub, asociovaných s kořeny smrku *Picea abies* je vysoká. Je však nedostatek vhodných metod, které dávají pouze omezené studie ohledně funkční struktury, roli v ekosystému a biochemických

vlastností. Pravděpodobně právě funkční rozmanitost je klíčem k pochopení rolí hub v ekologických procesech půdy (Courty et al., 2010).

Tabulka v příloze obsahuje celkem 233 druhů hub asociovaných s kořeny smrku. K druhově nejpočetnějším patří rody *Cortinarius* a *Russula*. K dalším významným rodům patří *Lactarius*, *Laccaria*, *Inocybe*, *Amanita*, *Piceirhiza* a *Piloderma*. Jedná se o ektomykorrhizní druhy, které představují 86% druhů hub, nalezených na kořenech smrku. Byly však nalezeny i rody, u nichž některé druhy mají i saprotrofní vlastnosti - *Tricholoma* (*T. matsutake*) a *Hygrophorus* (*H. aurantiaca*). Nalezený rod *Mycena*, je čistě saprotrofní. Zastoupení těchto dekompozitorů je až 12%, parazitické houby zahrnují pouhá 2%.

## 7 Závěr a výhledy do diplomové práce

V rhizosféře *Picea abies* byly detekovány především ECM symbiotické druhy hub. Dosavadní výzkum byl tedy pravděpodobně doposud zaměřen tímto směrem. Informace ohledně diverzity a specifické funkce saprotrofních hub zůstávají nedostatečně prozkoumány. Abychom získali ucelený pohled na půdu a půdní procesy v ní, je potřeba do výzkumu zahrnout veškeré mikroorganismy a organismy v půdě.

Právě svou diplomovou prací, která se bude týkat saprotrofních hub bych ráda přispěla k tomuto celkovému pohledu. Ve své diplomové práci se hodlám zabývat popisem společenstva mikroorganismů v živých ektomykorrhizních a nemykorrhizních kořenech a v odumřelých kořenech smrku *Picea abies*, v rhizosféře a také „volné“ půdě. Popis proběhne na základě izolace DNA a její analýzy v letním a zimním období, které se liší dostupností živin. Mikroorganismy asociované s kořeny jednotlivých typů budou izolovány v čistých kulturách, jejich genetický potenciál bude testován na základě detekce genů pro enzymy, rozkládající organickou hmotu a u kultur budou studovány schopnosti rozkladu organických látek a produkce příslušných enzymů. Bude sledována změna společenstva mikroorganismů, způsobená odumřením kořene a rozklad biomasy kořene.

## 8 Přehled použité literatury

- Agerer R. (1991): Studies on ectomycorrhizae. 34. Mycorrhizae of *Gomphidius glutinosus* and of *G.roseus* with some remark on *Gomphidiaceae* (basidiomycetes) - NOVA HEDWIGIA 53,127-170.
- Agerer R. (1993): Ectomycorrhizae of *Hydnellum peckii* on Norway spruce and their chlamydospores - MYCOLOGIA 85, 74-83.
- Agerer R. (2001): Exploration types of ectomycorrhizae. A proposal to classify ectomycorrhizal mycelial systems according to their patterns of differentiation and putative ecological importance - Springer-Verlag 11, 107-114.
- Agerer, R., Klostermeyer, D., Steglich W. (1995): *Piceirhiza nigra*, an ectomycorrhiza on *Picea abies* formed by a species of Thelephoraceae - NEW PHYTOLOGIST: 131, 377-380.
- Agerer R., Kraigher H., Javornik, B. (1996): Identification of ectomycorrhizae of *Hydnum rufescens* on Norway spruce and the variability of the ITS region of *H.rufescens* and *H-repandum* (Basidiomycetes) - NOVA HEDWIGIA 63, 183-194.
- Ahlich K., Sieber, TN. (1996): The profusion of dark septate endophytic fungi in non-ectomycorrhizal fine roots of forest trees and shrubs - NEW PHYTOLOGIST 132, 259-270.
- Anderson I.C. et John W.G. Carney. (2007): Ectomycorrhizal fungi: exploring the mycelial frontier - FEMS MICROBIOLOGY REVIEWS 31, 388-406.
- Arocena JM., Gottlein A., Raidl S. (2004): Spatial changes of soil solution and mineral composition in the rhizosphere of Norway-spruce seedlings colonized by *Piloderma croceum* – JOURNAL OF PLANT NUTRITION AND SOIL SCIENCE-ZEITSCHRIFT FUR FLANZENERNAHRUNG UND BODENKUNDE 167, 479-486.
- Asiegbu FO, Daniel G., Johansson M. (1996): Cellular interaction between the saprotroph *Phlebiopsis gigantea* and non-suberized roots of *Picea abies* - MYCOLOGICAL RESEARCH 100, 409-417.
- Bahnweg G., Moller EM., Anegg S., Langebartels C., Wienhaus O., Sandermann H. (2002): Detection of *Heterobasidion annosum* s. l. [(Fr.) Bref.] in Norway spruce by polymerase chain reaction - JOURNAL OF PHYTOPATHOLOGY 150, 382-389.
- Baier R., Ingenhaag J., Blaschke H., Gottlein A., Agerer R. (2006): Vertical distribution of an ectomycorrhizal community in upper soil horizons of a young Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) stand of the Bavarian Limestone Alps - MYCORRHIZA 16, 197-206.
- Baldrian P. (2009): Ectomycorrhizal fungi and their enzymes in soils: is there enough evidence for their role as facultative soil saprotrophs – OECOLOGIA 16, 657-660.

