

Zbornik gozdarstva in lesarstva 88 (2009), s. 11 - 19

GDK: 181.351:161(045)=163.6

Prispelo / Received: 21. 10. 2008

Sprejeto / Accepted: 26. 03. 2008

Izvirni znanstveni članek

Original scientific paper

INTERAKCIJE V MIKORIZOSFERI DOLOČAJO DINAMIKO OGLJIKA V EKOSISTEMU BUKOVIH GOZDOVTine GREBENC¹, Hojka KRAIGHER²

Izvleček

Zaloga ogljika v gozdnih tleh je največji bazen terestričnih zalog organskega ogljika, njegova dinamika pa je vezana na talne, predvsem simbiotske organizme. Med najpomembnejše simbiote v gozdnih tleh, tako po vrstni kot funkcionalni pestrosti, sodijo ektomikorizne glive. V gozdnih ekosistemih v Sloveniji, v katerih prevladuje bukev, smo na osnovi morfoloških in molekularnih znakov identificirali večje število mikoriznih gliv in nekatere nove na kratko opisali. Na osnovi številčnosti posameznega tipa ektomikorize smo prvič izračunali prispevek tipa (vrste glive) ektomikorize k neposrednemu skladiščenju ogljika v ektomikorizi in v tleh v zgornjih plasteh tal (do globine 20 cm). Podatke o ogljiku, shranjenem v ektomikorizi, smo primerjali z modeliranimi količinami celotnega ogljika v gozdnih tleh, shematsko prikazali povezave in tokove ogljika ter pomen ektomikorize za dinamiko ogljika v gozdnih ekosistemih z bukvijo.

Ključne besede: gozdna tla, bukev (*Fagus sylvatica* L.), ektomikoriza, vrstna in funkcionalna pestrost ektomikorize, dinamika ogljika, ogljik v ektomikorizi

INTERACTIONS IN MYCORRHIZOSPHERE DETERMINE CARBON DYNAMICS IN BEECH FOREST ECOSYSTEMS

Abstract

Forest soils are the major stocks of organic carbon in terrestrial ecosystems. The dynamics of carbon in soil is closely related to soil (micro)organisms, predominantly symbiotic organisms. Key symbionts in forest soils regarding their taxonomic and functional diversity are ectomycorrhizal fungi. In the present study, we have analysed ectomycorrhizal community in beech dominated forest stands using morphological and molecular identification of ectomycorrhizae. Several new types were discovered and briefly described in soil samples taken in beech forest stands, down to 20 cm deep. Based on ectomycorrhizal type abundance, we have calculated the (static) content of total carbon in each of the type. Quantities of carbon stored in ectomycorrhizae were compared with modelled quantities of total carbon in forest soils. We summarise the role and importance of ectomycorrhizae for carbon dynamics in beech dominated forest ecosystems.

Key words: forest soils, beech (*Fagus sylvatica* L.), ectomycorrhiza, species and functional diversity of ectomycorrhiza, carbon dynamics, carbon stored in ectomycorrhiza

INTRODUCTION**UVOD****GOZDNA TLA IN MIKORIZOSFERA**

Glive oblikujejo eno od petih samostojnih kraljestev (WHITTAKER 1969) in so ubikvitni organizmi. So skupina organizmov, ki ne morejo sami fiksirati energije, ampak prejemajo energijo (parazitizem, saprotrofija), shranjeno v rastlinskem in živalskem materialu (DIGHTON 2003), ali s transportom od simbiotskih partnerjev (READ 1998). Mikorizne glive sestavljajo ključno povezovalno komponento gozdnih tal (GININAZZI-PEARSON 1984) in omogočajo povezavo različnih primarnih producentov in porabnikov v več sukcesijskih fazah gozda, ki nastanejo kot posledica ujm, naravne sukcesije

ali človekovega vpliva na gozd. Micelijske mreže zagotavljajo časovno in prostorsko prerazporejanje hranil in vode med viri in porabniki ter posledično vplivajo na taksonomsko in funkcionalno pestrost celotnega gozdnega ekosistema (GREBENC / KRAIGHER 2007). Tako so glive ena izmed ključnih biotskih komponent pri kroženju hranil (DIGHTON 2003). Mikoriza povezuje rastline iste in različnih vrst med seboj, omogoča časovno in prostorsko redistribucijo hranil, vpliva na spremenjeno sestavo mikroorganizmov v mikorizosferi ter na raznolikost biološke komponente v gozdnih tleh in celotnem ekosistemu (KRAIGHER 1996, 1999). Učinkovitost sožitja je odvisna od vrste in seva / populacije glive in rastline in interakcij med njimi, zato je za razumevanje delovanja in sledenje morebitnim spremembam v opazovanem gozdnem ekosistemu nujno poznavanje vrstne sestave partnerjev v simbiozi.

¹ dr. T. G., univ. dipl. biol., Gozdarski Inštitut Slovenije, Večna pot 2, 1000 Ljubljana, SLO, tine.grebenc@gozdis.si

² izr. prof. dr. H. K., univ. dipl. biol., univ. dipl. inž. gozd., Gozdarski Inštitut Slovenije, Večna pot 2, 1000 Ljubljana, SLO, hojka.kraigher@gozdis.si

DINAMIKA OGLJIKA V GOZDNIH TLEH

Zaloge ogljika (C) v tleh sestavljajo največje terestične zaloge organskega ogljika (WATSON *et al.* 2001). Do 90 % celotne primarne produkcije gozdov se v obliki rastlinskega opada (listje, les, korenine in drugo) vključuje v krog razkroja organskega materiala (GRAÇA / BÄRLOCHER / GESSNER 2005). Ocene, narejene za zmerne klimate v srednji Evropi, kažejo, da je od celotnega ogljika v drevju (ocenjeno na 110t C/ha) 26t C/ha v debelih olesenelih koreninah in dodatnih 1,2t C/ha v drobnih koreninah. Zaloge vezanega ogljika v organski snovi so največji kopenski zbiralnik ogljika, kljub temu pa ponori v kemijske, biološke in strukturne oblike v tako kompleksnem sistemu, kot so gozdna tla, pogosto niso znani oziroma natančneje ocenjeni (VALENTINI *et al.* 2000; JANSSENS / CEULEMANS 2000).

