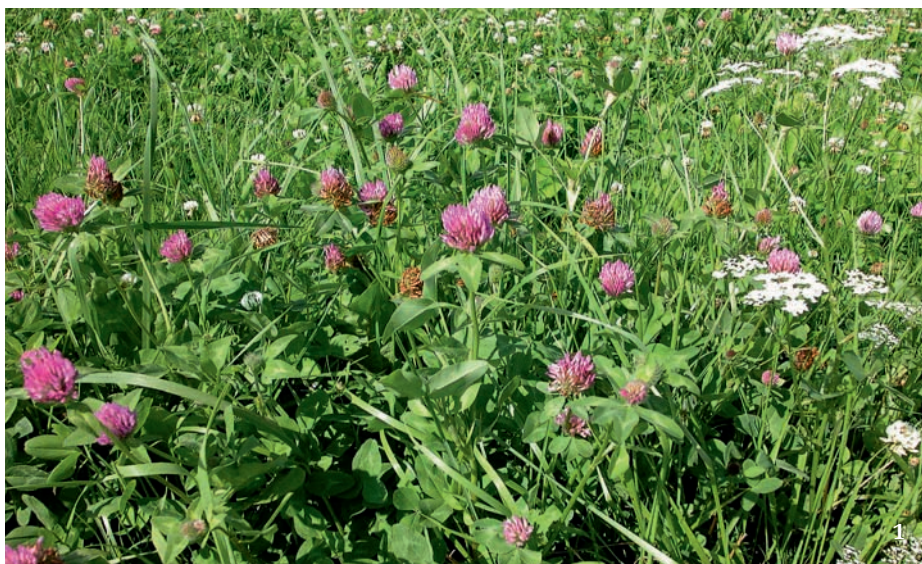


Živá půda 8. Interakce půdních organismů a rostlin

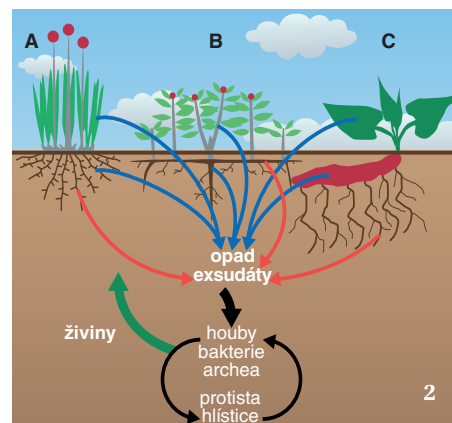
V dosavadních dílech seriálu jsme se věnovali nejvýznamnějším skupinám půdních organismů a jejich fyziologii. V předchozí části (Živa 2021, 2) jsme ukázali, že půdní organismy vytvářejí složité komunity s mnoha vazbami mezi sebou i se svým prostředím a tvoří funkční společenstva, jež se účastní vzniku a vývoje půdy a zajišťují řadu jejích funkcí. Společenstva půdních organismů jsou navíc v mnoha významných interakcích s rostlinami, nepřímých i přímých, o nichž pojednáme na následujících stranách.



Toky energie a živin v půdě

Většina půdních organismů je závislá na organické hmotě, na sloučeninách vytvořených jinými organismy. Tyto látky jsou zdrojem energie pro podstatnou část mikroorganismů a pro živočichy (chemotrofní organotrofy) a zároveň zdrojem uhlíku pro budování biomasy všech heterotrofů (pro některé mikroorganismy a všechny živočichy; blíže o typech metabolismu Živa 2020, 1, a také 2021, 1). V půdě tvoří hlavní zdroj organické hmoty sloučeniny z mrtvé biomasy rostlin a látky uvolňované rostlinami do půdního prostředí ještě za jejich života. Heterotrofní chemoorganotrofní organismy postupně rozkládají jednoduché i složité organické látky a mineralizují je na nejjednodušší sloučeniny a prvky. Rozkladu složitějších látek včetně odolných biopolymerů, jako je např. lignin, napomáhají i extracelulární enzymy uvolňované organismy (rostliny nevyjímaje) do půdy. Pro rozkladné reakce se u půdních organismů vyvinula řada metabolických drah včetně aerobní a anaerobní respirace a fermentace. Jejich fyziologické nároky a biochemická podstata jsou různé, ale účel je stejný – získat energii, uhlík a další prvky a jednoduché slouče-

niny pro metabolismus. To ale zároveň znamená, že pro akceleraci a chod biologických procesů v půdě jsou nutné rostliny, které představují hlavní zdroj organické hmoty. A platí to i naopak. Aktivita půdních organismů je velice důležitá pro rostliny, jež závisí na příjmu minerálních živin z půdy, a ty se uvolňují rozkladem organických látek (a zvětráváním půdotvorných minerálů a hornin, což je značným dílem také výsledkem působení půdních organismů). Pro úplnost dodejme, že existují i četné výjimky, které ale kvantitativně zdaleka nedosahují rozměru koexistence vzájemné spolupráce rostlin a půdních organismů. Mezi takové výjimky může patřit vyvíjející se půda v extrémních podmínkách, nedovolujících růst rostlin, jako jsou iniciální stadia vývoje půdy na kamenných sutích, lávových vývěrech nebo půdy v arktickém a vysokohorském prostředí, nebo naopak hydroponické a jiné systémy pěstování rostlin bez půdy. V přirozených, polopřirozených i zemědělských a lesních ekosystémech však naprosto převažuje půda osídlená rostlinami, a tedy plná interakcí mezi společenstvy půdních organismů a společenstvem rostlin.

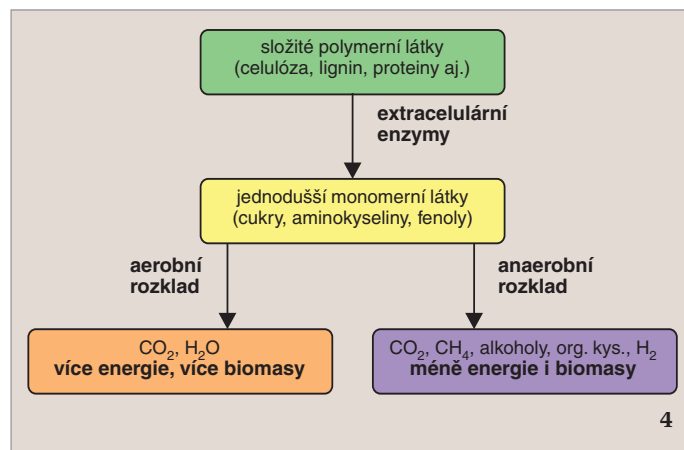
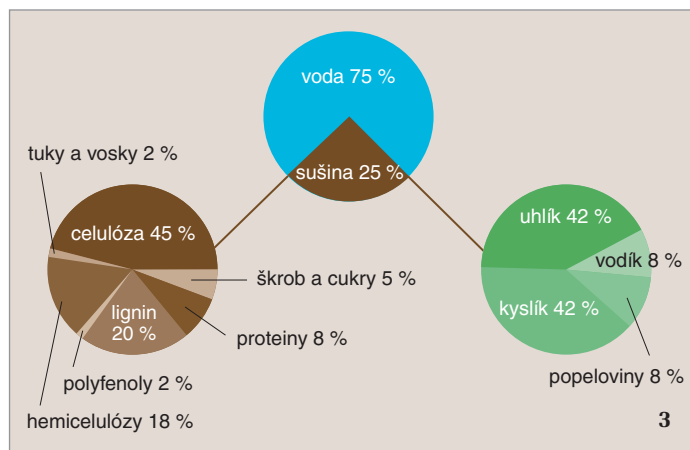