- Baldrian P., Lindahl B. (2011): Decomposition in forest ecosystems: after decades of research still novel findings - FUNGAL ECOLOGY 4, 359-361.
- Baldrian, P. (2011): Ecology and metagenomics of soil microorganisms - FEMS MICROBIOL ECOL 78, 1–2.
- Balík J. (2009): Význam rhizosféry v životním prostředí - VĚDECKÝ VÝBOR FYTOSANITÁRNÍ A ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ
- Bonkowski M; Jentschke G; Scheu S. (2001): Contrasting effects of microbial partners in the rhizosphere: interactions between Norway Spruce seedlings (*Picea abies* Karst.), mycorrhiza (*Paxillus involutus* (Batsch) Fr.) and naked amoebae (protozoa) - APPLIED SOIL ECOLOGY 18, 193-204.
- BRUNNER, I. (1993): Production of ectomycorrhizal *Picea abies* — *Hebeloma crustuliniforme* seedlings for ecological studies: Effects of synthesis techniques on the morphology of the symbiosis - WATER AIR AND SOIL POLLUTION 68, 231-240.
- Brunner I. (1991): Comparative – studies on ectomycorrhizae synthesized with variol in vitro techniques using *Picea abies* and 2 *Hebeloma* species - TREES-STRUCTURE AND FUNCTION 5, 90-94.
- Buée M., De Boer W., Martin F., van Overbeek L., Jurkevitch E. (2009.): The rhizosphere zoo: An overview of plant-associated communities of microorganisms, including phages, bacteria, archaea, and fungi, and of some of their structuring factors - PLANT AND SOIL 321, 189–212.
- Calvaruso Ch., Turpault, M.P., Leclerc E., Ranger J., Garbaye J., Uroz S.; Frey-Klett P. (2010): Influence of Forest Trees on the Distribution of Mineral Weathering-Associated Bacterial Communities of the *Scleroderma citrinum* Mycorrhizosphere - APPLIED AND ENVIRONMENTAL MICROBIOLOGY 76, 4780-4787.
- Collignon, Ch., Calvaruso, Ch., Turpault, M.P. (2011): Temporal dynamics of exchangeable K, Ca and Mg in acidic bulk soil and rhizosphere under Norway spruce (*Picea abies* Karst.) and beech (*Fagus sylvatica* L.) stands - PLANT AND SOIL 349, 355-366.
- Courty, P.E., Buée M., Diedhiou, A.G., Frey-Klett, P., 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 42, 679-698.
- Dahne, J., Klingelhofer, D., Ott, M., Rothe, G.M. (1995): Liming induced stimulation of the amino-acid-metabolism in mycorrhizal roots of Norway spruce (*Picea abies* [L] Karst) - PLANT AND SOIL 173, 67-77.
- Danell, E., Fries, N., (1990): Methods for isolation of *Cantharellus* species and the synthesis of ectomycorrhizae with *Picea abies* - MYCOTAXON 38, 141-148.



- de Boer, W., Folman, LB., Summerbell, RC., Boddy, L. (2005): Living in a fungal world: impact of fungi on soil bacterial niche development - FEMS MICROBIOLOGY REVIEWS 29, 795 – 811.
- di Marino, E., Urmas, K., Reinhard, A. (2007): The ectomycorrhizae of *Pseudotomentella humicola* on *Picea abies* - NOVA HEDWIGIA 84, 429-440.
- Erland, S. (1995): Abundance of *Tylospora fibrillosa* ectomycorrhizas in a South Swedish spruce forest measured by RFLP analysis of the per-amplified rDNA region – MYCOLOGICAL RESEARCH:99, 1425-1428.
- Erland, S., Jonsson, T., Mahmood, S., Finlay, RD. (1999): Below-ground ectomycorrhizal community structure in two *Picea abies* forests in southern Sweden - SCANDINAVIAN JOURNAL OF FOREST RESEARCH 14, 209-217.
- Ferrisa, R., Peacea, JA., Newton, CA. (2000): Macrofungal communities of lowland Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karsten.) plantations in England: relationships with site factors and stand structure - FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT 131, 255-267.
- Finlay, R.D., (2008): Ecological aspects of mycorrhizal symbiosis: with special emphasis on the functional diversity of interactions involving the extraradical mycelium - JOURNAL OF EXPERIMENTAL BOTANY 59, 1115-1126.
- Gabriel, J., Baldrian, P., Rychlovský, P., Krenzelok, M. (1997): Heavy Metal Content in Wood-Decaying Fungi Collected in Prague and in the National Park Šumava in the Czech Republic - BULLETIN OF ENVIRONMENTAL CONTAMINATION AND TOXICOLOGY 59, 595-602.
- Geric, B., Rupnik, M., Kraigher, H. (2000): Isolation and identification of mycorrhization helper bacteria in Norway spruce, *Picea abies* (L.) Karst. - PHYTON-ANNALES REI BOTANICAE 40, 65-70.
- Gramss, G. (1983): Exymination of low pathogenicity isolates of *Armillaria mellea* from natural stands of *Picea abies* in middle - EUROPEAN JOURNAL OF FOREST PATHOLOGY 13, 142-151
- Gryndler, M., Baláž, M., Hršelová, H., Jansa, J., Vosátka, M. (2004): Mykorhizní symbióza – O soužití hub s kořeny rostlin.
- Gryndler, M., Soukupová, L., Gryndlerová, H., Baldrian, P., Hršelová, H. (2010): Local Distribution of Ectomycorrhizae-Associated Basidiomycetes in Forest Soil Correlates with the Degree of Soil Organic Matter Humification and Available Electrolytes - FOLIA MICROBIOLOGICA 55, 454–460.
- Hedh, J., Johansson, T., Tunlid, A., (2009): Variation in host specificity and gene content in strains from genetically isolated lineages of the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus* s. lat. MYCORRHIZA 19, 549-558.