Spremembe v okolju posredno in neposredno vplivajo na alokacijo ogljika v tla. Bistvene spremembe okolja, ki lahko delujejo v gozdnih ekosistemi, so: značilno spremenjene koncentracije CO₂, O₃ in drugih toplogrednih plinov, požari, pospešeno izčrpavanje hranil, spremembe v sukcesijah vrst, invazivne vrste in drugi naravni ali človekovi vplivi. Spremembe delujejo na več ravneh (slika 1), saj lahko vplivajo na spremembe v delovanju krošenj, združbi nadzemnih herbivorov in lastnostih tal, npr. na kakovost ogljika in hranil v tleh in talno prehranjevalno verigo, vključno s podzemnimi herbivo-

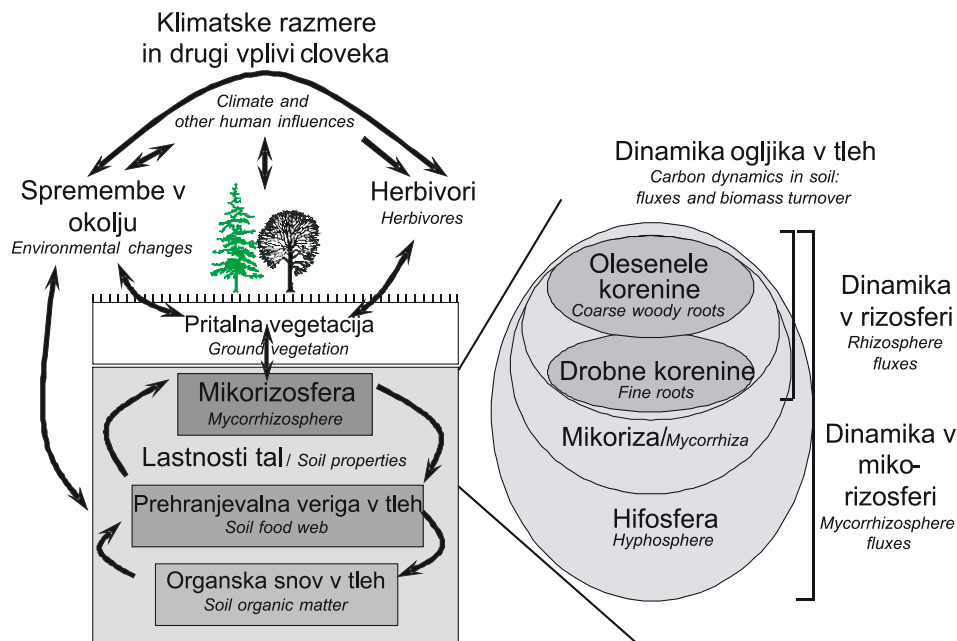
ri. Spremljanje dogajanj in delovanja vplivov nad in v gozdnih tleh zahteva kompleksen pristop, predvsem k analizam tal s hkratnim merjenjem biomase posameznih komponent, respiracije tal, delovanja biokomponente tal in drugih parametrov.

NETO PRIMARNA PRODUKCIJA PODZEMNEGA DELA EKOSISTEMA

Raziskave korelacij med primarno neto proizvodnjo nadzemnih delov ekosistema (PNPN) in primarno neto proizvodnjo podzemnih delov (PNPP) ne kažejo skladnih rezultatov. Med neto produkcijama bodisi ni značilnih korelacij (GOWER *et al.* 2001) oziroma je povezava različna, glede na drevesno vrsto (pozitivna ali negativna) (REICH / BOLSTAD 2001). Edina komponenta podzemne biomase, ki je v korelaciji z neto primarno produkcijo nadzemnih delov, je biomasa debelih olesenelih korenin. Za druge elemente lahko vpeljemo le splošno enačbo (enačba 1) (GIARDINA *et al.* 2005), ki vključuje vse oblike ogljika v gozdnih tleh, razen stabiliziranega organskega ogljika.

$$\text{Enačba 1} \quad \text{PNPP} = \Delta B + D + H + E + M,$$

kjer je PNPP = primarna neto proizvodnja podzemnih delov; ΔB = sprememba v biomasah korenin (vseh dimenzij); D = proizveden detrit (odmiranje korenin, izguba rastlinskih tkiv,



Slika 1: Shema kompleksnega delovanja sprememb v nadzemnih delih gozda na tla in procese v tleh (prirejeno po: GIARDINA *et al.* 2005).

Fig. 1: Schematic presentation of the influence of above ground environmental changes and transfer of changes into forest soils and below ground processes (modified after GIARDINA *et al.* 2005).

odmiranje mikorize med letom); H = izgube zaradi herbivorov; E = eksudacija iz korenin; M = pretok ogljika v mikorizo.

Za večino parametrov in sprememb (ΔB , ΔD , ΔH , ΔE) obstajajo ocene in konkretni podatki kot tudi validirane modelne ocene, medtem ko za mikorizo (M) podatkov skorajda ni oziroma so splošni in ne upoštevajo taksonomske in funkcionalne pestrosti tipov ektomikorize. Zato smo želeli na primeru odraslega sestoja z bukvijo, kot prevladujočo vrsto v Sloveniji, ugotoviti, kakšne so dejanske količine ogljika, shranjenega v posameznih tipih ektomikorize in celotni združbi ter kakšne so količine glede na drobne korenine na istih rastiščih.

MATERIAL IN METODE

MATERIAL AND METHODS

Študij tipov ektomikorize v sklenjenem sestoju in sestojni vrzeli, kot primeru področja z močnim antropogenim vplivom, so v dveh zaporednih letih potekale na ploskvah v Snežni jami in v gozdnem rezervatu Rajhenavski Rog, v mešanem jelovo-bukovem gozdu na Kočevskem oz. Novomeškem gozdnogospodarskem območju. Ploskve in analize so bile zasnovane v okviru evropskega projekta NATMAN, ploskve so podrobneje predstavljene v prispevku KRAIGHER in sodelavci (2002). Analize smo opravili tudi na raziskovalni ploskvi v okviru evropskega projekta CASIROZ, kjer smo tipe ektomikorize analizirali v treh letih, petkrat v posamezni rastni sezoni (GREBENC / KRAIGHER 2007a). Na ploskvi so se poleg korenin bukve pojavljale tudi korenine jelke, ki smo jih na osnovi anatomsko-morfoloških lastnosti ločili in jih, razen v primeru ugotavljanja števila kratkih korenin na enoto površine ali volumna tal, v nadaljnjih preračunih nismo uporabljali.

Tipe ektomikorize smo v standardiziranih vzorcih tal (stalna globina in volumen) očistili in jih ločevali s pomočjo binokularne lupe in mikroskopa (KRAIGHER 1996). Tipe ektomikorize smo identificirali na osnovi anatomskih in morfoloških lastnosti (AGERER 1987-2006; BRAND 1991; INGLEBY *et al.* 1990) ter molekularnih markerjev (KRAIGHER / JAVORNIK / AGERER 1995; GREBENC / KRAIGHER 2007b). Vsem tipom ektomikorize kot tudi nemikoriznim kratkim koreninam do premera 2mm smo določili suho težo. Delež vitalnih in nevitálnih mikoriznih korenin za bukev smo dodatno povzeli po izbranih originalnih virih za Slovenijo za zadnjih 10 let (za seznam gl. GREBENC / KRAIGHER (2007c)).

