

Symbiotická fixace dusíku

Bakterie *Rhizobium* s. l. a *Frankia*

Jana Möllerová

Molekulární dusík (vzdušný, N_2) jako živinu dokáží využívat jen určité mikroorganismy, které taxonomicky patří mezi bakterie nebo sinice a z fyziologického hlediska zahrnují nejrůznější typy životních strategií (autotrofní i heterotrofní, litotrofní i organotrofní, fototrofní i chemotrofní). Schopnost přeměnit vzdušný dusík v organické sloučeniny mají bakterie žijící bez kyslíku, tj. anaerobní (např. *Clostridium*), bakterie žijící obvykle v přítomnosti kyslíku a za určitých podmínek také bez něj, tj. fakultativně anaerobní (např. *Citrobacter*), bakterie žijící v téměř anaerobních podmínkách, tj. mikroaerobní (např. *Azospirillum*) i bakterie nutně vyžadující kyslík ke svému životu, tj. aerobní (např. *Azotobacter*). Ze sinic jde např. o druhy heterocystických rodů *Nostoc* a *Anabaena* (kromě normálních buněk tvoří tlustostěnné buňky — hetero-

cysty), nebo jednobuněčné sinice (*Gleocapsa*). Zvláště sinice nacházíme v přírodě v dosud neobjasněných způsobech soužití s rostlinami — v miskovitých prohlubních na stélkách některých jätrovek, jako epifyty na listech některých tropických rostlin, mezi kořeny rostlin v bažinatém prostředí, jiné jsou jako autotrofní organismy součástí lišejníků (asi 10 % lišejníků). Některé půdní bakterie schopné fixovat dusík vytvářejí volný vztah nazývaný asociativní symbióza, kdy osidlují kořenové soustavy rostlin. Známý je např. vztah bakterie *Azotobacter paspali* s trávou *Paspalum notatum* rostoucí v tropických oblastech.

Přeměna molekulárního dusíku na amoniakální formu využívá enzym nitrogenázu (bílkovinný komplex s atomy Fe a Mo), která katalyzuje redukci molekuly dusíku na amonný iont. Reakce je poměrně energetické

ky náročná, na vytvoření 1 molu amonných iontů se spotřebuje asi 13,5 molu adenosin-trifosfátu (ATP) — molekul poskytujících energii (Sprentová 1987). Volně žijící bakterie obvykle využívají jako zdroj energie přeměnu organických látek z prostředí, zatímco sinice získávají energii fotosynteticky a některým bakteriím poskytují organické látky hostitelské rostliny. Zatím známe dvě skupiny těchto symbióz, které se uskutečňují na kořenech rostlin.

Symbióza s bakteriemi rodu *Rhizobium*

Dlouhou dobu známá a dobře prozkoumaná je symbióza bakterií dřívě řazených do r. *Rhizobium* s. l. (v širším pojetí) s rostlinami z čel. bobovitých (*Fabaceae*), případně i čeledi citlivkovitých (*Mimosaceae*) a sapanovitých (*Caesalpinaceae*). U bobovitých má schopnost takové symbiózy asi 90 % druhů, většinou bylin (fixační kapacita u některých rostlin může dosáhnout až 500–600 kg N.ha⁻¹.rok⁻¹). U čel. *Mimosaceae* se dosud ví až o 90 % druhů schopných symbiózy, u čel. *Caesalpinaceae* jde pravděpodobně o 30 % druhů (u nich se udává fixační kapacita až 500 kg N.ha⁻¹.rok⁻¹).