- Heinonsalo, J., Jorgensen, K.S., Sen, R. (2001): Microcosm-based analyses of Scots pine seedling growth, ectomycorrhizal fungal community structure and bacterial carbon utilization profiles in boreal forest humus and underlying illuvial - FEMS MICROBIOLOGY ECOLOGY 36, 73-84.
- Holmer, L., Stenlid, J. (1991): Population structure and mating system in *Marasmius androsaceus* fr. - NEW PHYTOLOGIST 119, 307-314.
- Ivanov, D.M. (2005): Mycobionts of ectomycorrhizal rootlets of *Picea abies* in bilberry spruce forest (Leningrad Region). MIKOLOGIYA I FITOPATOLOGIYA 39, 41-47.
- Jankovský, L. (2007): FYTOPATOLOGICKÉ ASPEKTY POŠKOZENÍ KOŘENOVÉHO SYSTÉMU LESNÍCH DŘEVIN. Ústav ochrany lesů a myslivosti FLD MZLU v Brně
- Jelínek, J., Zicháček, V. (2003): Biologie pro gymnázia
- Jentschke, G., Bonkowski, M., Godbold, D.L. et al., (1995): Soil protozoa and forest tree growth non-nutritional effects and interaction with mycorrhizae - BIOLOGY AND FERTILITY OF SOILS 20, 263-269.
- Jentschke, G., Winter, S., Douglas, L., Godbold, D.L. (1999): Ectomycorrhizas and cadmium toxicity in Norway spruce seedlings - TREE PHYSIOLOGY 19, 23-30.
- Jonssona, L., Andersa, D., Tor-Erikb, B. (2000): Spatiotemporal distribution of an ectomycorrhizal community in an oligotrophic Swedish *Picea abies* forest subjected to experimental nitrogen addition: above- and below-ground views - FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT 132, 143-156.
- Karlinski, L., Ravnskov, S., Kieliszewska-Rokicka, B., Larsen, J. (2007): Fatty acid composition of various ectomycorrhizal fungi and ectomycorrhizas of Norway spruce - SOIL BIOLOGY & BIOCHEMISTRY 39, 854-866.
- Kattner, D., (1992): Long-term effects of liming on the colonization of Norway spruce roots by microfungi - ALLGEMEINE FORST UND JAGDZEITUNG 163, 138-142.
- Kernaghan, G. (2001): Ectomycorrhizal fungi at tree line in the Canadian Rockies II. Identification of ectomycorrhizae by anatomy and PCR. - MYCORRHIZA 10, 217-229.
- Koele, N., Hildebrand, E.E. (2008): The ecological significance of the coarse soil fraction for *Picea abies* (L.) Karst. seedling nutrition - PLANT AND SOIL 312, 163-174.
- Koele, N., Turpault, M.P., Hildebrand, E.E., Uroz, S., Frey-Klett, P. (2009): Interactions between mycorrhizal fungi and mycorrhizosphere bacteria during mineral weathering: Budget analysis and bacterial quantification - SOIL BIOLOGY & BIOCHEMISTRY 4, 1935-1942.
- Koch N., Andersen, C.R., Raidl, S., Agerer, R., Matyssek, R., Grams, T.E.E. (2007): Temperature-respiration relationships differ in mycorrhizal and non-mycorrhizal root systems of *Picea abies* (L.) Karst - PLANT BIOLOGY 9, 545-549.
- Kolářová, Z. (2009): Diverzita a funkce mikroskopických hub v opadu jehličnatých dřevin.

- Korkama, T., Fritze, H., Pakkanen, A., Pennanen, T. (2007): Interactions between extraradical ectomycorrhizal mycelia, microbes associated with the mycelia and growth rate of Norway spruce (*Picea abies*) clones - NEW PHYTOLOGIST 173, 798–807.
- Korkama, T., Pakkanen, A., Pennanen, T. (2006): Ectomycorrhizal community structure varies among Norway spruce (*Picea abies*) clones - NEW PHYTOLOGIST 171, 815–824.
- Kottke, I., Qian, XM., Pritsch, K., Haug, I., Oberwinkler, F. (1998): *Xerocomus badius* - *Picea abies*, an ectomycorrhiza of high activity and element storage capacity in acidic soil - MYCORRHIZA 7, 267-275.
- Kraigher, H., Agerer, R., Javornik, B. (1995): Ectomycorrhizae of *Lactarius lignyotus* on Norway spruce, characterized by anatomical and molekular tools - MYCORRHIZA 5, 175-180.
- Kremer, B.P. (1995). Stromy.
- Krokene, P., Lahr, E., Dalen, LS., Skroppa, T., Solheim, H. (2012): Effect of phenology on susceptibility of Norway spruce (*Picea abies*) to fungal pathogens - PLANT PATHOLOGY 61, 57-62.
- Ludley, KE., Robinson, CH., Jickells, S., Chamberlain, PM., Whitaker, J. (2009): Potential for monoterpenes to affect ectomycorrhizal and saprotrophic fungal activity in coniferous forests is revealed by novel experimental systém - SOIL BIOLOGY & BIOCHEMISTRY 41, 117-124.
- Mari, S., Jonsson, A., Finlay, R., Ericsson, T., Kahr, M., Eriksson, G. (2003): Genetic variation in nitrogen uptake and growth in mycorrhizal and nonmycorrhizal *Picea abies* (L.) Karst. Seedlings - FOREST SCIENCE 49, 258-267.
- Marschner, P., (2012): Rhizosphere Biology - MARSCHNER'S MINERAL NUTRITION OF HIGHER PLANTS
- Marschner, P., Godbold, DL. (1995): Mycorrhizal infection and ageing affect element localization in short roots of Norway spruce [*Picea abies* (L) Karst.] - MYCORRHIZA 5, 417-422.
- Mejstrik, VK. (1975): Efect of mycorrhizal infection of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* by 2 *Boletus* species on accumulation of phosphorus - NEW PHYTOLOGIST 74, 455-459.
- Munzenberger, B., Otter, T., Wustrich, D., Polle, A. (1997): Peroxidase and laccase activities in mycorrhizal and non-mycorrhizal fine roots of Norway spruce (*Picea abies*) and larch (*Larix decidua*) - CANADIAN JOURNAL OF BOTANY 75, 932-938.
- Nehls, U., Goehringer, F., Wittulsky, S., Dietz, S. (2010): Fungal carbohydrate support in the ectomycorrhizal symbiosis: a review - PLANT BIOLOGY 12, 292-301.
- Nicolotti, G., Varese, GC. (1996): Screening of antagonistic fungi against air-borne infection by *Heterobasidion annosum* on Norway spruce - FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT 88, 249-257.