Delež ogljika v ektomikorizi smo ocenili na osnovi povprečja deležev ogljika v tankih koreninah (KRAIGHER 1991; BARBAROUX / BREDA / DUFRENE 2003; ŽELEZNIK *et al.* 2007), količine pa preračunali glede na povprečno suho težo posamezne očiščene ektomikorizne ali kratke korenine na bukvi (GREBENC *et al.*, neobjavljeni podatki).

REZULTATI IN DISKUSIJA

RESULTS AND DISCUSSION


V analiziranih vzorcih tal z raziskovalnih ploskev, vključenih v študijo, smo na bukvi kot simbiotskem partnerju ločili in opisali 24 različnih tipov ektomikorize. 14 smo jih na osnovi znanih opisov določili do vrste: *Byssocorticium atro-virens* (Fr.) Bondartsev & Singer ex Singer; *Cenococcum geophilum* Fr.; *Fagirhiza fusca*; *Fagirhiza spinulosa*; *Laccaria amethystina* Cooke; *Lactarius acris* (Bolton) Gray; *L. pallidus* Pers.; *L. subdulcis* (Bull.) Gray; *L. vellereus* (Fr.) Fr.; *Russula cyanoxantha* (Schaeff.) Fr.; *R. illota* Romagn.; *R. mairei* Singer; *R. ochroleuca* (Pers.) Fr.; *Tricholoma sciodes* (Pers.) C. Martín. ter dodatni dve vrsti na novo opisali: *Tomentella terrestris* (Berk. & Broome) M.J. Larsen; in *Entoloma rhodopolium* Berk. & Broome. Za druge tipe ektomikorize, pri katerih smo glivnega partnerja opisali le do rodu, pa podajamo identifikacijo, kratke opise in komentarje k pojavljanju v preglednici 1.

Nabor najdenih vrst predstavlja večino opisanih tipov ektomikorize na bukvi (BRAND 1991; AGERER 1987-2006), manjkata oziroma v manjšem številu se pojavljata le rodova *Russula* in *Ramaria*, sicer pogosto najdena kot trosnjaki na rjavih pokarbonatnih tleh rastišč z bukvijo (GREBENC 2005). Število najdenih vrst na ploskvi Rajhenavski Rog je relativno veliko v primerjavi z drugimi ploskvami z bukvijo kot prevladujočo vrsto v gospodarskem gozdu (GREBENC 2005) oziroma v odraslem vendar sajenem sestoju (GREBENC / KRAIGHER 2007a), kar kaže na ohranjenost pragozdnega rezervata ter na pomen le-tega pri ohranjanju biotske raznolikosti in življenjskega prostora za ektomikorizne glive.

Količina shranjenega ogljika v posamezni ektomikorizni korenini se razlikuje glede na analizirano vrsto (preglednica 2). Absolutne količine navzgor se razlikujejo predvsem pri tipih ektomikorize s številčnejšimi izhajajočimi elementi (npr. *R. cyanoxantha* – hife, cistide in želatinozni matriks, *R. mairei* - cistide) in glede na večino tipov ektomikorize z večjimi premeri osi (*L. vellereus*).

Preglednica 1: Kratki opisi še neobjavljenih tipov ektomikorize (ECM) na buki

Table 1: Short descriptions of yet undescribed types of ectomycorrhizae on European beech.

Tip ektomikorize	Vejanje in rast ECM	Barva, plašče, površina, velikost ECM	Izhajajoči elementi	Anatomija plašča	Anatomija izhajajočih elementov	Anatomija rizomorfov	Analiza molekularnih markerjev	Opombe
<i>Cortinarius sp. 2 + Fagus sylvatica</i>	Enostavno, monopodialno-pinatno, ukripljena, zvitja	Bela, svetleča, vršički enake barve, starejši in poškodovani deli ECM oker, površina bombažasta, dolžina do 5 mm, premer glavne osi 0.20-0.30 mm, reakcije s KOH nismo opazili	Hife in rizomorfi, pogosti, številni	Plektenhimatski, hife brez opaznega vzorca ureditve, želatinoznega matriksa nismo opazili, celična stena hif tanka, septa brez zaponk	Izhajajoče hife pogoste prek celotne ECM, septa brez zaponk, celična stena odebeljena, interseptne tanke, brezbarvne, premer hif 3-4.5 µm, pogoste anastomoze	Pogosti, nediferencirani, hife le rahlo povezane, vse hife z enotnim premerom 2.5-4 µm, rb rizomorfa volnat, opazne hife z zaponkami	Nismo opravili	V primerjavi z nekaterimi drugimi opisi iz rodu <i>Cortinarius</i> pri vzorcu nismo opazili zaponk pri hifah plašča, pojavljajo pa se izhajajoče hife z značilno večjim premerom
<i>Entoloma rhodopolum</i> (Fr.) P. Kumm. + <i>Fagus sylvatica</i>	Nepravilno monopodialno-piramidalen, dolg 80 mm ali več, nerazvejene konci ravni do ukripljeni, redko zvit	Svetleče bela, starejši deli sivii, vršiček mikorizne korenine cilindričen do zasijeni, nerazvejene konci dolgi do 10 mm, premer 0.15 - 0.3 mm; površina mikoriznega sistema vidna, celice korteksa ne preseva-jo skozi plašč, mikoriza ni karbonizirajoča	Izhajajoče hife redke, pretežno na mestih poškodb, rizomorfi pogosti	Plektenhimatske, hife nepravilno urejene ali v vzporednih snopih, B tip plašča, dolžina 15 - 110 (150) µm, brez barve, gladke ali delno z prilepljenimi delci substrata, celična stena 0.2 - 0.5 µm, septa tako debela kot celična stena, matriks obstaja, a ni želatinozen. Notranje plasti plašča plektenhimatske, hife pretežno urejene v širokih vzporednih snopih, snopi vzporedni z osjo korenine	Izhajajoče hife se pojavljajo kot hife zgornjih plasti plašča na mestih poškodb in lomov mikorizne korenine	Rizomorfi nediferencirani, robovi gladki, hife urejene tesno skupaj, vse približno enakega premera, tip B, nodiji se pojavljajo kot enostavna razcepšča, osrednja hifa ni razširjena, premer centralne hife v rizomorfu 4 - 6 µm, celice dolge 25 - 100 µm, celične stene in septe debele 0.2 - 0.5 µm, periferne hife pljenimi delci substrata in premerom 3 - 5(6) µm konci rizomorfov pogosto s prilepljenimi delci substrata	Nismo opravili	 Plašč - zunaj Rizomorf
<i>Laccaria sp. 1 + Fagus sylvatica</i>	Monopodialno pinatno, ukripljena do zvitja	Površina zrnata, dolžina ECM do 2 mm, premer glavne osi 0.25-0.35 mm, obarvanost bela, starejši deli svetlo oker, obarvanost apeksa ista	Izhajajoče hife redke	Zunanji sloj plašča prehodni tip med pseudoparenhimatskim in plektenhimatskim, celice nepravilnih oblik, tip H, vmesni sloj plektenhimatski iz krajših hif, celične stene hif tanke, brezbarvne, notranji sloj plektenhimatski	Hife redke, sepi-rane, brez zaponk. Čistid nismo opazili	Nismo opazili	Primerjava vzorcev s PCR-RFLP bazo podatkov kaže razvrščanje vzorcev med več vrst iz rodu <i>Laccaria</i>	Tip ektomikorize je redek in maloštevilen. Morfološko je podoben vrsti <i>Laccaria amethystina</i> , a ima drugačen tip plašča, vedno je brez vijoličastih odtentkov in največkrat bolj ukrivljen in zvit kot ektomikoriza vrste <i>L. amethystina</i>
<i>Russula sp. 3 + Fagus sylvatica</i>	Monopodialno, pinatno, ukripljena	Površina zrnata, dolžina do 2 mm, premer glavne osi 0.25-0.35 mm, obarvanost -bela, starejši deli svetlo oker, obarvanost apeksa enaka	Nismo opazili	Zunanji sloj pseudoparenhimatski z angularnimi celicami, tip L, celična stena hif plašča tanka, brez barve, notranji sloj plektenhimatski, celice brez zaponk, tesno skupaj, hialine	Nismo opazili	Nismo opazili	Nismo opravili	Tip ektomikorize je redek in maloštevilen. Našli smo le eno ektomikrizno korenino opisane vrste, zato nismo imeli dovolj materiala za podrobnejši opis in določitev z molekularnimi metodami. Vprašljiva je tudi določitev drevesnega partnerja.
<i>Russula sp. 7 + Fagus sylvatica</i>	Enostavno, monopodialno pinatna, ravna	Površina zrnata, z delci substrata, dolžina do 1.5 mm, premer glavne in stranske osi 0.2 - 0.3 mm, bela, starejši deli sivooker, obarvanost apeksa ista	Hife	Zunanji sloj pseudoparenhimatski z epidermoidnimi celicami in rahlim prepletom hif na površini plašča, tip Q, notranji sloj plektenhimatski, sulfovatiln - pozitivna reakcija posameznih celic v zunanjih plasteh plašča	Izhajajoče hife redke, tanke (1.5 - 2.5 µm), brezbarvne, celična stena tanka, hife septirane, septe brez zaponk	Nismo opazili	Nismo opravili	Tip ektomikorize je redek in maloštevilen, našli smo ga le v enem vzorcu zemlje. Anatomsko je tip ektomikorize podoben vrsti <i>Russula matrei</i> , z drugačnim tipom plašča (tip Q). Najverjetneje gre za globlino iz skupine <i>Emeticinae</i> .