Rostliny v symbióze

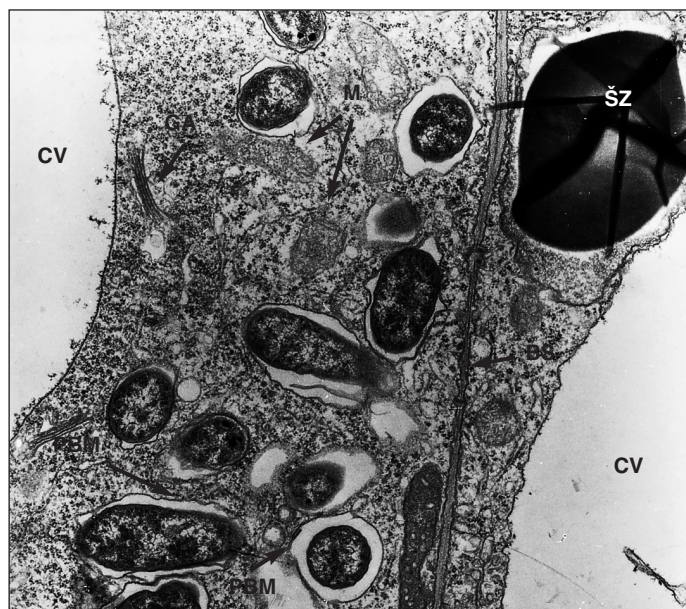
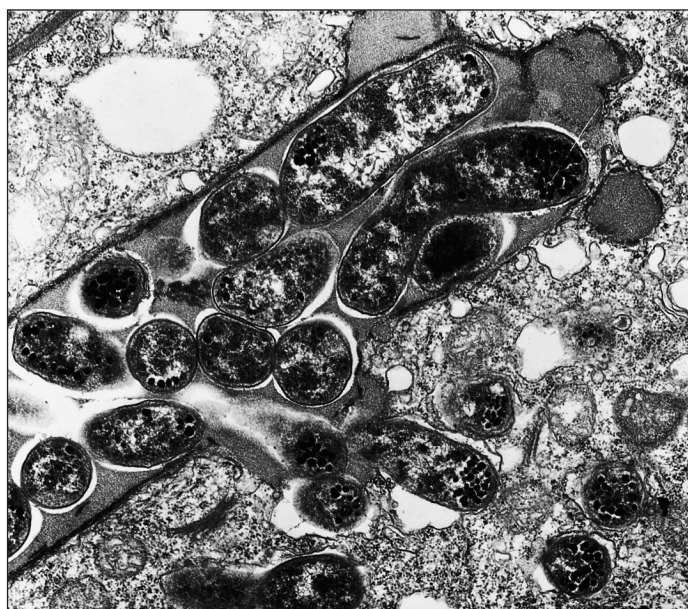
Rostliny všech tří zmíněných čeledí jsou většinou světlomilné, rostou špatně na půdách skeletovitých, kyselých, slaných a na půdách s nedostatkem organické hmoty a prvků K, P, Ca, Mg, Mn a Mo. Nejvýrazněji se na růstu projevuje nedostatek fosforu a vápníku. Rostliny dále špatně prosperují na půdách utužených, nedostatečně provzdušněných. Nedostatek provzdušnění se projevuje také u půd s vysokou vlhkostí a stagnující vodou. Ovšem i sucho často omezuje růst rostlin těchto čeledí.

V průběhu roku se význam symbiózy pro rostlinu mění, nejlépe jsou z tohoto hlediska prostudovány jednoleté byliny. Jednoleté rostliny až do počátku kvetení dodávají do kořenů a hlízek 1/3–2/3 vytvořených glycidů, z toho se až 50 % vrací ve formě organických sloučenin s dusíkem do nadzemních částí rostliny. Kvetení vyvolává snížení počtu hlízek a jejich hmotnosti. Pokusy s odstraňováním poupat potvrdily vztahy mezi počtem hlízek a fenologickou fází (fáze vývojového cyklu, např. kvetení) hostitelské rostliny. Také při omezení fotosyntézy hostitelské rostliny se fixace dusíku snižuje až ustává. V období tvorby plodů obvykle hlízky odumírají. Podobně působí na hlízky podmínky, které poškozují hostitelskou rostlinu (sucho, odstraňování listů).

