

Mikoryza roślin drzewiastych a stepowa hodowla lasu*)

Na bezmiernych obszarach ZSRR przeprowadza się ogromne prace zalesieniowe. Naród radziecki realizuje historyczne postanowienie Rady Ministrów ZSRR i KC WKP(b) o planie zalesień ochronnych i wprowadzeniu płodozmianów trawopolnych w stepowych i leśno-stepowych rejonach europejskiej części ZSRR. Do socjalistycznego rolnictwa wprowadza się system rolniczy, oparty na nauce największych rosyjskich agronomów W. W. Dokuczajewa, P. A. Kostyczewa i W. R. Wiliamsa. Zapewni on trwałe urodzaje w rejonach podlegających obecnie periodycznym posuchom i suchym wiatrom.

Nagromadzone do chwili obecnej dane wskazują, że pomyślny rozwój młodych roślin drzewiastych zależy nie tylko od warunków glebowych i agrotechnicznych, ale i w znacznym stopniu związany jest z czynnikami o charakterze biologicznym. Z tych ostatnich szczególne znaczenie ma wzajemne symbiotyczne oddziaływanie między roślinami i niższymi organizmami.

Przygniatająca większość przedstawicieli królestwa roślin wyższych znajduje się w symbiozie z bakteriami lub grzybami, przy czym organizm-symbiont zwykle rozwija się w systemie korzeniowym rośliny. Naruszenie ułożonych przez tysiąclecia wzajemnych stosunków

* Przekład artykułu z czasopisma „Wiestnik Akademii Nauk SSSR“, Nr 2, 1950 r., Izdatielstwo Akademii Nauk SSSR.

między wyższymi i niższymi organizmami powoduje w następstwie zahamowanie lub całkowite zatrzymanie rozwoju rośliny.

Najlepiej zbadana jest symbioza między roślinami strączkowymi a żyjącymi w ich systemie korzeniowym bakteriami „brodawkowymi“. Te ostatnie osiedlając się na korzeniach zielnych i drzewiastych przedstawicieli rodziny *Leguminosae* tworzą wzdęcia — „brodawki“.

Bakterie brodawkowe odżywiają się węglowodanami i innymi składnikami soków rośliny. Ze swej strony przynoszą one roślinie-gospodarzowi dużą korzyść, — zasilając je substancjami zawierającymi azot, — tworzonymi przez nie z molekularnego azotu powietrza. Bez pomocy bakterii, rośliny wyższe nie mogą asymilować wolnego azotu, znajdującego się w atmosferze. Dla umożliwienia tworzenia brodawek u roślin strączkowych nasiona tych ostatnich przy wysiewie traktuje się specjalnym preparatem — „nitraginą“ zawierającą bakterie brodawkowe.

Trzeba zaznaczyć, że po raz pierwszy natura brodawek u roślin strączkowych została prawidłowo wyjaśniona przez znanego rosyjskiego botanika M. S. W o r o n i n a (1866).

U większości roślin zielnych i drzewiastych w charakterze organizmów symbiotycznych występują jednakże nie bakterie lecz grzyby. Złożony kompleks tworzony przez system korzeniowy rośliny i grzyb został nazwany „mikoryzą“ co w dosłownym przekładzie oznacza „korzeń grzybowy“.

Całokształt nagromadzonych dotychczas wiadomości pozwala wnioskować, że mikoryzę posiadają zarówno rośliny nasienne jak i rodniowce, bytujące na bardzo różnych glebach i w różnych warunkach klimatycznych. Najwidoczniej brak jej tylko u roślin wodnych.

Zasługuje na uwagę bardzo dawne pochodzenie mikoryzy. Obecność jej ustalili paleontolodzy u roślin ery paleozoicznej, w pokładach dewońskich i w karbonie (W. L. K o m a r o w, A. N. K r i s z t a f o w i c z).