<i>Tomentella</i> sp. 1 + <i>Fagus</i> <i>sylvatica</i>	Enostavno, monopodialno- pinatna, ravna	Površina znata, dolžina do 1.5 mm, premeri glavne osi 0.2 – 0.3 mm, barva ECM bela, starejši deli svetlo oker, obarvanost apeksa enaka ali rahlo temnejša, sulfovanilin in 10 % KOH – nismo opazili reakcije	Nismo opazili	Zunanji sloj pseudoparenhimatski, tip M (Q), notranji sloj plektenhimatski	Nismo opazili	Nismo opazili	Nismo opazili	PCR-RFLP analiza ni dala zadetkov, po sekvenciranju je nukleotidno zaporedje najbližje več vrstam iz rodu <i>Tomentella</i> (podatki niso prikazani)	Tip ektomikorize redek in maloštevilen
<i>Tomentella</i> sp. 2 + <i>Fagus</i> <i>sylvatica</i>	Enostavno, monopodialno- pinatna, ravna	Površina znata do granulirana, dolžina glavne osi do 1.75 mm, premeri glavne in stranskih osi 0.2 – 0.3 mm, obarvanost bela do svetlo oker, na posameznih (koreninskih celice ne presevajajo), starejši deli oker, obarvanost apeksa enaka	Hife	Zunanji sloj plašča prehodni tip med pseudoparenhimatskim in plektenhimatskim, celice tankostene, brezbarvne, tip H tip, celične stene brezbarvne, neodebeljene, notranji sloj plektenhimatski		Izhajajoče hife posamezne, brezbarvne, tankostene, septirane, septe z zaponkami	Nismo opravili	Redek tip ektomikorize, v posameznem vzorcu zemlje lahko v velikem številu. Ektomikoriza vrste je anatomsko podobna vrsti <i>Tomentella</i> sp. 1, a nima prosojnega plašča, po celotni ektomikorizi se pojavljajo vijolične ne pege, različen je tudi zunanji sloj plašča. Od vrste <i>Laccaria amethystina</i> se loči po dimenzijah, obarvanju in organizaciji celic v zunanjih plasteh plašča.	Redek tip ektomikorize, v vzorcu zemlje smo našli le posamezne ektomikorizne korenine. Tip ektomikorize <i>Tomentella</i> sp. 3 je podoben vrsti <i>Tomentella</i> sp. 1, razliki sta, da pri opisnem tipu jasno presevajajo koreninske celice skozi plašč hif in izhajajoče hife so vedno brez zaponk.
<i>Tomentella</i> sp. v + <i>Fagus</i> <i>sylvatica</i>	Enostavno, monopodialno- pinatna, ravna do rahlo ukrivljena	Površina gladka, dolžina ECM do 1.5 mm, premer glavne in stranskih osi 0.2 – 0.35 mm, ECM bela, starejši deli sivooker, obarvanost apeksa enaka ali malo temnejša (presevanje koreninskih celic)	Hife	Zunanji sloj plašča pseudoparenhimatski z epidemoidnimi celicami, tip M, notranji sloj plektenhimatski		Izhajajoče hife redke, tanjše, brezbarvne, celična stena tanka, septirane, septe brez zaponk	Nismo opravili	Nismo opravili	Redek in maloštevilen tip ektomikorize, našli smo ga le v enem vzorcu zemlje
<i>Tomentella</i> <i>terrestris</i> (Berk. & Broome) M.J. Larsen + <i>Fagus</i> <i>sylvatica</i>	Enostavno, monopodialno- pinatna, zakrivljena	Površina gladka do znata, dolžina ECM do 2 mm, premeri glavne in stranskih osi 0.25 – 0.35 mm, obarvanost ECM bela, obarvanost apeksa enaka ali nekoliko temnejša zaradi prosojnega plašča	Hife	Zunanji sloj plašča pseudoparenhimatski s pretežno epidemoidnimi celicami, tip M, notranji sloj plektenhimatski		Izhajajoče hife posamezne, redke, septirane, septe z zaponkami, tanke	Nukleotidno zaporedje kaže visok (98 %) odstotek ujemanja z vrsto <i>Tomentella terrestris</i> (AF272901)	Redek in maloštevilen tip ektomikorize, našli smo ga le v enem vzorcu zemlje	Tip ektomikorize je redek in maloštevilen, našli smo ga le v treh vzorcih zemlje. o anatomskih lastnostih je tip ektomikorize podoben vrsti <i>Tricoloma sciodes</i> , a je bolj ukrivljen in zviti. Glede na to lastnost bi lahko tip ektomikorize umestili tudi v rod <i>Cortinarius</i> .
<i>Tricholoma</i> sp. 1 + <i>Fagus</i> <i>sylvatica</i>	Enostavno, monopodialno- pinatna, ukrivljena do zvita	Površina volhata, dolžina ECM do 5 mm, premeri glavne in stranskih osi 0.2 – 0.3 mm, obarvanost bela, bleščeča, obarvanost apeksa ista	Hife in rizomorfi	Zunanji sloj plektenhimatski, brez opaznega vzorca in brez želatinoznega matriksa, tip B, hife z enostavnimi septami brez zaponk, anastomoze obstajajo, tip A anastomoz, vmesni sloj plektenhimatski, hife tesno skupaj z nekoliko odebeljeno celično steno, septe enostavne, opazili anastomoze tipa A, notranji sloj plektenhimatski, celice tesno skupaj, celična stena brezbarvna, ni odebeljena, septe enostavne, 10 % KOH – nismo opazili reakcije		Hife pogoste, premer 3 - 4.5 µm, celična stena debela, brezbarvna, septe z zaponkami	Nismo opravili	Rizomorfi pogosti, nediferencirani, hife premer 2.5 – 4 µm, z debelejšo celično steno, neobarvane, tip A	