- Nilsson, OL., Wallander, H. (2003): Production of external mycelium by ectomycorrhizal fungi in a Norway spruce forest was reduced in response to nitrogen fertilization - NEW PHYTOLOGIST 158, 409–416.
- Pennanen, T., Heiskanen, J., Korkama, T. (2005): Dynamics of ectomycorrhizal fungi and growth of Norway spruce seedlings after planting on a mounded forest clearcut - FOREST ECOLOGY NAD MANAGEMENT 213, 243–252.
- Pešková, V. (2008): Houby na kořenech lesních dřevin Mykorhizy, Lesnická práce
- Peter, M., Ayer, F., Egli, S. (2001): Nitrogen addition in a Norway spruce stand Alfred macromycete sporocarp production and below-ground ectomycorrhizal species composition. NEW PHYTOLOGIST 149, 311-325.
- Peter, M., Ayer, F., Egli, S., Honegger, R. (2001): Above- and below-ground community structure of ectomycorrhizal fungi in three Norway spruce (*Picea abies*) stands in Switzerland. - CAN. J. BOT 79, 1134-1151.
- Pirttila, AM., Carolin, A., Editors, F. (2011): Endophytes and forest trees, Springer. Biology and Applications - PLANT SOIL 321, 189 – 212.
- Porras-Alfaro A., Bayman P., (2011): Hidden Fungi, Emergent, Properties: Endophytes and Microbiomes. Annu. Rev. - PHYTOPATHOL 49, 291–315.
- Priha, O., Grayston, S.J., Pennanen, T., Smolander, A. (1999): Microbial activities related to C and N cycling and microbial community structure in the rhizospheres of *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Betula pendula* seedlings in an organic and mineral soil. - FEMS MICROBIOLOGY ECOLOGY 30, 187-199.
- Prospero, S., Holdenrieder, O., Rigling, D. (2004): Comparison of the virulence of *Armillaria cepistipes* and *Armillaria ostoyae* on four Norway spruce provenances - FOREST PATHOLOGY 34, 1-14.
- Qian, XM. Kottke, I., Oberwinkler, F., (1998): Activity of different ectomycorrhizal types studied by vital fluorescence - PLANT AND SOIL 199, 91-98.
- Queloz, V., Grunig, CR.,Sieber, TN., Holdenrieder, O. (2005): Monitoring the spatial and temporal dynamics of a community of the tree-root endophyte *Phialocephala fortinii* sl. - NEW PHYTOLOGIST: 168, 651-660.
- Read, DJ., MorenoPJ. (2003): Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems – a journey towards relevance? - NEW PHYTOLOGIST 157, 475–492.
- Repac, I. (1996): Inoculation of *Picea abies* (L) Karst seedlings with vegetative inocula of ectomycorrhizal fungi *Suillus bovinus* (L: Fr) O. Kuntze and *Inocybe lacera* (Fr) Kumm - NEW FORESTS 12, 41-54.
- Rineau, F., Rose, C., Le Thiec, D., Garbaye, J.(2010): Liming in a beech forest results in more mineral elements stored in the mantle of *Lactarius subdulcis* ectomycorrhizas - FUNGAL BIOLOGY 114, 1007-1014.