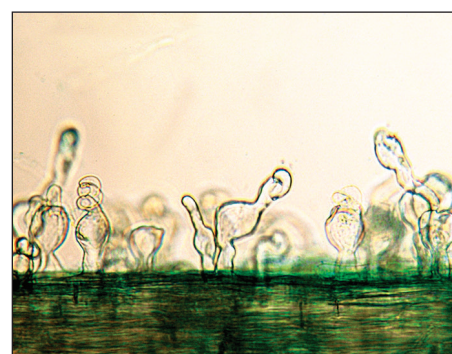
Životnost hlízky u jednoletých bylin je 6–8 měsíců, u přezimujících jednoletých až 10–11 měsíců (např. Pate 1958). Byliny dvouleté a vytrvalé mohou mít menší počet hlízek až 12–14 měsíců starých. U dřevin byly pozorovány hlízky i 20 měsíců staré. Zaškracení hlízky se pokládá za zimní přerušování růstu. Obecně lze za efektivně fixující hlízky považovat takové, které jsou velké, dobře vyvinuté, na řezu růžové, zbarvené leghemoglobinem (viz dále). Bílé a zelené hlízky jsou málo efektivní až parazitické (fixují velmi málo dusíku, odebírají

Hlízky vytvořené bakterií Rhizobium leguminosarum na kořenech brachu, nahoře. Foto P. Břicháček ♦ Dole hlízky vytvořené aktinomycetami rodu Frankia. Foto M. Vosátka





Vlevo nahoře: Bakterie *Rhizobium leguminosarum* prorůstají do cytoplazmy hostitelských buněk jako infekční vlákno, z něhož se uvolňují jednotlivé bakterie. Elektronová mikroskopie, zvětšení 13 500× ♦ Vpravo nahoře: Endosymbiotická fáze životního cyklu hlízkových bakterií. Buňky *R. leguminosarum* v cytoplazmě hostitelských rostlinných buněk, na obrázku sousedící infikované a neinfikované buňky, které se liší velkou centrální vakuolou (CV) a akumulací škrobu (škrobové zrno — SZ). Buňky oddělují výrazné buněčné stěny (BS), v cytoplazmě jsou viditelné mitochondrie (M) a Golgiho aparát (GA). *Rhizobia* nejsou ještě v této zóně hlízky diferencována na bakteroidy (bakterie obalené přeměněnou membránou původem z rostlinné buňky), ale je již zřetelná peribakteriální membrána (PBM) rostlinného původu, která umožňuje klasifikovat *rhizobia* uvnitř buňky jako rostlinné organely — symbiosomy. Elektronová mikroskopie, zvětšení 9 000×



Charakteristické deformace kořenových vlásků u brachy několik hodin po inokulaci bakteriemi *Rhizobium leguminosarum*. Zvětšení 100×

organické látky od rostliny). Hnědé hlízky odumírají a rozpadají se, tedy uvolňují dusík obsažený v pletivech.

Rostliny využívají symbiotickou fixaci především v prostředí s nedostatkem dusíku ve formě přístupné rostlinám, tj. nitrátové nebo amonné. Energeticky nejvýhodnější je přijímat amonné ionty. Pouze při nadprodukcí glycidů a nedostatku přístupného dusíku je pro rostliny výhodné vytvořit hlízky na kořenech a dodávat bakteriím cukry.

Bakterie v symbióze

Pokud *rhizobia* žijí volně v půdě, nefixují dusík. Rostliny vylučují do svého okolí kořenové exudáty, které obsahují specifické fenolické látky. Bakterie na jejich přítomnost reagují — pomocí cytokininů (látek podporujících buněčné dělení) ovlivňují změny kořenových vlásků a pronikají jimi do kořenů. Napadené kořenové vlásky jsou viditelně zkroucené (viz obr.). Bakterie proniknou do primární kůry kořene, cytokininy vyvolají dělení buněk a vznik hlízky. V hlízkách se změni v tzv. bakteroidy — bakterie obalené přeměněnou membránou původem z rostlinné buňky. Uvnitř hlízky se syntetizuje růžové barvivo leghemoglobin, který je nepostradatelný k zajištění anaerobního prostředí nutného pro fixaci dusíku. Bakteroidy přijímají od rostliny živiny a energetické látky (cukry a aminokyseliny), samy dodá-

vají dusíkaté látky (amonné ionty), které jsou dřevní částí rostlinného pletiva — xylémem — přenášeny do nadzemní části rostliny.