1 Jetel luční (*Trifolium pratense*), stejně jako další jeteloviny, přispívá k pestrosti jetelovinotravních porostů na zemědělské půdě i polopřirozených společenstev. Symbiotickou fixací vzdušného molekulárního dusíku (N_2) s hlízkovými bakteriemi zajišťuje většinu své potřeby dusíku. Značný podíl fixovaného dusíku je navíc k dispozici pro další rostliny společenstva a zprostředkovaně pro mnoho půdních mikroorganismů. Jeteloviny prokořeňují půdu do velké hloubky, tím napomáhají tvorbě dobré půdní struktury, transportu organické hmoty a živin a oživení hlubších vrstev půdy. Prostřednictvím mykorrhizních hub, s nimiž jsou kořeny jetele v symbióze, se podstatně rozšiřuje objem půdy, z něhož společenstvo rostlin a mikroorganismů může čerpat minerální živiny a vodu. Foto M. Kobes

2 Interakce mezi rostlinami, mikroorganismy a živočichy v půdě. Rostliny vytvářejí fotosyntézou a v navazujícím metabolismu organické látky, které jsou uloženy v mnoha typech orgánů (v listech, stoncích, plodech, kořenech atd.). Značná část se dostává do půdy, kde slouží jako potrava půdním organismům. Podzemní opad zahrnuje i oddenky, hlízy a další orgány. Početné skupiny protistů a nejmenších půdních živočichů (hlístice aj.) se živí mikroorganismy a vylučují organické látky do půdy, kde jsou mineralizovány a slouží jako živiny. Je zde také naznačena rozmanitost podzemních částí bylin (zobrazeny tři typy): A – travina s krátkými odnožemi a množstvím jemných kořenů, B – bylina bez odnože odnožující z horizontálně rostoucích kořenů, C – bylina s velkými odnožemi; podobně i dřeviny vytvářejí různé typy kořenových systémů. Upraveno podle: H.-P. Blume a kol. (2016) a J. Klimešová a kol. (2020)

Rostliny – zdroj energie a živin

Důležitým biologickým procesem na Zemi je fotosyntéza, v níž probíhá přeměna sluneční energie na energii uchovávanou v chemických vazbách organických látek (v asimilátech). Odtud je energie využívána v metabolismu fotosyntetizujících organismů a posléze všech dalších na ně navázaných (většiny organismů na Zemi). Biomasu tvoří kromě uhlíku, kyslíku a vodíku coby hlavních složek řada dalších prvků, a mnoho prvků organismus potřebuje také k zajištění svých funkcí. Tyto biogenní prvky nazýváme minerálními



Tab. 1 Látkové složení biomasy některých rostlin (hmotnostní % ze suché biomasy). Upraveno podle: E. A. Paul a F. E. Clark (1996)

Rostlina	Bílkoviny	Hemicelulózy	Celulóza	Lignin
vojtěška (stonky)	15–18	8–11	13–33	6–16
pšenice (sláma)	2,5–3,5	21–26	27–33	18–21
buk (dřevo)	0,6 – 1	27–40	45–51	18–21
borovice (piliny)	0,5 – 1	24–30	42–49	25–30

živinami. Jejich zdrojem je pro rostliny hlavně půda a v podstatně menší míře i atmosféra. Na získání minerálních živin a na další procesy spotřebuje rostlina mnoho energie, neboť ze 100 % uhlíku získaného fotosyntézou bývá nanevýš polovina zabudována do biomasy. Další zhruba 30 % rostlina prodýchá (tak si zajišťuje energii potřebnou na chod svého metabolismu) a stejný podíl (ale někdy až 50 %) energeticky bohatých látek uvolňuje do půdy (obr. 2). Zde tyto látky slouží buď jako potrava pro půdní organismy, nebo jde o enzymy a jiné biologicky aktivní sloučeniny. Uvolňování obrovského množství asimilátů rostlinami do půdy není žádné plýtvání cenným materiálem, tato investice slouží přímo i nepřímě k zajištění minerální výživy a k udržování půdních procesů potřebných pro rostliny. Vedle fototrofních organismů, tedy rostlin, řas, cyanobakterií (sinic) a některých dalších skupin bakterií, se na tvorbě primární biomasy podílejí v nesrovnatelně menší míře chemotrofní mikroorganismy, např. některé bakterie a archea (o fyziologické pestrosti organismů více v Živě 2021, 1).

Rostlinná biomasa obsahuje většinou 60–90 % (průměrně 75 %) vody. Zbytek je tzv. sušina, tvořená zejména uhlíkem a kyslíkem, dále vodíkem a dalšími prvky (popelovinami, obr. 3). Prvky jako dusík, síra, fosfor, draslík, vápník, hořčík ad. jsou tedy obsaženy v rostlinné biomase v poměrně malém množství. Přesto jde o nesmírně důležité živiny rostlin i mikroorganismů. Z hlediska látkového složení jsou v rostlinné biomase obsaženy z velké části složité komplexní látky, jako jsou celulóza nebo lignin (tab. 1); jejich podíl se ale značně liší jak mezi druhy, tak mezi orgány a částmi rostlin.

Odumřelá biomasa a organické látky vylučované organismy ještě za jejich života (extracelulární enzymy a jiné látky mikroorganismů a rostlin, kořenové exsudáty, výkaly živočichů apod.) jsou v půdě rozkládány (obr. 4). Tyto látky představují podstatnou součást specifické půdní sféry,

detritosféry, kterou jsme si popsali v minulém dílu. V detritosféře se realizuje jedna z nejvýznamnějších interakcí rostlin jako dárců biomasy a půdních organismů jako spotřebitelů a rozkladačů. Při velkém přísunu rostlinného materiálu v podmínkách, které neumožňují rychlý rozklad, se opad hromadí a rozklad probíhá obdobně jako při kompostování. V povrchových vrstvách dochází k uvolňování snadněji dostupných látek, v hlubších vrstvách se díky většímu uvolňování tepla rozkladem organické hmoty zvyšuje teplota, která podporuje rozvoj termofilních mikroorganismů a tím napomáhá rozkladu i složitějších biopolymerů. V rozkladných procesech je část organických látek mineralizována na jednoduché anorganické sloučeniny, část zůstává v různém stupni rozkladu a přeměn a může v půdě přetrvávat i značně dlouho. Část se možná využije v procesech syntézy nových látek, které označujeme jako humusové látky. Tato tradiční představa se ovšem v současné době mění, jak podrobněji ukážeme v příštím dílu seriálu. V předchozí části jsme si přiblížili koncepci půdních sfér coby ohnisek zvýšené biologické aktivity, které můžeme v půdě rozlišit z hlediska prostorového i funkčního. Rostliny se podílejí na tvorbě řady těchto sfér, zejména na vzniku a fungování rhizosféry a mykorhizosféry.

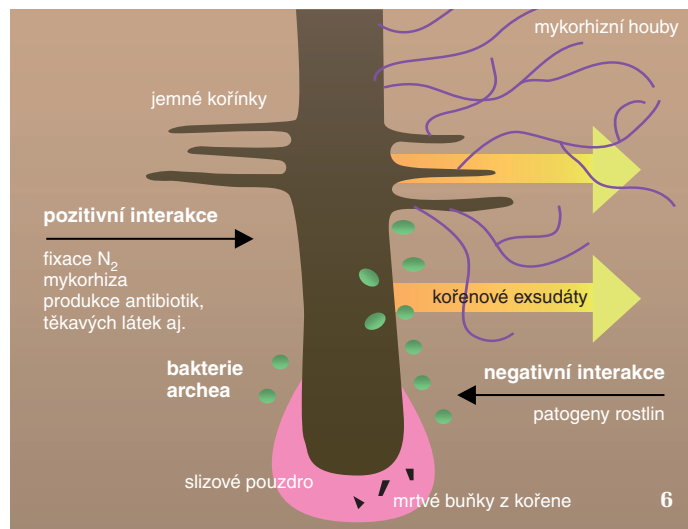
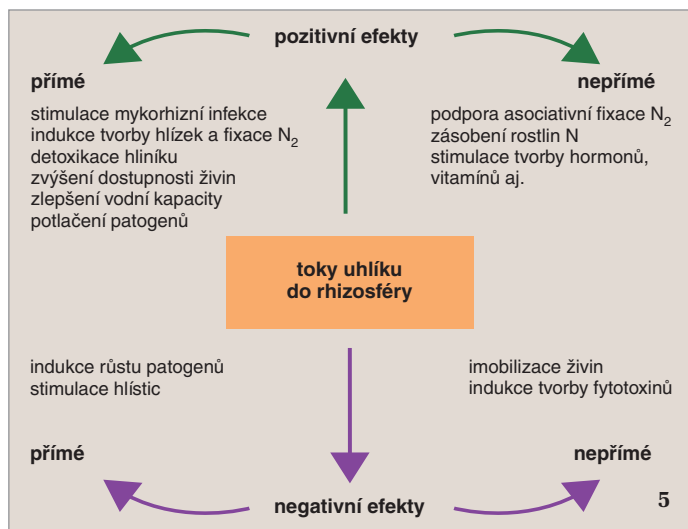
Podzemní orgány rostlin a jejich vliv na půdu