- Rosypal, S. et al., (2003): Nový přehled biologie
- Rudawska, M., Leski, T., Trocha, LK., Gornowicz, R. (2006): Ectomycorrhizal status of Norway spruce seedlings from bare-root forest nurseries - FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT 236, 375–384.
- Scattolin, L., Montecchio, L., Agerer, R. (2008): The ectomycorrhizal community structure in high mountain. Norway spruce stands - TREES 22, 13–22.
- Scattolin, L., Montecchio, L., Mosca, E., Agerer, R. (2008): Vertical distribution of the ectomycorrhizal community in the top soil of Norway spruce stands – EUROPEAN JOURNAL OF FOREST RESEARCH 127, 347–357.
- Senn-Irlet, B., Bieri, G.(1999): Sporocarp succession of soil-inhabiting macrofungi in an autochthonous subalpine Norway spruce forest of Switzerland - FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT 124, 169-175.
- Shishido, M., Breuil, C., Chanway, ChP.(1999): Endophytic colonization of spruce by plant growth-promoting Rhizobacteria - FEMS MICROBIOLOGY ECOLOGY 29, 191-196.
- Schrey, SD., Schellhammer, M., Ecke, M., Hampp, R., Tarkka, MT. (2005): Mycorrhiza helper bacterium *Streptomyces* AcH 505 induces differential gene expression in the ectomycorrhizal fungus *Amanita muscaria* - NEW PHYTOLOGIST 168, 205-216.
- Stielow, B., Bubner, B., Hensel, G., Muenzenberger, B., Hoffmann, P., Klenk, HP., Goeker, M. (2010): The neglected hypogeous fungus *Hydnotrya bailii* Soehner (1959) is a widespread sister taxon of *Hydnotrya tulasnei* (Berk.) Berk. & Broome (1846) - MYCOLOGICAL PROGRESS 9, 195-203.
- Tedersoo, L., Teele, J., Bryony, H., Kessy, A., Triin, S., Irja, S., Urmas, K. (2008): Strong host preference of ectomycorrhizal fungi in a Tasmanian wet sclerophyll forest as revealed by DNA barcoding and taxon-specific primers - NEW PHYTOLOGIST 180, 479-490.
- Tedersoo, L., May, TW., Smith, ME. (2010): Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: global diversity, distribution, and evolution of phylogenetic lineages - MYCORRHIZA 20, 217–263.
- Tuason, MMS., Arocena, JM. (2009): Root organic acid exudates and properties of rhizosphere soils of white spruce (*Picea glauca*) and subalpine fir (*Abies lasiocarpa*) - CANADIAN JOURNAL OF SOIL SCIENCE 89, 287-300.
- Vaario, LM., Heinonsalo, J., Spetz, P., Pennanen, T., Heinonen, J., Tervahauta, A., Fritze, H. (2011): The ectomycorrhizal fungus *Tricholoma matsutake* is a facultative saprotroph in vitro - SPRINGER
- Veresoglou SD., Chen, BD., Rillig, MC. (2012): *Arbuscular mycorrhiza* and soil nitrogen cycling - SOIL BIOLOGY & BIOCHEMISTRY 46, 53 – 62.
- Voronina, EY. (2004): Symbiotrophic macromycetes and ectomycorrhizae of main tree species of composite spruce stands at the territory of Zvenigorod Biological Station of Moscow State University - MIKOLOGIYA I FITOPATOLOGIYA 38, 10-18.

Votrubová, O. (2001): Anatomie rostlin

Wallander, H., Johansson, U., Sterkenburg, E., Durling, MB., Lindahl, BD. (2010): Production of ectomycorrhizal mycelium peaks during canopy closure in Norway spruce forests - NEW PHYTOLOGIST 187, 1124–1134.

Wang, ZY., Gottlein, A., Bartonek, G., (2001): Effects of growing roots of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) on rhizosphere soil solution chemistr - JOURNAL OF PLANT NUTRITION AND SOIL SCIENCE-ZEITSCHRIFT FUR PFLANZENERNAHRUNG UND BODENKUNDE 164, 35-41.

Weber, G., Spaaij, F., Vanderwalt, JP. (1992): *Kluyveromyces Picea* sp-nov, a new yeast species isolated from the rhizosphere of *Picea abies* (L) Karst. - ANTONIE VAN LEEUWENHOEK INTERNATIONAL JOURNAL OF GENERAL AND MOLECULAR MICROBIOLOGY 62, 239-244 .

## 9 Příloha

### *Přehled hub asociovaných s kořeny smrku (Picea abies)*

Fyziologie	druh	citace
ECM	<i>Albatrellus ovinus</i>	Scattolin et al., 2008, Agerer et al., 1996
ECM	<i>Amanita fulva</i>	Ivanov et al., 2005, Wallander et al., 2010
ECM	<i>Amanita muscaria</i>	Schrey et al., 2005, Wallander et al., 2010, Scattolin et al., 2008, Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999, Karlinski et al., 2007
ECM	<i>Amanita porphyria</i>	Wallander et al., 2010, Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Amanita rubescens</i>	Karlinski et al., 2007, Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Amanita submembranacea</i>	Peter et al., 2001
ECM	<i>Amanita spissa</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Amanita subalpina</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Amanita umbrinolutea</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Amphinema byssoides</i>	Baier et al., 2006, Geric et al., 2000, Scattolin et al., 2008, Rudawska et al., 2006, Korkama et al., 2007, Korkama et al., 2006
ECM	<i>Arcangeliella borzian</i>	Ivanov et al., 2005
parazit	<i>Armillaria cepistipes</i>	Prospero et al., 2004
parazit	<i>Armillaria mellea</i>	Gramss, 1983
parazit	<i>Armillaria ostoyae</i>	Prospero et al., 2004
saprotrof	<i>Auriscalpium vulgare</i>	Ferrisa et al., 2000
saprotrof	<i>Baeospora myosura</i>	Ferrisa et al., 2000
ECM	<i>Boletus bovinus</i>	Mejstrik, 1975
ECM	<i>Boletus edulis</i>	Scattolin et al., 2008, Korkama et al., 2006
ECM	<i>Boletus luteus</i>	Mejstrik, 1975
ECM	<i>Byssocorticium pulchrum</i>	Wallander et al., 2010
saprotrof	<i>Calocera pallidospatulata</i>	Ferrisa et al., 2000
saprotrof	<i>Calocera viscosa</i>	Ferrisa et al., 2000
ECM	<i>Cantharellus cibarius</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999. Danell et Fries, 1990
ECM	<i>Cantharellus tubaeformis</i>	Wallander et al., 2010
ECM	<i>Cenococcum geophilum</i>	Baier et al., 2006
ECM	<i>Cenococcum geophilum</i>	Qian et al., 1998, Wallander et al., 2010, Scattolin et al., 2008, Korkama et al., 2006, Jonssona et al., 2000, Buée et al., 2009, Rudawska et al., 2006, Erland., 1999