Dříve byl mikroorganismus vyvolávající vznik hlízek na kořenech bobovitých rostlin označován jako *Rhizobium* (tab. 1). Morfologické znaky bakterií ale nejsou příliš dobře rozlišitelné, popis tedy hovoří o aerobních tyčinkovitých bakteriích o šířce 0,5–0,9 μm a délce 1,2–3,0 μm, které mají bičíky po celém povrchu těla (peritrichální) nebo na konci těla (polární). K typickým vlastnostem *rhizobií* patří, že jsou gramnegativní (při diagnostickém barvení podle Gramma se nebarví) a nesporulují (netvoří spory). Optimální teplota pro jejich růst je 25–30 °C, pH v rozmezí 5–8,5.

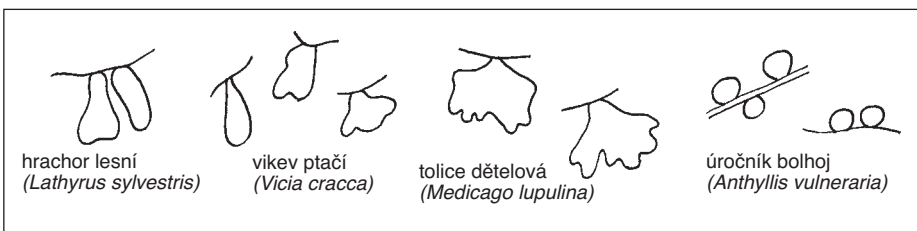
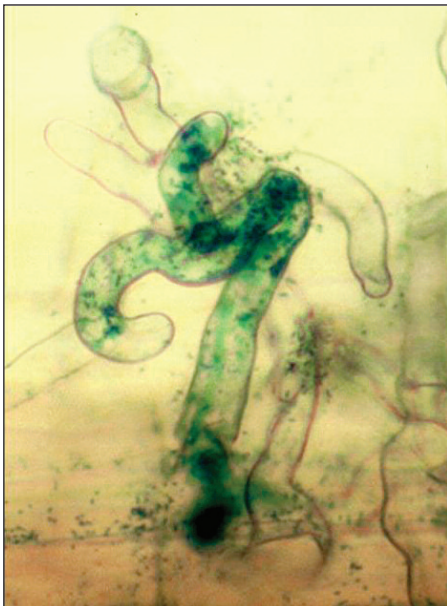
Klasifikace *rhizobií* je stále neúplná (viz tab. 2), protože pro mnohé rostliny nebyly dosud zjištěny symbiotické charakteristiky, tj. nebyly izolovány symbiotické bakterie z jejich hlízek a nebyla ověřena schopnost tvořit hlízky i s jinými kmeny (tzv. inokulace křížem).

Tab. 1 Původní členění rodu *Rhizobium* s. l. (např. Allen a Baldwin 1954) založené na skupinách rostlin citlivých k infekci stejným kmenem *rhizobia*

Kmen bakterií	Hostitelé	Tvar hlízek, poznámky
<i>Rhizobium leguminosarum</i>	hrachor (<i>Lathyrus</i>), vikev (<i>Vicia</i>), hrách (<i>Pisum</i>), čočka (<i>Lens</i>)	válcovité, prstovité větvené
<i>R. trifolii</i>	jetel (<i>Trifolium</i>)	kulovité
<i>R. meliloti</i>	komonice (<i>Melilotus</i>), tolice (<i>Medicago</i>), pískavice (<i>Trigonella</i>)	válcovité, větvené
<i>R. phaseoli</i>	fazol (<i>Phaseolus</i>)	kulovité
<i>R. lupini</i>	vličí bob (<i>Lupinus</i>), ptačí noha (<i>Ornithobopus</i>)	kulovité nebo válcovité, nepravidelné; snáší kyselá prostředí
<i>R. japonicum</i>	sója (<i>Glycine</i>)	
<i>Rhizobium</i> spp.	trvalky jiných rodů	obvykle válcovité, větvené, zaškrkované