Rostliny prorůstají půdu kořeny, které v dostatečně hlubokých půdách někdy pronikají i do značné hloubky desítek metrů. Kořeny využívají pro růst již přítomné póry, ale také aktivně póry vytvářejí. Vytlačují půdní částice a po odumření a rozkladu nekromasy zůstávají jimi vytvořené kanálky. Jednotlivé druhy rostlin se od sebe značně liší v tlaku, který vyvíjejí na okolní půdu. Největší sílu jsou schopné vyvinout dřeviny, z nedřevnatých rostlin pak např. trávy a jeteloviny. Tyto hluboko kořenící druhy prorůstají půdou

3 Průměrné složení (látkové a prvkové) rostlinné biomasy v hmotnostních procentech. Přibližně 75 % čerstvé hmotnosti tvoří voda. Zbytek – sušina, obsahuje různé organické látky. Ve značné míře jsou zastoupeny nejrůznější sacharidy, od jednoduchých cukrů (např. glukóza) až po polysacharidy jako škrob, hemicelulózy (xylan aj.) a celulózu. Zejména ve starších rostlinných pletivech se vyskytuje lignin. Biomasa dále tvoří bílkoviny, tuky, vosky a další organické sloučeniny. Z hlediska prvkového složení převládá uhlík, kyslík a dále vodík. Ostatní prvky včetně dusíku, fosforu, draslíku, síry aj. jsou součástí popelovin – minerálního podílu hmoty po úplné oxidaci. Procentuální složení se vztahuje k sušině, takže např. 45 % hmotnosti sušiny tvoří celulóza, 42 % připadá na uhlík atd. Složení jednotlivých orgánů rostlin se od tohoto schématu odlišuje podle funkce a typu orgánů. Např. u podzemních zásobních orgánů bylin (oddenků, hlíz nebo cibulí) tvoří 30–90 % sušiny cukry a škrob, obilky pšenice a dalších obilnin obsahují kolem 12 % vody, jejich sušinu tvoří bílkoviny (10–13 %), tuky (2–7 %) a zejména škrob (40–75 %), na popeloviny připadají jen 2–3 % atd.

Podle: N. C. Brady a R. R. Weil (1999) 4 Postup rozkladu organických látek a jejich energetické využití. Při rozkladu nejsložitějších biomolekul se uplatňují extracelulární enzymy uvolňované do půdy nejrůznějšími organismy včetně rostlin jako jedna ze složek kořenových exsudátů. Jednoduché organické látky s menšími molekulami již mohou být přijaty do buněk mikroorganismů, které je využívají jako zdroj energie. Rozklad probíhá buď za aerobních podmínek respirací, nebo za anaerobních podmínek anoxické respirací či fermentací (CH₄ – metan, org. kys. – organické kyseliny, H₂ – molekulární vodík); z hlediska energetické výtěžnosti je mnohem výhodnější aerobní rozklad (podrobněji v 6. dílu). Vedlejšími produkty jsou anorganické živiny uvolněné pro další využití jak mikroorganismy, tak rostlinami (není zobrazeno).

5 Přímé a nepřímé efekty uvolňování uhlíkatých látek rostlinami do půdy. Ve většině případů zřejmě převládají pozitivní efekty; ve specifických situacích ale může převážet negativní vliv uhlíkatých látek, zejména pokud



dojde ke stimulaci fytopatogenních hub nebo fytoparazitických hlístic apod. Upraveno podle: D. L. Jones a kol.

(2003), viz D. C. Coleman a kol. (2018)

6 Rhizosféra je jedním z ohnisek zvýšené biologické aktivity v půdě. Kořeny rostlin uvolňují do prostředí velké množství organických látek ve formě kořenových exsudátů (sacharidy, aminokyseliny, organické kyseliny aj.), slizových látek (glykoproteiny, polysacharidy ad.) i jako odumřelé buňky pletiv a jiné rhizodepozice (viz tab. 4). To stimuluje rozvoj mikrobiálních společenstev v okolní půdě (rhizosféře), na povrchu kořenů (v rhizoplánu) i uvnitř rostlinných pletiv (endofytní mikroorganismy). Rostliny takto vyživují bohatá mikrobiální společenstva, na něž jsou navázány mnohé skupiny půdních živočichů (viz obr. 2).

Mikroorganismy v rhizosféře podporují růst rostlin řadou mechanismů, z nichž nejlépe poznané jsou uvedeny jako pozitivní interakce. Za pomoci extracelulárních enzymů (a živočichů) rozkládají organické látky a mineralizují je na nejjednodušší sloučeniny včetně dusíkatých, fosforečných nebo sirných minerálních látek a iontů, které pak slouží jako živiny pro samotné mikroorganismy a rostliny při produkci nové biomasy. Mikrobiální společenstvo se během růstu kořene mění, mladý kořen (na obr.) má kořenovou špičku a vlášeni a produkuje nejvíce exsudátů; jak stárne, mohou se z něj více odlupovat povrchové části. Kořeny a mykorhizní houby vytvářejí mykorhizosféru (viz dále). Podle: H.-P. Blume a kol. (2016)

do hloubky i několika metrů a díky této vlastnosti se používají na bioremediaci zhutnělých půd (kromě pozitivního vlivu na strukturu půdy účinně přemísťují v profilu vodu a živiny a po odumření zachovávají v půdě biomasu). Rostliny také vytvářejí agregáty slepováním půdních částic pomocí kořenových exsudátů, které dále stabilizují mechanicky růstem kořenů. Prorůstáním ale i rozrušují existující agregáty a rozšiřují stávající póry. Rostliny se v některých případech mohou na pórovitost podílet aktivně i způsobem obnovování svých populací. Např. lesní ekosystémy se přirozeně obnovují pro-

Tab. 2 Roční přísun uhlíku v opadu podle typu ekosystému. Upraveno podle: R. E. White (1997)

Typ vegetace, využití půdy	Přísun uhlíku [t/ha/rok]
alpínská a arktická vegetace	0,1–0,4
orná půda (obilniny)	1–2
travní porost mírného pásu	2–4
jehličnatý les	1,5 – 3
listnatý les	1,5 – 4
tropický les (Kolumbie)	4–5
tropický les (západní Afrika)	8–12

střednictvím vývrátů stromů. Tímto způsobem jsou lesy postupně „přeorávány“, podobně jako se pole mechanicky kultivují pro zajištění vhodné pórovitosti a struktury půdy pro pěstování plodin.

Množství organických látek každoročně vstupující do půdy je velmi různé a závisí mimo jiné na klimatických podmínkách a na vegetaci (tab. 2). Zatímco jejich přísun z nadzemních částí rostlin je relativně dobře znám, přísun ve formě kořenových exsudátů a odumřelých kořenů i dalších podzemních orgánů je ve většině případů značně nejistý. Odhadem se takto do půdy dostává průměrně 20–50 % (podle některých autorů až 80 %) uhlíku fixovaného ve fotosyntéze (obr. 5). Půdy a sedimenty představují největší globální zásobník organického uhlíku na Zemi; pokud jde o jeho celkový obsah v různých organech, nejvíce je ho v rostlinách. Je ale třeba upozornit, že odhady velikosti zásobníků se různí, zásoba organického uhlíku ve fosilních látkách je podle řady odhadů větší (viz příští díl seriálu).