parazit	<i>Ceratocystis polonica</i>	Krokene et al., 2012
ECM	<i>Clavulina cinerea</i>	Ivanov et al., 2005, Buée et al., 2009, Peter et al., 2001
saprotrof	<i>Clitocybe gibba</i>	Peter et al., 2001
saprotrof	<i>Collybia butyracea</i>	Ludley et al., 2009, Voronina, 2004, Ferrisa et al., 2000)
ECM	<i>Cortinarius glaucopus</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Cortinarius angelesianus</i>	Peter et al., 2001
ECM	<i>Cortinarius acutus</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Cortinarius anomalus</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999, Peter et al., 2001
ECM	<i>Cortinarius bataillei</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999, Peter et al., 2001
ECM	<i>Cortinarius biformis</i>	Wallander et al., 2010
ECM	<i>Cortinarius brunneus</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Cortinarius calochrous</i>	Kernaghan, 2001
ECM	<i>Cortinarius cinnamomeus</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Cortinarius colus</i>	Peter et al., 2001
ECM	<i>Cortinarius croceus</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Cortinarius damascenus</i>	Peter et al., 2001
ECM	<i>Cortinarius decipiens</i>	Peter et al., 2001
ECM	<i>Cortinarius evernius</i>	Peter et al., 2001
ECM	<i>Cortinarius flexipes</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Cortinarius gentilis</i>	Peter et al., 2001
ECM	<i>Cortinarius gentilis</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Cortinarius ionosmus</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Cortinarius jubilarius</i>	Peter et al., 2001
ECM	<i>Cortinarius latobalteatus</i>	Peter et al., 2001
ECM	<i>Cortinarius limonium</i>	Peter et al., 2001
ECM	<i>Cortinarius malicorius</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Cortinarius miniatopus</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Cortinarius obtusus</i>	Scattolin et al., 2008
ECM	<i>Cortinarius odorifer</i>	Scattolin et al., 2008
ECM	<i>Cortinarius orellanoides</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Cortinarius paleaceus</i>	Peter et al., 2001, Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Cortinarius paleiferus</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999, Peter et al., 2001
ECM	<i>Cortinarius parvannulatus</i>	Peter et al., 2001
ECM	<i>Cortinarius privignus</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Cortinarius pseudocolus</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Cortinarius renidens</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Cortinarius rubellus</i>	Wallander et al., 2010
ECM	<i>Cortinarius sanguineus</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Cortinarius semisanguineus</i>	Wallander et al., 2010
ECM	<i>Cortinarius spilomeus</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999, Peter et al., 2001
ECM	<i>Cortinarius subsertipes</i>	Peter et al., 2001



ECM	<i>Cortinarius subtortus</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Cortinarius traganus</i>	Ivanov et al., 2005
ECM	<i>Cortinarius uraceus</i>	Peter et al., 2001
ECM	<i>Cortinarius venetus</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Cortinarius vibratilis</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Cortinarius odorifer</i>	Scattolin et al., 2008
ECM	<i>Cortinarius. semisanguineus</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Craterellus tubaeformis</i>	Baier et al., 2006
endofyt	<i>Cryptosporiopsis radicicola</i>	Ahlich et Sieber, 1996
ECM	<i>Elaphomyces granulatus</i>	Scattolin et al., 2008
ECM	<i>Elaphomyces muricatus</i>	Wallander et al., 2010
saprotrof	<i>Galerina hypnorum</i>	Ferrisa et al., 2000
ECM	<i>Gomphidius glutinosus</i>	Agerer, 1991
ECM	<i>Gomphidius roseus</i>	Agerer, 1991
saprotrof	<i>Gymnopilus penetrans</i>	Ferrisa et al., 2000
ECM	<i>Hebeloma crustuliniforme</i>	Brunner, 1991, Brunner, 1993, Rudawska et al., 2006
ECM	<i>Hebeloma cylindrosporum</i>	Brunner, 1991
ECM	<i>Hebeloma edurum</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Hebeloma longicaudum</i>	Rudawska et al., 2006
ECM	<i>Hebeloma velutipes</i>	Scattolin et al., 2008
parazit	<i>Heterobasidion annosum</i>	Krokene et al., 2012, Bahnweg et al., 2002
ECM	<i>Hydnellum caeruleum</i>	Kernaghan, 2001
ECM	<i>Hydnellum peckii</i>	Agerer, 1993
ECM	<i>Hydnotrya bailli</i>	Stielow et al., 2010
ECM	<i>Hydnum repandum</i>	Agere et al., 1996
ECM	<i>Hydnum rufescens</i>	Agere et al., 1996, Scattolin et al., 2008
saprotrof	<i>Hygrophoropsis aurantiaca</i>	Ferrisa et al., 2000
ECM	<i>Hygrophorus discoxanthus</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Hygrophorus olivaceoalbus</i>	Wallander et al., 2010, Scattolin et al., 2008, Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Hygrophorus piceus</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Hygrophorus pustulatus</i>	Scattolin et al., 2008, Peter et al., 2001, Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Hygrophorus erubescens</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
saprotrof	<i>Hypholoma fasciculare</i>	Nicolotti et Varese, 1996, Ferrisa et al., 2000
ECM	<i>Chalciporus piperatus</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Chroogomphus helveticus</i>	Scattolin et al., 2008
ECM	<i>Inocybe appendiculata</i>	Scattolin et al., 2008
ECM	<i>Inocybe assimiliata</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Inocybe geophylla</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Inocybe grammata</i>	Peter et al., 2001
ECM	<i>Inocybe lacera</i>	Repac, 1996
ECM	<i>Inocybe lanuginosa</i>	Wallander et al., 2010
ECM	<i>Inocybe napipes</i>	Wallander et al., 2010