Tab. 2 Dnes se bývalý rod *Rhizobium* člení na několik rodů (např. Odee a kol. 1997)

Název rodu	Charakteristika
<i>Rhizobium</i> s. str. (v užším pojetí)	bakterie s větším počtem bičíků, při kultivaci rychle rostou, okyselují některá média; především temperátní oblasti
<i>Bradyrhizobium</i>	bakterie s jedním bičíkem, při kultivaci pomalu rostou, alkalizují některá média
<i>Sinorhizobium</i>	při kultivaci rychle až velmi rychle rostou, okyselují některá média
<i>Mesorhizobium</i>	při kultivaci rostou středně rychle, okyselují některá média
<i>Azorhizobium</i>	tvoří hlízky na kmeni i na kořenech



Kořenový vlásek brachu a infekční vlákno bakterii *Rhizobium leguminosarum* (modře), vlevo nahoře. Zvětšení 300×. Snímky K. Nováka, pokud není uvedeno jinak ♦ Vliv fixace dusíku na růst rostlin brachu za podmínek nedostatku dusíku (z živného roztoku byl vyloučen nitrát), upravo. Nefixující genotyp brachu, tvořící neefektivní symbiotické hlízky, projevuje příznaky nedostatku dusíku — žloutnutí rostliny a zastavení růstu. U částečně efektivní linie (krajní varianta upravo) jsou příznaky vyjádřeny pouze částečně. Tmavě zelené rostliny získaly dusík ze vzduchu pomocí hlízkových bakterií. Foto P. Břicháček ♦ Vlevo dole tvar hlízek u rodů brachor (*Lathyrus*), vikev (*Vicia*), tolíce (*Medicago*) a úročník (*Anthyllis*). Podle J. Möllerové kreslil S. Holeček

plodiny (hrách, sója, různé rody označované souborně jako fazole atd.) a pícniny (jetel, vojtěška aj.).

Bakterie vhodného kmene jsou napěstovány a jako přípravek používány k ošetření osiva. Izolace se provádí ze zdravých a dobře vyvinutých hlízek rostlin po omytí a povrchové dezinfekci. Z vnitřních částí hlízek se bakterie přenesou na vhodné kulturní médium a po napěstování se testují jejich vlastnosti na rostlinách. Hodnotí se obvykle schopnost tvořit hlízky a tvorba biomasy u rostlin s hlízkami a bez hlízek (viz obr.). Při výrobě tzv. očkovacích preparátů se jako nosič používá např. sterilní rašelina, protože v půdě obvykle introdukovaný kmen nepřežívá příliš dlouho.

Při přenesení rostlin do prostředí, kde dříve nerostly, může nastat situace, že v půdě není zastoupen kmen bakterií

schopný infikovat jejich kořenový systém. Takovým příkladem je pěstování sóji v Evropě — pro její úspěšný růst sem byla přenesena rhizobia z Číny. Při výsevu se semena očkují vhodnými kmeny, po určité době pěstování rostlin již v půdě bývá dostatečná zásoba rhizobií, ne však vždy dostatečně schopných infikovat rostlinu. U kmenů bakterií se z hlediska užítkovosti hodnotí především schopnost osídlit kořeny a účinnost symbiotické fixace. Stejný kmen rhizobia může u jednoho druhu rostliny vytvořit hlízky efektivně fixující dusík, na jiném druhu rostliny hlízky spíše parazitické. To bylo opakovaně prokázáno např. u jetelů různého geografického původu: jetel z afrických oblastí (většina pokusů se týká jetele plazivého — *Trifolium repens* a jetele podzemního — *T. subterraneum*) netvoří hlízky s bakteriemi evropskými.