Z hlediska rozložitelnosti, a tedy dostupnosti, rozdělujeme organické látky v půdě na relativně dostupné (labilní) a hůře dostupné (rekalcitrantní), případně téměř nerozložitelné (inertní). Labilní látky produkované rostlinami zahrnují především kořenové exsudáty obsahující rozpustitelné monosacharidy, aminokyseliny a organické kyseliny. Kyseliny napomáhají zvětrávání hornin a uvolňování jinak nedostupných forem minerálních živin,

zejména fosforu, z povrchů a struktur minerálních částic a zpřístupňují tak tyto živiny rostlinám a mikroorganismům. Labilní složky biomasy jsou však obsaženy i v pletivech všech rostlinných orgánů, a to např. ve formě cukrů rozpustných ve vodě (monosacharidů a oligosacharidů) produkovaných fotosyntézou a sloužících jako zdroj energie i jako základní složka pro tvorbu strukturálních látek (např. celulózy, hemicelulóza a ligninu). Ty představují rekalci trantní látky, mnohem hůře podléhající rozkladu. Na rozložitelnost mají vliv také vlastnosti opadu – dostatek dusíku v biomase podporuje rozklad, malé orgány se rozkládají lépe než velké apod. Bohužel o složení podzemního opadu víme poměrně málo, mimo jiné není jasné, jaké množství zásobních látek je v odumřelých zásobních orgánech, tedy jestli je rostlina před odumřením vyprázdní nebo ne – tím je samozřejmě ovlivněna rozložitelnost vzniklého opadu i jeho energetická a živinová hodnota.

Kořeny jsou pro většinu rostlin nepostradatelné. Mechanicky upevňují rostlinu v půdě, ale hlavně zajišťují příjem vody a živin. Biomasa kořenů dosahuje tuny suché biomasy na hektar v suchých savanách, až přes 100 t/ha v temperátních a tropických lesích, může tvořit 15–90 % celkové biomasy rostlin (tab. 3). Roční produkce kořenů u polních plodin je v závislosti na plodině a půdních a klimatických podmínkách 0,5 až 5 tun suché biomasy na hektar, u travních porostů kolem 5 t/ha, v listnatých lesích 2–9 t/ha a v jehličnatých lesích 1–11 t/ha. Kořeny jedné rostliny mohou zasahovat do vzdálenosti desítek metrů a pronikají do hloubek až 50–60 m, zvláště u dlouhověkých stromů. Polní plodiny obvykle mají většinu kořenové masy soustředěnou do svrchních vrstev (tedy 30–40 cm), ale např. kořeny vojtěšky čili tolice seté (*Medicago sativa*) běžně rostou do hloubky několika metrů (podle půdy, v mělkých půdách jde o menší hloubku, a také podle stáří rostlin, ve druhém nebo třetím roce pěstování dosahují na dostatečně hluboké půdě do 10 m i více). Zásadní pro půdní organismy a biologické procesy je, že z obrovské biomasy kořenů každoročně odumírá někdy i podstatná část (30–90 %) a přísun organické hmoty do půdy v této formě tak několikrát přesahuje přísun nadzemního opadu.

U bylinných společenstev (která tvoří polovinu vegetace souše) není veškerá podzemní biomasa rostliny tvořena kořeny, nebo alespoň ne jemnými kořeny. Její velkou část představují podzemní zásobní orgány, které bývají stonkového původu (oddenky, hlízy, cibule), liší se svou vytrvalostí a také se stávají součástí podzemního opadu. Biomasa oddenků na našich loukách dosahuje v závislosti na intenzitě obhospodařování 30–50 % nadzemní biomasy, v mokřadech to může být i 100 %.

Koncepce rhizosféry

Rhizosféra je část půdy v těsné blízkosti kořenů, která je pod přímým (chemickým) vlivem rostlin; tloušťka rhizosféry je nejčastěji několik milimetrů až 1–3 cm. Znamená to mimo jiné, že v dobře zapojeném porostu, kde je svrchní vrstva půdy silně prokořeněná, můžeme celou masu této půdy považovat za rhizosféru. Kořeny rostlin uvolňují do rhizosféry aktivně i pasivně velké množství organických látek a také ionty, např. fosforečné. Tyto rhizodepozice zahrnují např. sliz produkovaný kořenovou čepičkou (tvořený převážně polysacharidy), odlupující se vnější vrstvy kořenů a kořenové exsudáty. Součástí rhizodepozic se však obecně může stát jakákoli látka, kterou je rostlina schopna syntetizovat a posléze uvolnit – pasivním únikem z buněk, aktivní exsudací nebo lyzí (odumřením a rozpadem) buněk (tab. 4).

Rhizodepozice ovlivňují lokální dostupnost živin pro rostliny a slouží zároveň jako zdroj energie a signálních molekul pro půdní organismy. Rhizosféra je tak složitou sítí vztahů mezi rostlinou, půdními organismy a chemickými látkami prostředí. Někdy do ní také bývá zahrnován rhizoplán – povrch kořenů osídlený mikroorganismy, především bakteriemi tvořícími biofilmy. Rostliny vstupují do nepřebíraných interakcí s mikroorganismy, které se uplatňují nejen ve výživě rostlin, ale i při jejich zásobování vodou, ochraně před škůdci a patogeny a v mnoha dalších aspektech.

Rhizosféra se fyzikálně-chemickými vlastnostmi podstatně liší od okolní půdy. Díky produkci exsudátů je obsah rozpustných uhlíkatých sloučenin v rhizosféře řádově vyšší než ve volné půdě, a tak nepřekvapí, že v ní najdeme také řádově větší počty (10–100×) mikroorganismů i dalších skupin edafonu než v okolní půdě (tab. 5, obr. 7 a 8). Jaké mikroorganismy z okolní půdy budou rhizosféru kolonizovat, je zřejmě do jisté míry určeno složením a koncentrací kořenových exsudátů – jejich prostřednictvím může rostlina regulovat rhizosféru společenstva. V rhizosféře se běžně vyskytují mnohé bakterie a archea a dále mykorrhizní houby, které myceliem prorůstají rhizosféru a rozšiřují vliv rostlin prostřednictvím hub na mnohem větší prostor (mykorrhizosféra, viz dále).

V odborné literatuře již bylo popsáno množství mikroorganismů, které pozitivně ovlivňují výživu a růst rostlin, a tyto vztahy jsou zkoumány i na molekulární úrovni (také Živa 2020, 2, str. 81, obr. 5). Jedním z nejdůležitějších procesů v rhizosféře je fixace vzdušného dusíku. Vedle autotrofů (cyanobakterie) se v ní uplatňují

Tab. 3 Podíl biomasy kořenů na celkové biomase různých porostů a plodin. Jednoduchý přepočít pro vojtěšku při 37% podílu kořenů na celkové biomase a při nadzemní biomase např. 8 t ukazují na biomasu kořenů vojtěšky kolem 5 t, při výnosu ječmene 5 t zrna a 3 t slámy je zároveň biomasa kořenů ječmene při 20% podílu kořenů kolem 2 t/ha. Jde samozřejmě o schematické příklady, v konkrétních podmínkách může být biomasa kořenů značně odlišná. Upraveno podle různých autorů (viz P. Lavelle a A. V. Spain 2001)

Ekosystém	Podíl kořenů [hmotnostní %]
jehlčnatý les	60–73
listnatý les (topol)	40
křoviny (lebeda, bělostník)	65–66
traviny (préerie)	50–85
plodiny	–
– vojtěška	37 (27–47)
– ječmen (hnojený)	16
– ječmen (nehnojený)	23
– kostřava	31