Preglednica 2: Količine celotnega ogljika v tipih ektomikorize, najdenih na analiziranih raziskovalnih ploskvah. Količine so preračunane iz biomase ektomikorizne korenine in povprečne količine ogljika v koreninah bukve. np – ni podatka.

Table 2: Total carbon stored in different types of ectomycorrhizae calculated from ectomycorrhiza dry weight (DW) and average carbon content in beech fine roots. All types of ectomycorrhizae were identified from soil samples collected on Rajhenavski Rog and / or Snežna jama research plot. np – DW biomass not available

Identifikacija tipa ektomikorize <i>Type of ectomycorrhizae</i>	Suha teža posamezne ektomikorizne korenine (mg) <i>DW of single ectomycorrhizal root tip (mg)</i>	Količina ogljika v posamezni ektomikorizni korenini (mg) <i>Carbon stored in a single ectomycorrhizal root tip (mg)</i>
<i>Byssocorticium atrovirens</i>	np	
<i>Cenococcum geophilum</i>	0,031	0,0134
<i>Cortinarius</i> sp.2	0,024	0,0101
<i>Entoloma rhodopolium</i>	np	
<i>Fagrhiza fusca</i>	0,032	0,0136
<i>Fagrhiza spinulosa</i>	0,032	0,0136
<i>Laccaria amethystina</i>	0,026	0,0112
<i>Laccaria</i> sp. 1	0,037	0,0158
<i>Lactarius acris</i>	0,028	0,0119
<i>Lactarius pallidus</i>	0,031	0,0133
<i>Lactarius subdulcis</i>	0,032	0,0137
<i>Lactarius vellereus</i>	0,048	0,0208
<i>Russula cyanoxantha</i>	0,161	0,0692
<i>Russula illota</i>	0,083	0,0359
<i>Russula mairei</i>	0,042	0,0183
<i>Russula ochroleuca</i>	0,019	0,0083
<i>Russula</i> sp. 7	np	
<i>Russula</i> sp.3	0,015	0,0064
<i>Tomentella</i> sp. 1	0,028	0,0121
<i>Tomentella</i> sp. 2	0,033	0,0144
<i>Tomentella</i> sp. 3	0,020	0,0086
<i>Tomentella terrestris</i>	0,023	0,0100
<i>Tricholoma sciodes</i>	np	
<i>Tricholoma</i> sp. 1	np	

Preračuni količine celotnega ogljika na število vseh ektomikoriznih korenin najdenih vrst (za vrste, za katere nismo imeli podatka o biomasi, smo vzeli povprečno vrednost za biomaso vseh analiziranih tipov ektomikorize) kažejo, da je na globini do 20 cm izključno v vitalnih ektomikoriznih koreninah, in ob enkratnem vzorčenju, (statično) shranjenega 82 kg C/ha (Rajhenavski Rog) oziroma 102 kg C/ha (Snežna jama), kar je primerljivo s preračunanimi vrednostmi na osnovi podatkov iz literature za raziskovalne ploskve v Sloveniji, na katerih prevladuje bukev (41 – 1258 kg C/ha) (GREBENC / KRAIGHER 2007c), in manj, kot navajata BRUNNER in GODBOLD (2007) za zmerne gozdove centralne Evrope. Za vitalno ektomikorizo je značilen hiter obrat, življenjska doba posameznega tipa ektomikorize je ocenjena na nekaj tednov (SMITH / READ 1997) do največ nekaj mesecev (DOWNES / ALEXANDER / CAIRNEY 1992), zato je poleg trenutne količine pomemben tudi obrat mikoriznih korenin, še bolj pa prenos ogljikovih spojin (pretok C, » C flux«) prek micelija

in mikoriznih korenin med rastlinami in konzumenti. Podatki za korenine bora kažejo, da lahko drobne korenine razdelimo na korenine s hitrim obratom oziroma kratko življenjsko dobo (v povprečju 10,5 dneva, velja za 21-37 % vseh drobnih korenin) in na drobne korenine z daljšo življenjsko dobo (v povprečju 87,5 dneva) (STEVENS / JONES / MITCHELL 2002). Podatke o celotnem ogljiku, ki se pojavlja v vitalni ektomikorizi bukve, preračunane na obdobje enega leta, smo prikazali v preglednici 3.

Izhajajoč iz podatkov o celotnem ogljiku v tleh (talne zaloge organskega ogljika v debelih koreninah in organski ogljik nežive organske snovi v organskem in mineralnem delu tal), za raziskovalni ploskvi Rajhenavski Rog in Snežna jama (URBANČIČ / KOBAL / SIMONČIČ 2008), so statične zaloge ogljika, shranjenega v vitalni ektomikorizi v sklenjenem odraslem sestoju bukve, 0,477 % - 0,697 % (Rajhenavski Rog) ali 0,608 % - 0,889 % (Snežna jama) oziroma od 0,072 % - 0,459 %, če v gozdu nastajajo motnje (npr. pojav vrzeli). Drobne ko-

Preglednica 3: Preračuni količine ogljika, ki se v vitalni ektomikorizi pojavlja v gozdnih tleh v obdobju enega leta. Delež posamezne skupine ektomikoriznih korenin (t.j. korenine s kratko življenjsko dobo in druge) ter povprečne vrednosti življenjskih dob smo povzeli po STEVENS / JONES / MITCHELL (2002), količino ogljika v ektomikorizi po enkratnem vzorčenju ter celotne količine ogljika v gozdnih tleh pa po GREBENC / KRAIGHER (2007c) in URBANČIČ/ KOBAL/ SIMONČIČ (2008).