Dalším příkladem mohou být zkušenosti s pěstováním jetelů v Americe (např. Seguin a kol. 2001). Často jsou důležité rozdíly na úrovni variety nebo ekotypu rostliny, např. kmeny rhizobií z neúrodných vlhkých

Kontrolní a očkované rostliny olše lepkavé (*Alnus glutinosa*), vlevo. Rostliny bez symbiotické aktinomycety r. *Frankia* strádají při pěstování v silně alkalickém substrátu. Foto R. Oliveira ♦ Hlízky vytvořené aktinomycetami r. *Frankia* na starých kořenech olše lepkavé. Starší hlízky dosahují velikosti 5–10 cm. Foto M. Vosátka



a kyselých půd jsou neefektivnější v symbióze s původním hostitelem.

Významným směrem výzkumu symbiotických fixátorů molekulárního dusíku je v současnosti genetika bakterií. Jsou již známy geny odpovědné za tvorbu hlízek, účinnost fixace atd., a zejména interakce mezi bakteriemi a rostlinami na molekulární úrovni. I nadále se studuje význam bobovitých v ekosystému, bylo sledováno hromadění dusíkatých látek vázaných v organických sloučeninách a povolna uvolňování při rozkladu těchto sloučenin do prostředí. Modelovým příkladem těchto rostlin je jetel plazivý a trávy (např. Turkington a kol. 1977, 1979) — převážně jilek vytrvalý (*Lolium perenne*), medyněk vlnatý (*Holcus lanatus*), psineček obecný (*Agrostis tenuis*) nebo pohánka hřebenitá (*Cynosurus cristatus*), dále hlodáš evropský (*Ulex europaeus*) a jiné. Velký praktický význam má výzkum tropických a subtropických rostlin, např. dřevin rodu *Leucaena*, kapinice (akácie — *Acacia*), *Albizia*, citlivka (*Mimosa*), kasie (*Cassia*), *Sesbania* aj. Akácie *A. albida* (syn. *Faidherbia albida*) v africké oblasti Sahel na rozdíl od většiny dřevin, které v suchém období opadávají, zůstává olistěna a kvete. Během suchého období fixuje dusík a v deštivém období se listy mění v hnojivý opad.

V tropech a subtropích je s ohledem na půdní a klimatické podmínky důležitá tolerance rostliny i bakterie k obsahu solí v půdě, vysoké teplotě a vysychání. Dřeviny se často pěstují v travních porostech a jejich přítomnost zvyšuje nárůst biomasy i kvalitu travního porostu. V případě dřevin pěstovaných jako zdroj dřeva se symbióza projevuje zvýšením přírůstků dřevní hmoty. Rostliny fixující dusík se někdy využívají jako meziplodiny, případně jako předplodiny, které obohátí půdu dusíkem pro hlavní plodinu. Byliny (např. včelí bob — *Lupinus*) bývají předplodinami nebo podrostem na písčitéch půdách nebo písčinych dunách při pěstování rychle rostoucích dřevin (např. borovic *Pinus radiata* či *P. elliottii*).

Symbióza s bakteriemi rodu *Frankia*

Druhou skupinou symbiotických fixačních systémů, které je v poslední době věnována zvýšená pozornost, jsou symbiózy bakterií ze skupiny aktinomycet, především rodu *Frankia*, s různými dřevinami. Aktinomycety jsou převážně půdní bakterie, známé také jako součást společenstev se zelenými řasami, které připomínají vztahy u lišejníků. Obvykle se uvádí u dřevin s tímto typem symbiózy množství fixovaného dusíku nižší než u r. *Rhizobium* (40–80 kg N.ha⁻¹.rok⁻¹). Pro rod přesličník (*Casuarina*) jsou známy hodnoty 40–200 kg N.ha⁻¹.rok⁻¹, u *C. equisetifolia* se uvádí až 105 kg N. Pro olše (*Alnus*) se běžně udává 80 kg N.ha⁻¹.rok⁻¹, u olše červené (*A. rubra*) dosahují udávané hodnoty za optimálních podmínek 200–300 kg N.ha⁻¹.rok⁻¹.