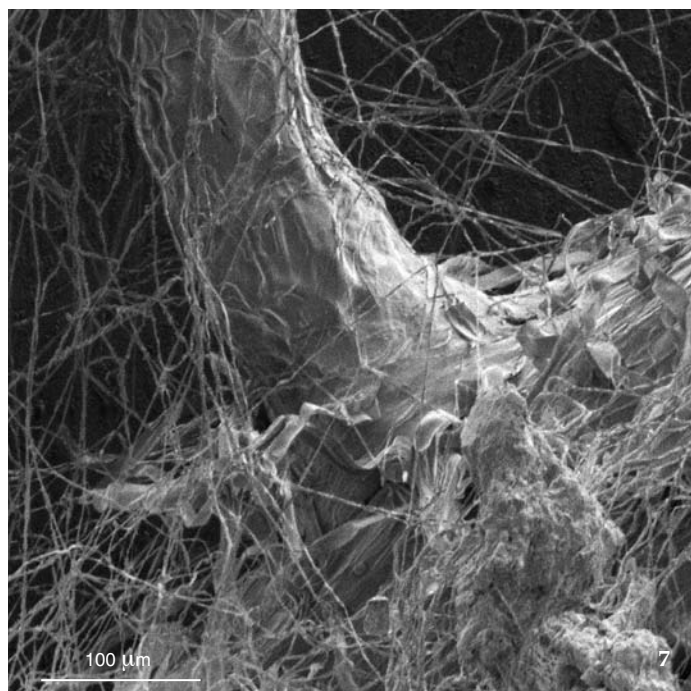
volně žijící heterotrofové (např. zástupci bakteriálních rodů *Klebsiella*, *Azotobacter*, *Bacillus*, *Clostridium*), kteří mohou fixovat N₂ i bez přímého kontaktu s rostlinou a během fixace N₂ vykazují anaerobní nebo mikroaerofilní metabolismus (s rostlinami ale mohou být ve volnějších interakcích). Symbiotickou fixaci N₂ provádějí známá rhizobia (rody *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Sinorhizobium* aj.) stimulující tvorbu hlízek na kořenech rostlin čeledi bobovitých (*Fabaceae*), ale i méně známí zástupci rodu *Frankia* žijící v kořenových

hlízkách olše (*Alnus* spp.) a dalších dřevin z několika čeledí (o biologické fixaci N₂ pojednáme více v některém dalším dílu). Z hub jsou v intenzivních interakcích především mykorrhizní houby, které zároveň zasahují mnohem dále do okolní půdy než samotná rhizosféra.

Na produkci kořenových výměšků reagují samozřejmě i rostlinné patogeny přítomné v půdě. Rhizosféra je tak místem, kde se patogen setkává s rostlinou a za vhodných podmínek ji napadá (obr. 10). K nejzávažnějším rostlinným škůdcům a patogenům v půdě patří hlístice, dále houby a jim podobné oomycety (řasovky). Mohou totiž v půdě dlouhodobě přežívat v podobě odolných cyst nebo spor a jsou schopny napadat i neporušené kořeny. Bakterie (např. druhy *Agrobacterium tumefaciens*, *Ralstonia solanacearum*) napopad většinou pro průnik do kořenů využívají místa poranění a viry se navíc neobejdou bez vhodného vektoru (např. hlístic). Houbová mycelia pronikají do kořenů pomocí enzymů narušujících rostlinnou buněčnou stěnu. Většina hub je nekrotrofních, předem degradují rostlinné pletivo pomocí enzymů a toxinů, a uvolněné látky pak slouží k výživě hyfy; tyto houby mají širokou škálu hostitelů. Naopak biotrofové (např. rez travní – *Puccinia graminis*), využívající živé rostlinné pletivo, bývají vázání na specifické hostitele. Některé houby (např. srpovnička špičatovýtusná – *Fusarium oxysporum*) po proniknutí do kořenů postupují až do cévního systému rostlin, který ucpávají (způsobují tzv. fusariové vadnutí). Hlístice parazitující na rostlinách mají stilet, který používají pro vysávání obsahu buněk. Při kontaktu s rostlinou buď zůstávají vně kořenů, nebo penetrují do rostlinného pletiva a pohybují se uvnitř, nebo se v pletivu

Tab. 4 Forma a složení organických látek uvolňovaných kořeny rostlin do rhizosféry. Rhizodepozice mají různou chemickou povahu i různé fyzikálně-chemické vlastnosti; bez ohledu na specifické termíny, kterými se jednotlivé typy označují, je jejich společnou charakteristikou rostlinný původ. Složení a množství rhizodepozic závisí na druhu rostliny, na jejím růstovém a vývojovém stadiu (rhizodepozice např. uvolňují i klíčící semena a vytvářejí specifickou oblast půdy, spermosféru) a na vnějších podmínkách půdních i klimatických. Upraveno podle: A. C. Kennedy (1998) a D. C. Coleman a kol. (2018)

Typ rhizodepozice	Charakteristika
exsudáty	jednodušší sloučeniny unikající z kořene mezi-buněčnými prostory nebo přes buněčné stěny epidermálních buněk, jejich uvolňování není řízeno metabolismem
exkrety	slizy a podobné nízko- i vysokomolekulární látky uvolňované v důsledku metabolických procesů (např. enzymy)
slizové sekrety	slizy, které mají různý původ, např. v buňkách kořenových čepiček, a uvolňované Golgiho aparátem, hydrolyzáty polysacharidů nebo látky uvolňované při bakteriálním rozkladu buněčných stěn mrtvých epidermálních buněk
gelové sekrety	látky gelové povahy různého původu, z rostlinných buněk i z buněk bakterií, a také minerální a organické koloidy z půdy; spolu tvoří gely, které typicky obalují jemné kořínky a zprostředkovávají kontakt kořene s půdou
lyzáty	látky uvolňované po odumření a lyzi kořenových buněk
skelety buněk	hůře rozložitelné zbytky z uvolněných a odumřelých buněk kořene
plyny	etylen, oxid uhličitý aj., mohou mít rozmanité účinky jak na rostliny, tak na půdní organismy



7 Aktinobakterie vytvářejí hustou síť vláken oplétajících kořen rostliny.

Z kořene vyrůstá jemný kořínek o tloušťce asi 100 μm (0,1 mm), součást kořenového vlášení. Foto V. Křišťáček, skenovací elektronová mikroskopie

8 Aktivita extracelulárního hydrolytického enzymu leucin-aminopeptidázy (LAP) v rhizosféře bazalky pravé (*Ocimum basilicum*). Enzym, produkovaný rostlinami i mikroorganismy, slouží ke štěpení bílkovin na jednoduché aminokyseliny, které jsou přednostně dále využívány a mineralizovány mikroorganismy, ale mohou je v malé míře přijímat i kořeny rostlin.

Aktivita enzymu byla v tomto případě měřena nedestruktivní metodou, kdy byla přímo na půdu s kořeny bazalky přiložena membrána, navlhčená roztokem obsahujícím specifický, fluorescenčně značený substrát, a ponechána zde asi dvě hodiny. V místech, kde se v půdě vyskytoval enzym LAP, došlo k rozštěpení substrátu a po osvětlení membrány UV lampou začal vzorek fluoreskovat.

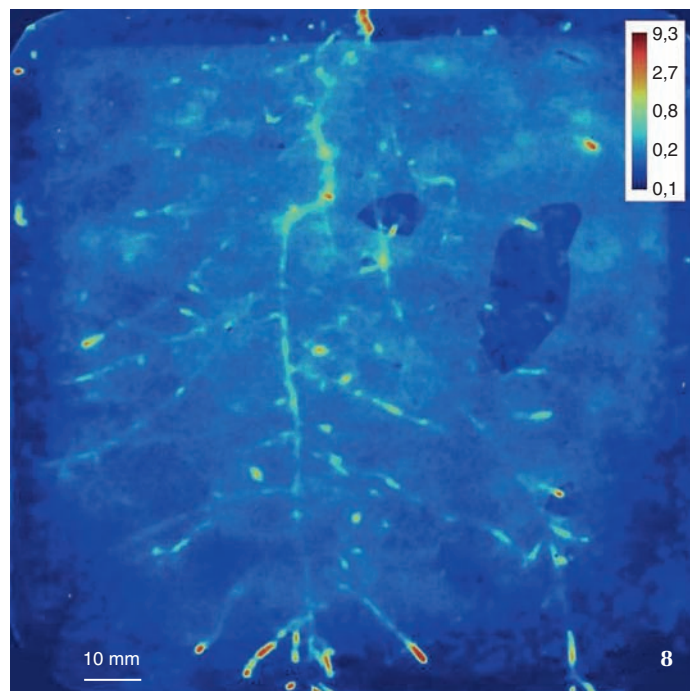
Získaný snímek byl převeden do barevné škály, v níž modrá odpovídá nulové nebo velmi nízké aktivitě enzymu, žlutá až červená naopak vysoké.