Table 3: Calculated values for total carbon stored in vital ectomycorrhiza over the period of one year. Data for short life-spans roots and other ectomycorrhizal fine roots and their average life span were obtained from STEVENS / JONES / MITCHELL (2002). Carbon content in ectomycorrhizae after single sampling and overall carbon stored in forest soils were obtained from GREBENC / KRAIGHER (2007c) and URBANČIČ/ KOBAL/ SIMONČIČ (2008).

	Ploskev Site	Delež Share	Povprečna življenjska doba kratke korenine (dni) Average life span of fine root (days)	Ogljik v vitalni ektomikorizi (enkratno vzorčenje) (kg) / Carbon in vital ectomycorrhizae after single samplig (kg)	Ogljik v vitalni ektomikorizi (kg/leto) Carbon in vital ectomycorrhizae (kg/year)
Korenine (ektomikoriza) s kratko življenjsko dobo <i>Short life-spans fine roots (ectomycorrhizae)</i>	Rajhenavski Rog – sestoj <i>mature stand</i>	21 % - 37 %	10,5	82	598,6 - 1054,7
	Snežna jama – sestoj <i>mature stand</i>			102	744,6 - 1311,9
	Rajhenavski Rog - motnja (vrzel) / <i>stressed (gap)</i>			54	394,2 - 694,5
	Snežna jama -motnja (vrzel) / <i>stressed (gap)</i>			12	87,6 - 154,3
Druge ektomikorizne korenine <i>Other fine roots (ectomycorrhizae)</i>	Rajhenavski Rog – sestoj <i>mature stand</i>	79 % - 63 %	87,5	82	270,2 - 215,5
	Snežna jama – sestoj <i>mature stand</i>			102	336,1 - 268,1
	Rajhenavski Rog - motnja (vrzel) / <i>stressed (gap)</i>			54	177,9 - 141,9
	Snežna jama -motnja (vrzel) / <i>stressed (gap)</i>			12	39,5 - 31,5

renine prispevajo k celotnemu ogljiku v tleh še dodatnih 0,386 % (SJ) ter 0,324 % (RR) oziroma na nekaterih ploskvah tudi do 2,5 % (GREBENC / KRAIGHER 2007) (preračunano iz povprečnih celotnih statičnih količin ogljika v tleh na rastiščih z bukvijo (URBANČIČ/ KOBAL/ SIMONČIČ 2008)). Po odmrtnju vitalne ektomikorize v tleh ostane ogljik, shranjen v odmrli ektomikorizi in drobnih koreninah, ki glede na preračunane eksperimentalne podatke enkratnega merjenja dosega količine med 113 in 2060 kg C/ha, preračunano za tla v bukovih sestojih do globine 20 cm in pod različnimi antropogenimi vplivi (GREBENC / KRAIGHER 2007c).

Absolutne številke prispevka ektomikorize k celotni količini ogljika so nizke, kar je nedvomno prispevalo k podcenjevanju vloge drobnih korenin in mikorize za kvantifikacijo pretokov ogljika v gozdnih tleh v preteklosti. Upoštevati pa moramo, da prek ektomikorize poteka dinamičen pretok hranil, tako poleg ogljika, shranjenega v biomasi ektomikorize, del ogljika neposredno prek eksudatov preide v rizosfero (0,90 – 1,04 tC/ha leto (PHILLIPS & FAHEY 2005; podatki za brezo) oziroma se prek eksttramatrikalnega micelijja ektomikoriznih gliv (t.j. micelij, oddaljen od površine ektomikori-

ze vsaj 2 mm) prenese v najaktivnejše dele micelijja v tleh tudi do 60 % vsega ogljika, ki ga ektomikorizne glive prejmejo od gostiteljske rastline (LEAKE *et al.* 2001).

Korenine in nanje vezani simbiotski in drugi organizmi v rizosferi so bistven in biološko najaktivnejši element dinamike ogljika v organskem horizontu in zgornjih mineralnih plasteh gozdnih tal (GREBENC / KRAIGHER 2007) (glej tudi sliko 1). Ektomikoriza in micelij ektomikoriznih gliv v luči hitrega pretvarjanja snovi ponazarjata različno dolgožive zbiralnike ogljika v tleh, ta ogljik pa se zaradi povezovanja v skupne micelijske mreže in prehajanja hranil med organizmi v mikorizosferi v tleh zadržuje značilno dlje (oziroma različno dolgo glede na rastne razmere in združbo ektomikoriznih gliv) in s tem bistveno prispeva k shranjevanju ogljika v gozdnih ekosistemih (GUO / MITCHELL / HENDRICKS 2004). Poleg vrstnih razlik med glivnimi in drevesnimi partnerji lahko količine ogljika, shranjenega v ektomikorizi, variirajo glede na način gospodarjenja z gozdom in vplive polutantov na analiziranih ploskvah (GREBENC / ŠTUPAR/ KRAIGHER 2007). Dejansko dinamiko pretokov ogljika pa bi lahko raziskali le z markiranjem asimilatov s stabilnimi izotopi.

ZAKLJUČKI CONCLUSIONS

V vseh analiziranih vzorcih tal smo na bukvi ločili in določili 24 različnih tipov ektomikorize, od katerih je bilo 14 že predhodno opisanih in objavljenih, za preostalih 10 pa podajamo kratke opise in identifikacije do rodu ali vrste.

Količine celotnega ogljika v tipih ektomikorize, najdenih na analiziranih raziskovalnih ploskvah, se v posameznem tipu ektomikorize razlikujejo glede na vrsto glive. Neposredne povezave glede na taksonomijo nismo opazili, kaže pa, da pomembno vlogo igra od vrste glive odvisna morfologija mikorizne korenine, njena velikost, premer ter dolžina in številčnost oziroma pogostnost izhajajočih elementov, kot so hife, cistide, rizomorfi ter specifična lastnost izločanja želatinoznega matriksa.

Združeni podatki pojavljanja ektomikoriznih gliv in ogljika, shranjenega v njih, kažejo, da vitalna ektomikoriza sestavlja relativno nizek absolutni delež ogljika v tleh (82 kg C/ha za Rajhenavski Rog oziroma 102 kg C/ha za Snežno jamo). Izmerjene vrednosti so odsev trenutnega stanja enkratnega vzorčenja na terenu. V enem letu se tako v biomasi ektomikorize, ob upoštevanju hitrega obrata oziroma kratkoživosti le-te, shrani od 0,477 % do 0,69 % celotnega ogljika v gozdnih tleh, hkrati pa visoka metabolna aktivnost omogoča, da do 60 % vsega ogljika, ki preide iz rastlinskega partnerja v ektomikorizo, preide v najaktivnejše dele ektramatrikalnega micelija, ki ga z meritvami biomase ektomikoriznih korenin ne zajamemo.