Laboratorní pěstování frankií je náročnější než pěstování rhizobií. S ohledem na počáteční obtíže při izolaci a pěstování frankií je méně informací o jejich fixačních schopnostech ve volné přírodě. V současnosti se výzkum věnuje především možnosti zvýšit fixaci dusíku, pravděpodobně však symbióza dřevin s frankiemi nebude

do prostředí uvolňovat tolik dusíku, jako symbióza rhizobií s bylinami.

Rostliny v symbióze

Dřeviny schopné symbiózy s frankiemi nejsou taxonomicky příbuzné, ale mají společně extrémní stanovištní podmínky. Přehled dřevin zahrnuje např. zástupce čel. hlošinovitých (*Elaeagnaceae*: rakytník — *Hippophae*, hlošina — *Elaeagnus*, *Schefferia*), růžovitých (*Rosaceae*: *Chamaebatia*, *Cercocarpus*, *Pursbia*, *Cowanina*, dryádka — *Dryas*), řešetlákovitých (*Rhamnaceae*: *Talguenea*, *Kentrothamnus*, *Trevoa*, *Discaria*, latnatec — *Ceanothus*, *Colletia*), kožařkovitých (*Coriariaceae*: kožařka — *Coriaria*), voskovníkovitých (*Myricaceae*: komptonie — *Comptonia*, voskovník — *Myrica*), břízovitých (*Betulaceae*: olše), přesličníkovitých (*Casuarinaceae*: přesličník). Rody přesličník a voskovník rostou v tropech a subtropích, ostatní v mírných a studených oblastech. Najdeme je na stanovištích se zvýšenou hladinou spodní vody nebo s nízkými teplotami, případně naopak na vysychajících půdách. Často jde o pionýrské druhy kolonizující půdy chudé na dusík.

Infekce bakteriemi r. *Frankia* probíhá podobně jako u rhizobií pronikáním do kořenových vlásků (olše, přesličník, voskovník). Nejdříve dojde k deformaci kořínků, infekce pak může proniknout i mezi buňky. U čel. hlošinovitých bylo pozorováno, že se bakterie usadí na povrchu kořenů a proniknou povrchovou vrstvou — kutikulou a střední lamelou do mezibuněčného prostor kořene. Svým působením ovlivní pericykl (vrstvu buněk na rozhraní středního válce kořene, která se chová jako dělivé pletivo — meristém, vznikají zde základy postranních kořenů). Vznikne základ postranního kořene (kořenové primordium), které proroste na povrch kořene a z buněk kortexu (parenchymatického pletiva mezi středním válcem a krycími pletivy) vytvoří hlízku. Ve zralé hlízce se frankie nacházejí pouze v kortexu. V infikované zóně jsou obsažena endofytní vlákna (pronikají do buněk rostliny) a váčky, ve kterých probíhá fixace dusíku — působí zde enzymy nitrogenáza. V hlízkách se také vyskytuje barvivo podobné hemoglobinu, probíhá zde redukce molekulárního dusíku, přičemž vznikají amonné ionty. V některých hlízkách také bakterie vytvářejí spory.

Bakterie v symbióze

U olší byla tvorba hlízek známa nejdéle a postupně docházelo k určení a přejmenování organismů v hlízkách. V literatuře byly jako funkční organismy fixující dusík postupně jmenovány bakterie *Schinzia alni*, *Streptomyces alni*, *Plasmodiophora alni* až byly identifikovány jako aktinomyceta *Frankia*, podle hostitele pojmenována *F. alni*, *F. elaeagni* a *F. dryadis*.