ECM	<i>Inocybe soluta</i>	Korkama et al., 2006
ECM	<i>Inocybe stellatospora</i>	Wallander et al., 2010
saprotrof	<i>Kluyveromyces piceae</i>	Weber et al., 1992
ECM	<i>Laccaria amethystea</i>	Munzenberger et al., 1997, Buée et al., 2009, Senn Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Laccaria bicolor</i>	Koele et Hildebrand, 2008, Mari et al., 2003, Jentschke, 1999, Nilsson Ola, et al., 2003
ECM	<i>Laccaria laccata</i>	Korkama et al., 2006, Marschner et al., 1995
ECM	<i>Laccaria montana</i>	Kernaghan, 2001
ECM	<i>Laccaria proxima</i>	SennIrlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Lactarius badiosanguineus</i>	Scattolin et al., 2008, SennIrlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Lactarius camphoratus</i>	Voronina, 2004
ECM	<i>Lactarius deterrimus</i>	Scattolin et al., 2008, Senn Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Lactarius fulvissimus</i>	Ivanov et al., 2005
ECM	<i>Lactarius hepaticus</i>	Ferrisa et al., 2000
ECM	<i>Lactarius lignyotus</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999, Kraigher et al., 1995
ECM	<i>Lactarius mitissimus</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999, Voronina, 2004, Ivanov et al., 2005
ECM	<i>Lactarius necator</i>	Wallander et al., 2010
ECM	<i>Lactarius nestor</i>	Voronina, 2004
ECM	<i>Lactarius picinus</i>	SennIrlet et Guido Bieri, 1999, Scattolin et al., 2008, Kraigher et al., 1995
ECM	<i>Lactarius rufus</i>	Nilsson Ola et al., 2003, Karlinski et al., 2007, Korkama et al., 2006
ECM	<i>Lactarius scrobiculatus</i>	Scattolin et al., 2008
ECM	<i>Lactarius scrobiculatus</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999, Scattolin et al., 2008
ECM	<i>Lactarius subdulcis</i>	Rineau et al., 2010
ECM	<i>Lactarius thejogalus</i>	Karlinski et al., 2007
ECM	<i>Lactarius deterrimus</i>	Scattolin et al., 2008
ECM	<i>Lactarius scrobiculatus</i>	Scattolin et al., 2008
ECM	<i>Leccinum scabrum</i>	Karlinski et al., 2007
saprotrof	<i>Lepista gilva</i>	Peter et al., 2001
saprotrof	<i>Lepista inversa</i>	Peter et al., 2001
saprotrof	<i>Marasmius androsaceus</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999, Holmer et Stenlidl., 1991
saprotrof	<i>Micromphale perforans</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
saprotrof	<i>Mycena candida</i>	Ludley et al., 2009
saprotrof	<i>Mycena epipterygia</i>	Peter et al., 2001
saprotrof	<i>Mycena galericulata</i>	Ferrisa et al., 2000
saprotrof	<i>Mycena galopus</i>	Ludley et al., 2009
saprotrof	<i>Mycena galopus</i>	Ferrisa et al., 2000
Saprotrof	<i>Mycena rosella</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999

saprotrof	<i>Mycena sanguinolenta</i>	Ferrisa et al., 2000
saprotrof	<i>Mycena vitilis</i>	Ferrisa et al., 2000
ECM	<i>Myxadium collinitus</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Paxillus validus</i>	Hedh et al., 2009
ECM	<i>Paxillus involutus</i>	Geric et al., 2000, Hedh et al., 2009, Ludley et al., 2008, Ivanov et al., 2005, Rudawska et al., 2006, Wallander et al., 2010, Nilsson Ola et al., 2003, Jentschke, 1999, Marschner et al., 1995, Bonkowski et al., 2001, Korkama et al., 2006, Karlinski et al., 2007
ECM	<i>Paxillus obscurusporus</i>	Hedh et al., 2009
endofyt	<i>Penicillium spinulosum</i>	Kattner , 1992
endofyt	<i>Phialocephala fortinii</i>	Queloz et al., 2005
ECM	<i>Phialophora finlandia</i>	Rudawska et al., 2006, Korkama et al., 2006, Korkama et al., 2007
saprotrof	<i>Phlebiopsis gigantea</i>	Asiegbu et al., 1996
ECM	<i>Piceirhiz. stagonopleres</i>	Scattolin et al., 2008
ECM	<i>Piceirhiza gelatinosa</i>	Qian et al., 1998
ECM	<i>Piceirhiza nigra</i>	Scattolin et al., 2008, Agerer et al., 1995, Qian et al., 1998
ECM	<i>Piceirhiza oleiferans</i>	Scattolin et al., 2008
ECM	<i>Piceirhiza spinifera</i>	Scattolin et al., 2008
ECM	<i>Piceirhiza stagonopleres</i>	Scattolin et al., 2008
ECM	<i>Piceirhiza. oleiferans</i>	Scattolin et al., 2008
ECM	<i>Piceirhiza spinifera</i>	Scattolin et al., 2008
ECM	<i>Piloderma byssinum</i>	Wallander et al., 2010
ECM	<i>Piloderma croceum</i>	Koch et al., 2007, Arocena et al., 2004, Jonssona et al., 2000, Scattolin et al., 2008
ECM	<i>Piloderma fallax</i>	Koch et al., 2007, Wallander et al., 2010
ECM	<i>Piloderma olivaceum</i>	Wallander et al., 2010
ECM	<i>Piloderma reticulatum</i>	Korkama et al., 2006
ECM	<i>Piloderma sphaerosporum</i>	Wallander et al., 2010
ECM	<i>Pisolithus tinctorius</i>	Scattolin et al., 2008
saprotrof	<i>Postia caesia</i>	Peter et al., 2001
ECM	<i>Pseudotomentella humicola</i>	di Marino et al., 2007
ECM	<i>Pseudotomentella larsenii</i>	di Marino et al., 2007
ECM	<i>Pseudotomentella mucidula</i>	Wallander et al., 2010, Korkama et al., 2007
ECM	<i>Pseudotomentella tristis</i>	Wallander et al., 2010, Korkama et al., 2006, di Marino et al., 2007
ECM	<i>Ramaria densifolia</i>	Scattolin et al., 2008
ECM	<i>Ramaria largentii</i>	Scattolin et al., 2008
ECM	<i>Rozites caperata</i>	Ivanov et al., 2005, Peter et al., 2001
ECM	<i>Russula acrifolia</i>	Scattolin et al., 2008
ECM	<i>Russula adulterina</i>	SennIrlet et Guido Bieri, 1999