POVZETEK

Zaloga ogljika v gozdnih tleh tvori največji bazen terestričnih zalog organskega ogljika. Med najpomembnejše elemente gozdnih tal tako po vrstni kot funkcionalni pestrosti sodijo ektomikorizne glive. Z analizami ektomikorize bukve, ki prevladuje v gozdnih ekosistemih Slovenije, smo na osnovi morfoloških in molekularnih znakov identificirali 24 različnih tipov ektomikorize, od katerih je bilo 14 že predhodno opisanih in objavljenih, za preostalih 10 pa podajamo kratke opise in identifikacije do rodu ali vrste. Število najdenih vrst na bukvi v mešanem sestoju z jelko je bilo najvišje na ploskvi Rajhenavski Rog, kar kaže na ohranjenost pragozdnega rezervata ter na pomen le-tega pri ohranjanju biotske raznolikosti in življenjskega prostora za ektomikorizne glive.

Na osnovi številčnosti posameznega tipa ektomikorize smo prvič izračunali prispevek tipa (vrste glive) ektomikorize k neposrednemu (statičnemu) skladiščenju ogljika v ektomikorizi in v tleh v zgornjih plasteh tal (do globine 20 cm). Količine ogljika se razlikujejo glede na tip ektomikorize, razlikujeta se predvsem vrsti *Russula cyanoxantha* in *R. illota*, drugih taksonomskih povezav nismo ugotovili. Pomemben vpliv na količino ogljika v ektomikorizi imajo morfologija mikorizne korenine, njena velikost, premer ter dolžina in številčnost oziroma pogostnost izhajajočih elementov, kot so hife, cistide, rizomorfi ter specifična lastnost izločanja želatinoznega matriksa.

Podatke o ogljiku, shranjenem v ektomikorizi, smo primerjali z objavljenimi vrednostmi za celotni ogljik v gozdnih tleh. Združeni podatki pojavljanja ektomikoriznih gliv in ogljika, shranjenega v njih, kažejo da vitalna ektomikoriza sestavlja relativno nizek absolutni delež ogljika v tleh (82 kg C/ha za Rajhenavski Rog oziroma 102 kg C/ha za Snežno jamo oziroma do 2000 kg C/ha za nekatere ploskve), vendar so vrednosti odsev zgolj trenutnega stanja v času vzorčenja, ne upoštevajo pa slike časovne dinamike ektomikorize in drobnih korenin v tleh ter funkcije mikoriznega micelija v pretoških ogljika. Preračuni glede na kratkoživost ektomikoriznih korenin in dinamiko njihovega obrata v gozdnih ekosistemih kažejo, da se v obdobju enega leta v biomasi ektomikorize shrani od 0,477 % do 0,697 % celotnega ogljika v gozdnih tleh. Poleg tega visoka metabolna aktivnost omogoča, da do 60 % vsega ogljika, ki preide iz rastlinskega partnerja v ektomikorizo, preide v najaktivnejše dele ektramatrikalnega micelija, ki ga z meritvami biomase ektomikoriznih korenin ne zajamemo.

Korenine in povezani organizmi v rizosferi so bistven in biološko najaktivnejši element dinamike ogljika v organskem horizontu in zgornjih mineralnih plasteh gozdnih tal, s čimer bistveno prispevajo k dinamiki ogljika ter njegovemu transportu k drugim ponoram (ektramatrikalni micelij, pedofavna...) in h kratkoročnemu shranjevanju ogljika v gozdnih ekosistemih.

ZAHVALE

Analiza objavljenih rezultatov je bila financirana v okviru raziskovalnega programa P4-0107, projektov L1-6706, L4-6232, L4-4450, L4-7163, Z4-7578, CRP V1-0296, CRP V4-0492 in programa MR (TG). Raziskave tipov ektomikori-

ze so bile financirane v okviru projektov 5OP EU NATMAN (QLK5-CT-1999-01349), CASIROZ (EVK2-2002-00165) ter preteklih aplikativnih in CRP projektov ARRS/MVZT in MKGP na GIS. Za tehnično pomoč pri delu se zahvaljujemo Jani Janša, Barbari Štupar in Meliti Hrenko.