Ukazuje, že enzym byl aktivní téměř na celém povrchu kořene a nejvíce v okolí rostoucích kořenových špiček, které do půdy uvolňují nejvíce exsudátů.

Nižší a rozptýlená aktivita LAP je patrná také v rhizosféře, zatímco okolní půda zůstává modrá, tedy bez detekovatelného štěpení proteinů pomocí LAP.

Foto J. Cardenas

rozmnožují (např. háďátko řepné – *Heterodera schachtii*, napadající cukrovou řepu). Kromě konkrétních projevů napadení rostliny, jako jsou hniloby, tumory, padání klíčících rostlin a vadnutí, zhoršují patogeny kořenů samozřejmě také minerální výživu rostlin. Velké množství mikroorganismů v rhizosféře ovlivňuje zdraví rostlin přímo, a to především navozením



Tab. 5 Počet buněk bakterií v půdě v různé vzdálenosti od kořene. Je vidět, že u kořene je zhruba 10× více bakterií než ve vzdálenosti 2 cm od jeho povrchu. I v této vzdálenosti je ale v půdě přítomno obrovské množství mikroorganismů. Upraveno podle: E. A. Paul a F. E. Clark (1996)

Vzdálenost od povrchu kořene [mm]	Počet bakterií [miliard buněk / cm ³]
0–1	120
1–5	96
5–10	41
10–15	34
15–20	13

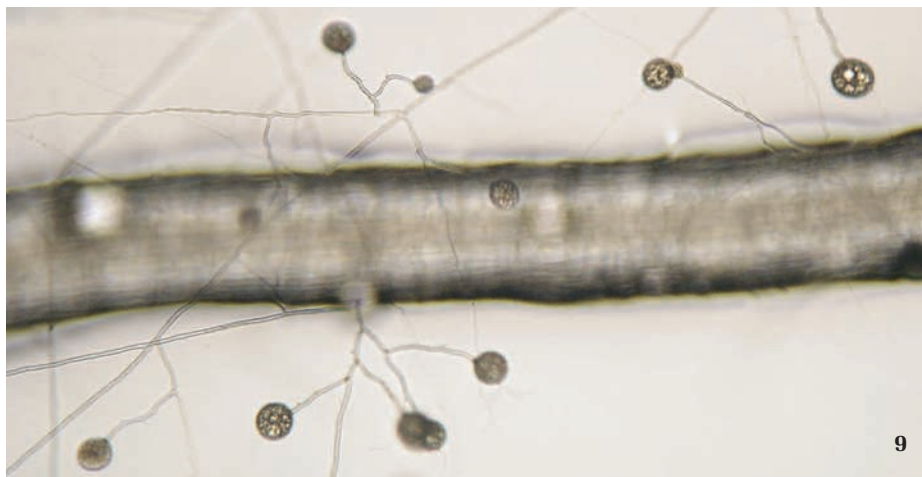
indukované systémové rezistence (ISR, Induced Systemic Resistance). Tím aktivují rostlinné obranné mechanismy a rostlina se může stát odolnější vůči některým patogenům.

Kořeny každé rostliny běžně komunikují s kořenovými systémy jiných rostlin společenstva pomocí širokého spektra sekundárních metabolitů. Ty mohou ovlivňovat růst okolních rostlin jak pozitivně, tak negativně (alelopatie), což má nakonec efekt na celkové složení vegetace. Sekundární metabolity produkované kořeny jsou i signálem pro klíčení semen a tvorbu haustorií u parazitických rostlin – např. klíčení semen u rodu *Striga* z čeledi zárazovitých (*Orobanchaceae*) je indukováno strigolaktony, které produkují příslušné hostitelské druhy. Plynné fytohormony, např. etylen a jasmonáty, vylučované při ataku rostlinného patogenu, mohou působit i na okolní rostliny a vyvolat v nich produkci nízkomolekulárních obranných antimikrobiálních látek – fytoalexinů.

Mikrobiální procesy v rhizosféře i celé půdě významně ovlivňují složení, produktivitu a diverzitu rostlinných společenstev a jsou důležitou součástí globálních procesů a cyklů uhlíku, dusíku, fosforu a dalších biogenních prvků. Odhaduje se např., že mykorrhizní houby a symbiotické

bakterie fixující N₂ poskytují rostlinným společenstvům až dvě třetiny potřeby fosforu a dusíku. Nezanedbatelný vliv na výživu a produktivitu rostlin mají i volně žijící mikroorganismy v rhizosféře. Produktivitu negativně ovlivňují rostlinné patogeny, a to především v agronomickém kontextu. Vliv patogenů na produkci v přirozených podmínkách může být méně významný, protože redukce biomasy jednoho rostlinného druhu je většinou kompenzována rozvojem druhu jiného. Další negativní dopady mají mikrobiální denitrifikace (ztráty N v plynné formě jako N₂O a N₂) a transformace N na dobře rozpustné mobilní formy, které jsou snadno vyplavovány z půdy (nitráty), nebo kompetice o živiny s mikroorganismy.

Vliv mikroorganismů na rostlinnou diverzitu byl studován především u mykorrhizních hub (viz dále), a to s protichůdnými výsledky. Přítomnost mykorrhizních hub může diverzitu jak podporovat, např. díky zvyšování konkurenceschopnosti méně dominantních druhů rostlin, tak snižovat, a to v případech, kdy jsou na mykorrhize závislé dominantní druhy. Vliv na složení rostlinných společenstev a jejich diverzitu mají také bakterie fixující N₂, které tím, že rostlinám zajistí podstatnou část potřebného dusíku, umožňují uchycení pionýrských druhů během počátku primární sukcese; zároveň ale mohou ulehčit průnik invazních druhů do původních společenstev. Patogeny udržují určitou diverzitu rostlin potlačením dominantních druhů a mohou se také podílet na sukcesi vegetace v případech, kdy je napadený dominantní druh zcela nahrazen druhem novým. Zobecnění vztahů mezi mikrobiální diverzitou v půdě a rostlinnou diverzitou je velmi obtížné, především kvůli všeobecně vysoké diverzitě a funkční redundanci půdních mikroorganismů. Vliv mikrobiální diverzity se tak nejvíce projeví v prostředích chudých na živiny, a to spíše jako vliv přítomnosti konkrétních druhů nebo funkčních skupin než jako prostá závislost na počtu druhů mikroorganismů.