ECM	<i>Russula aquosa</i>	Wallander et al., 2010
ECM	<i>Russula betularum</i>	Wallander et al., 2010
ECM	<i>Russula decolorans</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Russula densifolia</i>	Wallander et al., 2010, Scattolin et al., 2008
ECM	<i>Russula densifolia</i>	Scattolin et al., 2008
ECM	<i>Russula emetica</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999, Wallander et al., 2010
ECM	<i>Russula fellea</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Russula firmula</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Russula foetens</i>	Karlinski et al., 2007, Ivanov et al., 2005
ECM	<i>Russula fuscorubroides</i>	Peter et al., 2001
ECM	<i>Russula integra</i>	Ivanov, 2005, Kernaghan, 2001
ECM	<i>Russula laricina</i>	Peter et al., 2001
ECM	<i>Russula nauseosa</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Russula nigricans</i>	Wallander et al., 2010
ECM	<i>Russula ochroleuca</i>	Dahne et al., 1995, Qian et al., 1998, Wallander et al., 2010, Scattolin et al., 2008, Senn Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Russula ochroleuca</i>	Scattolin et al., 2008
ECM	<i>Russula olivascens</i>	SennIrlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Russula olivascens</i>	SennIrlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Russula paludosa</i>	Wallander et al., 2010
ECM	<i>Russula postiana</i>	Ivanov et al., 2005
ECM	<i>Russula queletii.</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Russula rosea</i>	Karlinski et al., 2007
ECM	<i>Russula vesca</i>	Karlinski et al., 2007
ECM	<i>Russula vinicolor</i>	Heinonsalo, 2001
ECM	<i>Russula xerampelina</i>	Scattolin et al., 2008
ECM	<i>Sarcodon imbricatus</i>	Scattolin et al., 2008
ECM	<i>Suillus bovinus</i>	Nilsson Ola, et al., 2003, Repac, 1996
ECM	<i>Suillus grevillei</i>	Karlinski et al., 2007
ECM	<i>Suillus variegatus</i>	Ivanov et al., 2005
ECM	<i>Thelephora palmata</i>	Peter et al., 2001
ECM	<i>Thelephora terrestris</i>	Agerer, 1991, Erland et al., 1999, Korkama et al., 2006, Korkama et al., 2006, Korkama et al., 2007, Pennanen et al., 2005, Rudawska et al., 2006
ECM	<i>Tomentella radiosa</i>	Wallander et al., 2010
ECM	<i>Tomentella sublilacina</i>	Wallander et al., 2010
ECM	<i>Tomentella terrestris</i>	Wallander et al., 2010
ECM	<i>Tomentellopsis submollis</i>	Wallander et al., 2010, Korkama et al., 2006
saprotrof	<i>Trichaptum abietinum</i>	Ferrisa et al., 2000
ECM	<i>Tricharina ochroleuca</i>	Rudawska et al., 2006
endofyt	<i>Trichoderma polysporum</i>	Kattner, 1992
endofyt	<i>Trichoderma viride</i>	Kattner, 1992
ECM	<i>Tricholoma atrosquamosum</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999

ECM	<i>Tricholoma inamoenum</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
saprotrof	<i>Tricholoma matsutake</i>	Vaario et al. 2011
ECM	<i>Tricholoma sulphureum</i>	Scattolin et al., 2008
ECM	<i>Tricholoma virgatum.</i>	Senn-Irlet et Guido Bieri, 1999
ECM	<i>Tuber puberulum</i>	Scattolin et al., 2008
ECM	<i>Tylopilus felleus</i>	Erland et al., 1999, Wallander et al., 2010, Karlinski et al., 2007
ECM	<i>Tylospora asterophora</i>	Wallander et al., 2010, Korkama et al., 2007, Korkama et al., 2006
ECM	<i>Tylospora fibrillosa</i>	Erland et al., 1999, Wallander et al., 2010, Korkama et al., 2006
ECM	<i>Wilcoxina mikolae</i>	Rudawska et al., 2006
ECM	<i>Xerocomus badius</i>	Kottke et al.,1998,Qian et al.,1998, Wallander et al.,2010, Karlinski et al.2007
ECM	<i>Xerocomus pruinatus</i>	Wallander et al., 2010
ECM	<i>Xerocomus subtomentosus</i>	Karlinski et al., 2007
saprotrof	<i>Xylaria hypoxylon</i>	Ferrisa et al., 2000