REFERENCE

- AGERER, R., 1991. Characterisation of ectomycorrhiza. V: Techniques for the study of mycorrhiza. NORRIS, J.R. / READ, D.J. / VARMA, A.K. (Ur.) Methods in Microbiology 23: 25-27.
- AGERER, R., 1987-2006. Colour Atlas of Ectomycorrhizae, 13th Edition. Einhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd, Munich, ločena paginacija.
- BARBAROUX, C. / BREDA, N. / DUFRENE, E., 2003. Distribution of above-ground and below-ground carbohydrate reserves in adult trees of two contrasting broad-leaved species (*Quercus petraea* and *Fagus sylvatica*). - New Phytologist 157: 605-615.
- BRAND, F., 1991. Ektomykorrhizen an *Fagus sylvatica*: Charakterisierung und Identifizierung, ökologische Kennzeichnung und unsterile Kultivierung. Libri Botanici 2: 1-229.
- BRUNNER, I. / GODBOLD, D.L., 2007. Tree roots in a changing world. Journal of Forest Research 12: 78-82.
- DIGHTON, J., 2003. Fungi in ecosystem processes. (Mycology vol. 17), New York, Basel: 432 s
- DOWNES, G.M. / ALEXANDER, I.J. / CAIRNEY, J.W.G., 1992. A study of spruce (*Picea sitchensis* (Bong) Carr.) ectomycorrhizas. I. Morphological and cellular changes in mycorrhizas formed by *Tylospora fibrillosa* (Burt) Donk and *Paxillus involutus* (Batsch ex Fr.) Fr. New Phytologist 122: 141-152.
- GIANINAZZI-PEARSON, V., 1984. Host-fungus specificity in mycorrhizae. V: Genes involved in plant-microbe interactions. D.P.S. VERMA / T.H. HOHN (Ur.). Springer, Vienna: 225-253.
- GIARDINA C.P. / COLEMAN, M.D. / HANCOCK J.E. / KING, J.S. / LILLESKOV, E.A. / LOYA, W.M. / PRETZIGER, K.S. / RYAN M.G. / TRETTIN C.C., 2005. The response of belowground carbon allocation in forests to global change. V: BINKLEY, D. / MANYAULO, O., Tree species effects on soils: implication for global change. NATO Science Series IV: Earth and Environmental Sciences vol. 55. Springer: 119-154.
- GOWER, S.T. / KRANKINA, O. / OLSON, R.J. / APPS, M. / LINDER, S. / WANG C., 2001. Net primary production and carbon allocation patterns of boreal forest ecosystems. Ecological Applications 11:1395-1411.
- GRAČA, M.A.S. / BÄRLOCHER, F. / GESSNER M.O., 2005. Methods to study litter decomposition. A practical guide.- Dordrecht, The Netherlands, Springer, 329p.
- GREBENC, T., 2005. Types of ectomycorrhizae in beech (*Fagus sylvatica* L.) in natural and managed forest. Doktorska disertacija. Biotehniška fakulteta, Univerza v Ljubljani, 174 s. (http://www.digitalna-knjiznica.bf.uni-lj.si/dd_grebenc_tine.pdf)
- GREBENC, T. / KRAIGHER, H., 2007a. Changes in the community of ectomycorrhizal fungi and increased fine root number under adult beech trees chronically fumigated with double ambient ozone concentration. Plant Biology 9, 2: 279-287. <http://dx.doi.org/10.1055/S-2006-924489>.
- GREBENC, T. / KRAIGHER, H., 2007b. Types of ectomycorrhiza of mature beech and spruce at ozone-fumigated and control forest plots. Environmental Monitoring and Assessment 128, 1/3: 47-59. <http://dx.doi.org/10.1007/s10661-006-9414-3>.
- GREBENC, T. / KRAIGHER, H., 2007c. Common mycelial networks and interactions in mycorrhizosphere determine carbon dynamics in the forest ecosystem. V: KNAPIČ, M., (Ur.). Strategija varovanja tal v Sloveniji : zbornik referatov. Ljubljana: Pedološko Društvo Slovenije 2007: 239-246.
- GREBENC, T. / ŠTUPAR, B. / KRAIGHER, H., 2007. The role of roots and mycorrhizae in carbon sequestration. Studia Forestalia Slovenica, 130: 399-413.
- GUO, D.L. / MITCHELL, R.J. / HENDRICKS, J.J., 2004. Fine root branch orders respond differentially to carbon source-sink manipulations in a longleaf pine forest. Oecologia 140: 450-457.
- INGLEBY, K. / MASON, P.A. / LAST, F.T. / FLEMING, L.V., 1990. Identification of ectomycorrhizas. (ITE research publications no. 5.) Copyright Controller of HMSO 1990, Ločena paginacija.
- JANSSENS, I.A. / MOUSSEAU, M. / CEULEMANS, R., 2000. Crop ecosystem responses to climatic change: tree crops. - In: Climate change and global crop productivity, REDDY, K.R., (Ed.), Wallingford, CAB International, pp. 245-270.
- KRAIGHER, H., 1991. Mineralna prehrana mikoriznih smrek na Pohorju.- Magistrsko delo. Univerza v Ljubljani, Ljubljana, 126 s
- KRAIGHER, H., 1996. Tipi mikorize : taksonomija, pomen, aplikacije. Zbornik gozdarstva in lesarstva 49: 33-66.
- KRAIGHER, H., 1999. Diversity of types of ectomycorrhizae on Norway spruce in Slovenia. Phytion Annales rei Botanicae 39, 3: 199-202.
- KRAIGHER, H. / BATIČ, F. / AGERER, R., 1996. Types of ectomycorrhiza and mycobioindication of forest site pollution. Phytion Annales rei Botanicae 36, 3: 115-120.
- KRAIGHER, H. / JURC, D. / KALAN, P. / KUTNAR, L. / LEVANIČ, T. / RUPEL, M. / SMOLEJ, I., 2002. Beech coarse woody debris characteristics in two virgin forest reserves in Southern Slovenia. Zbornik gozdarstva in lesarstva 69: 91-134.
- LEAKE, J.R. / DONNELLY, D.P. / SAUNDERS, E.M. / BODDY, L. / READ, D.J., 2001. Rates and quantities of carbon flux to ectomycorrhizal mycelium following ¹⁴C pulse labelling of *Pinus sylvestris* seedlings: effects of litter patches and interaction with a wood-decomposer fungus. Tree Physiology 21: 71-82.
- PHILLIPS, R.P. / FAHEY, T.J. 2005. Patterns of rhizosphere carbon flux in sugar maple (*Acer saccharum*) and yellow birch (*Betula alleghaniensis*) saplings. Global Change Biology 11(6): 983-995.
- READ, D.J., 1998. Plants on the web. Nature 396: 22-23.
- REICH, P.B. / BOLSTAD, P., 2001. Productivity of Evergreen and Deciduous Temperate Forests. V: Terrestrial Global Productivity, Chapter 11, ROY, J. / SAUGIER, B. / MOONEY, H., (Ur.), Academic Press, s: 245-283.
- URBANČIČ, M. / KOBAL, M. / SIMONČIČ, P., 2008. Organic carbon contents in soils of Dinaric fir-beech forests and of secondary spruce forests on Pohorje altimontane range. V: Carbon dynamics in natural beech forest. SIMONČIČ, P., (Ur.). Studia forestalia Slovenica, 125. Ljubljana, Slovenian Forestry Institute (v tisku).
- SMITH, S.E. / READ, D.J., 1997. Mycorrhizal symbiosis. Cambridge, Academic Press, 605 s.
- STEVENS, G.N. / JONES, R.H. / MITCHELL, R.J., 2002. Rapid fine root disappearance in a pine woodland: a substantial carbon flux. Canadian Journal of Forest Research 32: 2225-2230.
- VALENTINI, R. / MATTEUCCI, G. / DOLMAN, A.J. / SCHULZE, E.D. / REBMANN, C. / MOORS, E.J. / GRAINER, A. / GROSS, P. / JENSEN, N.O. / PILEGAARD, K. / LINDROTH, A. / GRELLE, A. / BERNHOFER, C. / GRÜNWARD, T. / AUBINET, M. / CEULEMANS, R. / KOWALSKI, A.S. / VESALA, T. / RANNIK, U. / BERBIGIER, P. / LOUSTAU, D. / GUÖMUNNDSON, J. / THORGEIRSSON, H. / IBROM, A. / MORGENSTERN, K. / CLEMENT, R. / MONCRIEFF, J. / MONTAGNANI, L. / MINERBI, S. / JARVIS, P.G., 2000. Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. Nature, 404: 861-865.
- WATSON, R.T. / NOBLE, I.R. / BOLIN, B. / RAVINDRANATH, N.H. / VERERDO, D.J. / DOKKEN, D.J., 2001. IPCC Special Report on Land Use, Land-Use Change and Forestry. Print version. http://www.grida.no/climate/ipcc/land_use/index.htm.
- WHITTAKER, R.H., 1969. New concepts of kingdoms of organisms. Science, 163: 150-161.
- ŽELEZNIK, P. / HRENKO, M. / THEN, C. / KOCH, N. / GREBENC, T. / LEVANIČ, T. / KRAIGHER, H., 2007. CASIROZ : root parameters and types of ectomycorrhiza of young beech plants exposed to different ozone and light regimes. Plant Biology 9, 2: 298-308. <http://dx.doi.org/10.1055/s-2006-955916>.