Bakterie r. *Frankia* jsou vláknité, větvené, grammpozitivní (při diagnostickém barvení podle Gramma se barví), v čisté kultuře obvykle tvoří spory, při nepřítomnosti dusíku v médiu využívají molekulární dusík. Druhy jsou dosud nedostatečně definovány, lze je rozdělit do dvou typů: A — fyziologicky i geneticky heterogenní skupina kmenů izolovaných z rakytníku, hlošiny, přesličníku aj.; B — homogenní skupina kmenů izolovaných z olše a voskovníku.

Hospodářský význam a využití

Původně byla symbióza u dřevin považována spíše za zajímavost. K tomu přispívaly potíže s izolací bakterií. K vyvolání tvorby hlízek na kořenech pokusných rostlin se používaly původně pouze čerstvě rozdrčené hlízky z jiné rostliny. Dnes už jsou známy metody i pro izolaci a kultivaci frankií.

Fixovaný dusík se do půdy dostává až při rozkladu listů, proto záleží na množství opadu. Údaje o dřevinách r. přesličník uvádějí u některých druhů až 10 t opadu na ha, což představuje vstup více než 150 kg N.ha⁻¹.rok⁻¹. Pro hodnocení účinnosti fixace je důležitý počet hlízek na rostlinu, jsou však známy i případy nefunkčních hlízek. Účinnost fixace pak závisí na fotosyntetické aktivitě hostitele. Statisticky významné rozdíly mezi rostlinami s hlízkami a bez hlízek jsou v hmotnosti kořenů, hmotnosti nadzemní části a také v obsahu dusíku a fosforu v listech. Symbióza s aktinomycetami umožňuje rostlinám růst v ekosystémech s nedostatkem dusíku.

Velká pozornost se dnes věnuje pěstování dřevin v tropech a subtropích. Významný je především r. přesličník. U této dřeviny je pro tvorbu hlízek optimální pH 7 a teplota 30–35 °C, dává přednost spíš písčitému než jílovitým půdám s dostatečnou zásobou fosforu (30 mg P.kg⁻¹ půdy). Hnojení dusíkem brání tvorbě hlízek, účinněji omezuje fixaci molekulárního dusíku ionty amonné než nitrátové. Potlačení tvorby hlízek je známo především při nedostatku železa v půdě nebo v přítomnosti těžkých kovů (Cd, Pb, Mn). Některé kmeny frankií jsou citlivé na vysoký obsah hlinitých iontů.

Na půdách s nedostatkem dusíku rostou dřeviny se symbiózou rychleji a mají pozitivní vliv na vlastnosti půdy (např. Myrold a Hussdanell 2003). Významně, hlavně u chudých půd, je vytvoření symbiózy s fixátorem dusíku společně s mykorrhizou (Yamanaha a kol. 2003, viz také Živa 2002, 5: 203). Dřeviny schopné symbiózy se proto využívají k obnovení rostlinného porostu na obnažených půdách (odvaly, výsyvky — u nás např. olše), při boji proti erozi, ke zpevnování dun. Pěstování spolu s jinými dřevinami umožňuje zlepšení růstu cílových druhů, např. při kombinaci přesličníku a blahovičnicku (*Eucalyptus*) na písčinych dunách. Dřeviny schopné symbiotické fixace, opět především přesličníky, se navíc pěstují ve větrolamech, poskytují stavební dřevo, materiál na výrobu dřevěného uhlí, jsou užitečné tvorbou opadu.

Výzkum ekologického významu symbiózy se zabývá především změnami obsahu dusíku v půdě, např. při sukcesii po ústupu ledovců (např. Kohls a kol. 2003).

Závěrem

Symbiotická fixace dusíku bakteriemi r. *Rhizobium* a aktinomycet r. *Frankia* se zkoumá z mnoha různých hledisek a důvodů; studují se např. genetické vlastnosti, symbiotické charakteristiky, ekologický význam symbiózy a její hospodářský přínos. Hlavním objektem výzkumů jsou dnes dřeviny tropů a subtropů (hlavně přesličník), v mírném pásu především olše. Z ekologického hlediska je důležitý opad pro zlepšení půdních vlastností, především na půdách ovlivněných lidskou činností a na půdách s nedostatkem dusíku.