Koncepce mykorhizosféry

Naprostá většina rostlin (uvádí se až 95 % známých druhů) vytváří mykorhizu. Asociace mezi kořeny a mykorhizními houbami je tak nejrozšířenějším symbiotickým vztahem v půdním prostředí a významně ovlivňuje dění v něm. Zatímco rhizosféra rostlin je definována jako kořeny a bezprostřední zóna půdy, mykorhizosféra navíc zahrnuje oblast půdy ovlivněnou houbovým myceliem prorůstajícím dále do okolí, jde tedy o kombinaci rhizosféry a hyfosféry (obr. 11). Někdy je jako rhizosféra označována vnitřní část mykorhizosféry. Na prostředí mykorhizosféry mají vliv jednak činnost kořenů, jednak aktivity extraradikálního (mimokořenového) mycelia – exsudace hyf, produkce glykoproteinu glomalinu, extracelulárních enzymů aj. Zásadní rozdíl vykazuje také diverzita a početnost mikrobioty v mykorhizosféře. Od okolní půdy se mykorhizosféra liší reakcí (pH), oxidačně-redukčním potenciálem, koncentrací živin i obsahem vody. Hyfy mykorhizních hub mohou dosahovat do relativně velké vzdálenosti od kořene – u ektomykorhizních symbióz řádově až metry, u endomykorhiz centimetry. Mykorhiza a jemné kořínky zajišťují výživu rostliny, ovlivňují konečnou fázi exsudace a působí na mikrobiální aktivitu a diverzitu v mykorhizosféře. Houby mykorhizní symbiózy jsou přímo závislé na alokaci asimilátů z hostitelské rostliny a část z nich pak samy vylučují do půdy spolu s dalšími svými metabolity. Široká škála nízkomolekulárních exsudátů sekretovaných v mykorhizosféře vytváří podmínky pro významné interakce mnoha mikroorganismů i půdních živočichů. V podstatě se dá říci, že také rostliny mají komplexní mikrobiom, jehož půdní část tvoří symbiotické a asociované mikroorganismy v mykorhizosféře. Asociovanými mikroorganismy v tomto případě nazýváme velké množství bakterií, archeí i hub, které sice s rostlinami nevytvářejí tak těsná společenství jako např. rhizobia nebo mykorhizní houby, ale různým způsobem se s nimi vzájemně ovlivňují.

Mykorhizu rozlišujeme na několik typů (tab. 6). Nejrozšířenější je endotrofní (především arbuskulární) mykorhiza, kterou tvoří přes 60 % rostlinných druhů, v našich podmínkách převážně bylin, ale najdeme ji také u některých dřevin (např. jasan, javor, trnka, svída, dřín, bez, jalovec). Endomykorhizu má i většina zemědělských

plodin včetně těch nejvýznamnějších, jako jsou pšenice, rýže a kukuřice, ale s výjimkou např. řepky, hořčice, košťáloviny a jiných rostlin z čeledi brukvovitých, ty mykorhizu nemají, podobně jako rostliny merlíkovité, hvozdíkovité nebo šáchorovité. Naše hlavní druhy stromů (smrk, borovice, jedle, dub, buk, habr aj.) mají ektotrofní mykorhizu, některé dřeviny (např. z rodů vrba, slivoň nebo blahovičník – eukalyptus) vytvářejí ekto- i endomykorhizu zároveň.

Hyfy mykorhizních hub pomáhají rostlině hlavně v příjmu vody a živin (zejména fosfor z málo rozpustných zdrojů, dusík v minerální i organické podobě a dalších mobilních iontů, např. K^+ , Na^+ , Ca^{2+} a Zn^{2+}) a na oplátku poskytují rostlině „svým“ houbám uhlíkaté sloučeniny (obr. 12). Endomykorhizní houby spotřebují asi 4–10 % (výjimečně až 20 %) uhlíku, který rostlina fixuje fotosyntézou, zatímco podpora ektomykorhizního mycelia je náročnější a vyžaduje 7–30 % fixovaného uhlíku. Mechanismus zlepšeného příjmu živin spočívá zejména v mnohonásobném zvětšení aktivního povrchu celého systému (kořenů, hyf) a dále ve větším objemu půdy, z něhož rostlina může živiny čerpat. V případě některých ektomykorhizních hub se přidává ještě jejich schopnost rozkládat komplexní organické látky pomocí extracelulárních enzymů a zpřístupňovat živiny také z nich. Pozorovat lze i další pozitivní přínosy mykorhizní asociace v půdě. Hyfy prorůstají půdou a mechanicky i pomocí vylučovaných látek napomáhají spojování půdních částic do agregátů, čímž přispívají k tvorbě struktury půdy. Mykorhizní houby také mění složení



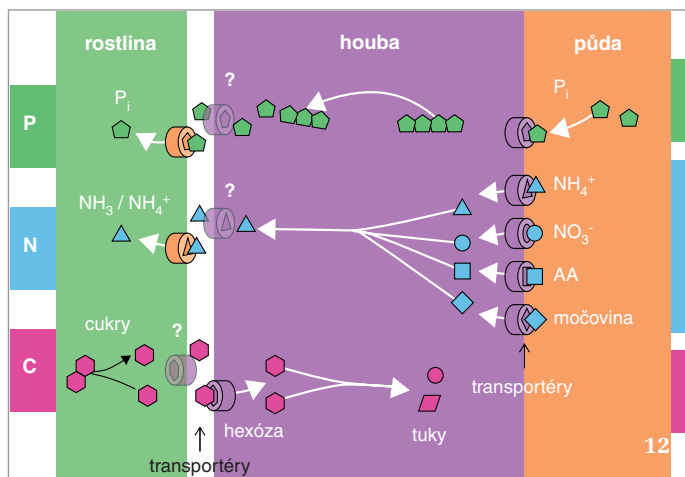
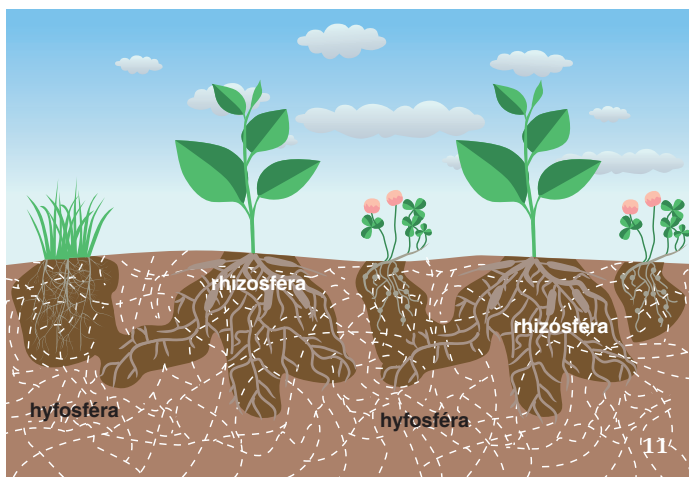
9 Mykorhizní houby žijí ve velmi těsném spojení s rostlinami, z čehož mají prospěch obě strany. Kořínky mrkve s myceliem a sporama arbuskulární mykorhizní houby *Rhizophagus irregularis*. Foto M. Janoušková

10 Strupovitost brambor. Půdní mikroorganismy jsou zcela nezbytné pro fungování půdy a tím celých ekosystémů. Kromě převážně „užitečných“ bakterií se však v půdě nacházejí i bakterie způsobující choroby plodin. Příkladem může být vláknitá aktinobakterie *Streptomyces scabies* (také Živa 2020, 1, obr. 7). Tyto bakterie se běžně vyskytují v půdě a za jistých okolností, např. při neutrálním či mírně zásaditém pH a za sucha, mohou napadat hlízy brambor a způsobovat obecnou strupovitost – jednu z nejrozšířenějších chorob brambor, která negativně ovlivňuje klíčení hlíz, zhoršuje jejich vzhled a zvyšuje podíl odpadu při zpracování. Foto V. Křišťůfek

11 Koncepce rhizosféry a mykorhizosféry. V rhizosféře bez mykorhizy se kumulují půdní mikroorganismy kolem kořenového vlášení i silnějších kořenů a na jejich povrchu (rhizoplán) vlivem substrátů a chemických signálů uvolňovaných rostlinou. V rhizosféře s mykorhizou se oblast společného vlivu rostliny a mykorhizních hub podstatně rozšiřuje; můžeme zde schematicky rozlišit vnitřní zónu, kam zasahuje vliv kořenů (rhizosféru), a vnější hyfosféru, která je pod vlivem houbových hyf. V této mykorhizosféře jsou prostřednictvím vláken hub propojeny nejrůznější rostliny a dochází k výměně informací prostřednictvím chemických látek, a to jak v rámci rostlin jednoho druhu, tak mezi různými druhy. Mykorhizosféra má mnohem větší dosah než rhizosféra a významně zvětšuje objem půdy, která je ovlivněna aktivitou rostlin a z níž může spojený systém rostlin a mykorhizních hub čerpat vodu a živiny. Podle: R. J. H. Sawers a kol. (2008)

12 Schéma interakcí mezi rostlinou a mykorhizní houbou. Rostlina poskytuje svým houbovým partnerům asimiláty, jednoduché organické sloučeniny, zde označené jako cukr hexóza. Z nich houba syntetizuje další organické látky pro svou potřebu. Pro přenosy látek a iontů mezi půdou, houbou a rostlinou se využívají různé membránové „transportéry“, jejichž podstata je poznána pouze částečně (zde naznačené otazníky). Z půdy do rostliny proudí prostřednictvím houby fosfor (anorganický fosfát P_i), různé dusíkaté ionty a látky včetně aminokyselin (AA) a možná i jiné živiny. Mykorhizní symbióza významně zlepšuje výživu rostlin minerálními prvky. Upraveno podle: D. C. Coleman a kol. (2018)

a množství exsudátů vstupujících do půdy, ovlivňují hormonální rovnováhu rostliny a fungování průduchů, a to zvláště za podmínek nízké dostupnosti vody. Jejich schopnost fungovat a metabolizovat za vlhkostně mnohem nepříznivějších podmínek než kořeny rostlin může pozitivně ovlivnit příjem vody a živin v období stresu suchem. Mnohokrát byl také zaznamenán kladný vliv mykorhizy na redukci patogenů, zejména houbových.



Tab. 6 Typy mykorhizy, jejich charakteristické rysy, skupiny hub, které mykorhizu tvoří, a jejich rostlinní symbionti. Podle různých autorů (viz P. Lavelle a A. V. Spain 2001). AM – arbuskulární mykorhiza, EcM – ektomykorhiza, EcDM – ektendomykorhiza, Arbutoid – arbutoidní, Monotropoid – monotropoidní, Ericoid – erikoidní, Orchid – orchideoidní mykorhiza. Skupiny hub: M – Mucoromycota, A – Ascomycota (vřeckovýtrusné), B – Basidiomycota (stopkovýtrusné). Skupiny rostlin: Bryo – Bryophyta (mechorosty); Pterido – Pteridophyta (kapradorosty); Gymno – Gymnosperma (nahosemenné); Angio – Angiosperma (krytosemenné); Ericales (vřesovcovité); Monotrop – Monotropaceae (hnilákovité); Orchida – Orchidaceae (vstavačovité). Hyfy v buňkách: Arb – arbuskuly („keříčky“).

	Typ mykorhizy						
	AM	EcM	EcDM	Arbutoid	Monotropoid	Ericoid	Orchid
hyfy se septy	–	+	+	+	+	+	+
hyfy pronikající do buněk	+	–	+	+	+	+	+
klubička hyf v buňkách	Arb	–	+	+	–	+	+
skupina hub	M	B, A, M	B, A	B	B	A	B
skupina rostlin	Bryo Pterido Gymno Angio	Gymno Angio	Gymno Angio	Ericales	Monotrop	Ericales	Orchida

Je zřejmé, že mykorhiza většinou pozitivně ovlivňuje ekofyziologii rostliny jako jedince (i když je také známo, že za jistých okolností se tento vzájemně výhodný partnerský vztah může změnit na vztah konkurenční). Mnohem méně jasná je role mykorhizních symbióz v rostlinných společenstvech. Rostliny různých druhů propojuje společná síť mycelia a v poslední době se ukazuje, že tyto síť mohou hrát velmi významnou roli. Mohou se po nich přenášet nejen minerální živiny či uhlík, jak bylo již dříve prokázáno, ale i signály o herbivorii nebo napadení patogeny. Sousední rostliny přenesou pomocí společné sítě signál o napadení dřívě, než infekce zasáhne okolí. O této úrovni komunikace mezi rostlinami prostřednictvím sítě houbových hyf nemáme zatím mnoho informací.

Zastoupení různých typů mykorhiz se liší v závislosti na charakteru ekosystému, a zejména pak na jeho „živinové ekonomice“. Ve středoevropských podmínkách v lesích středních a vyšších poloh, na živinově chudých, kyselých půdách, zcela dominuje ektomykorhiza. Tvoří ji druhy hub, které si zachovaly schopnost efektivně rozkládat složité organické látky, z nichž je převážně tvořen opad v těchto lesích

(jehlice, bukové a dubové listy, větvičky, kůra apod.), a uvolnit z nich dusík. Pro ekosystémy nižších poloh, především pro louky, trávníky a pole, je typická endomykorhiza, přesněji především arbuskulární mykorhiza. Díky mírnějšímu klimatu a lepším živinovým podmínkám zde probíhá intenzivní dekompozice opadu (s příznivějším složením ve srovnání s lesy), následovaná mineralizací a nitrifikací. Proto se dusík v dostupných minerálních formách v těchto půdách nachází ve větším množství. Arbuskulární houby mají velice tenké mycelium, umožňující pronikat do malých půdních pórů a zvyšovat tak objem exploatovaného prostoru v půdě. Zároveň se předpokládá, že exsudáty uvolňované hyfami stimulují činnost bakterií solubilizujících fosfát, které se běžně v mykorhizosféře nacházejí a svou aktivitou uvolňují málo rozpustné anorganické sloučeniny fosforu. Existují údaje o tom, že v určitých podmínkách může fosfor dodaný houbou tvořit až 100 % jeho příjmu. Lze tedy shrnout, že zatímco klíčovou rolí ektomykorhiz je zpřístupnit rostlině dusík vázaný v těžko rozložitelném opadu, endomykorhizní houby výrazně zlepšují především výživu rostliny fosforem.

Někdy se uvádí, že v zemědělských půdách je význam a výskyt mykorhizních hub menší než v přirozených ekosystémech. Zpravidla to bývá přisuzováno vyššímu obsahu živin, zejména fosforu, v hnojených zemědělských půdách, což vytváří podmínky, za kterých rostliny nejsou „nuceny“ využívat pomoc houbového partnera. Dalším důvodem pravděpodobně je, že řada zemědělských plodin (řepka aj., viz výše) mykorhizní symbiózu nevytváří, a proto jejich rozšíření pěstování mykorhizu dále omezuje. Přesto jsou vyvíjeny metody, jak využít příznivého působení mykorhizy i u zemědělských plodin. Dnes máme k dispozici preparáty obsahující namnožené mykorhizní houby, ale zkušenosti s nimi jsou rozporuplné. Nemusejí totiž účinkovat vždy a ve všech podmínkách, a hlavně není jasná jejich ekonomická návratnost; podobně jako u jiných komerčních přípravků obsahujících živé mikroorganismy. Pokoušíme se s jejich pomocí manipulovat se společenstvem mikroorganismů v půdě, které bývá samo o sobě nesmírně bohaté a nemusí „přijmout“ člověkem uměle dodané bakterie nebo houby. V silně konkurenčním prostředí půdy tyto vnesené mikroorganismy často neuspějí. Základní aspekty konvenčního intenzivního zemědělství (průmyslová hnojiva, pesticidy, těžká mechanizace, pěstování plodin netvořících mykorhizu aj.) obecně nepodporují život v půdě ani fungování mykorhizních symbióz (více o mykorhizách a jejich významu např. v Živě 2008, 5: 199–201; 2017, 5: 233–240 nebo 2018, 5: 236–237).

V příštím dílu si přiblížíme význam půdní organické hmoty a společenstev půdních organismů v koloběhu uhlíku v suchozemských ekosystémech i v globálním měřítku.

Kolektiv spoluautorů: Dana Elhottová, Alica Chroňáková, Eva Kaštovská a Jitka Klimešová

Příspěvek vznikl s podporou programu Strategie AV21 Záchrana a obnova krajiny.

Seznam použité literatury je uveden na webové stránce Živy. K dalšímu čtení např. Živa 2005, 4: 153–155; 2006, 1: 9–12; 6: 249–251; 2016, 2: 56–60; 2020, 1: 10–11; 2: 65–67 a XXXII–XXXIII; 2021, 1: XXIX.