Liczne zagadnienia związane z powstawaniem mikoryzy i jej znaczeniem dla roślin wyższych pozostają do chwili obecnej słabo zbadane. Niemniej jednak już teraz jest oczywiste, że bez grzybów-symbiontów te same rośliny rolnicze nie mogą się rozwijać normalnie (W. R. Wiliams). Obserwujemy tu zjawisko mikotrofii, przy którym grzyb polepsza odżywianie rośliny gospodarza. Czyni to zrozumiałym znaczenie poruszonego problemu dla gospodarki narodowej Związku Radzieckiego.

W tym artykule ograniczamy swoje zadania do rozpatrzenia zagadnienia roli mikoryzy w rozwoju roślin drzewiastych. Inni przedsta-

wiciele świata roślinnego będą omawiani tylko mimochodem przy ilustracji faktów mających znaczenie ogólnobiologiczne.

Historia odkrycia i zbadania mikoryzy u roślin

Pierwsze obserwacje nad obecnością grzybni na systemie korzeniowym różnych roślin były poczynione z górami 100 lat temu. Można naliczyć znaczną ilość podobnych notatek, mających charakter przyrodniczy, ale w istocie nie precyzujących wzajemnych stosunków między grzybami i roślinami wyższymi.

Fundamentalne znaczenie w nauce o mikoryzie miały prace profesora uniwersytetu odeskiego (przed tym noworosyjskiego), M. F. K a m i e n s k i e g o (1881), który zbadał budowę anatomiczną korzeni korzeniówki (*Monotropa hypopitys*). Korzenie tej zielonej rośliny a szczególnie ich zakończenia są pokryte grubą warstwą grzybni. Silnie splecione strzępki grzyba tak szczelnie przylegają do skórki korzeni, że te ostatnie nie mogą bezpośrednio stykać się z ziemią. Okazało się, że w warunkach naturalnych korzeniówka nie rozwija się z nasion, jeżeli brak grzyba-symbionta. W ten sposób obserwacje Kamińskiego pozwoliły mu wnioskować o możliwości stosunków symbiotycznych między grzybami a roślinami wyższymi.

Znany botanik rosyjski, o którym już wspominaliśmy, M. S. W o r o n i n, także wypowiadał myśl o ścisłym (obligatorycznym) związku grzybów kapeluszowych z pewnymi roślinami wyższymi. Właściwie mówiąc, każdy mikolog wie, że te lub inne grzyby jadalne spotyka się tylko w lasach określonego typu. Woronin przypuszczał, że gęsto rozgałęziona w glebie grzybnia wnika w system korzeniowy drzew i przyczynia się do zaopatrzenia roślin w wodę i substancje odżywcze.

Falszując prawdę historyczną, badacze zagraniczni przypisują pierwszeństwo odkrycia mikoryzy zwykle B. F r a n k o w i, który opublikował swoje obserwacje dopiero w r. 1885. Frank otrzymał polecenie wyjaśnienia prawidłowości występowania trufli w zespołach leśnych. Ten cenny grzyb stanowił istotny artykuł eksportu Niemiec i znaczenie pracy Franka łatwo można zrozumieć. Nie rozstrzygnąwszy swego zasadniczego zadania Frank ustalił jednakże obecność grzybni na czynnym systemie korzeniowym licznych drzew.

W końcu zeszłego stulecia wielkie prace nad mikoryzą zostały dokonane przez uczonego rosyjskiego W. K. W a r l i c h a, który zbadał blisko 500 gatunków tych roślin. Ustalił on, że korzenie stor-

czyków są zawsze przeniknięte przez grzybnię. Badania Warlicha uzupełnił uczony francuski N. B e r n a r d, który wyjaśnił, że nie udawanie się uprawy storczyków z nasion jest związane z brakiem w glebie specyficznych grzybów—twórców mikoryzy. Przy zarażeniu tymi grzybami nasion, rośliny rozwijają się całkiem normalnie. Dawniej storczyki przywożono z miejsc ich naturalnego bytowania. W chwili obecnej wyprowadza się je w warunkach cieplarnianych, przy wykorzystaniu czystych kultur grzybów-symbiontów.

Pracując nad storczykami, Bernard zauważył, że tworzenie bulw u nich dostrzega się w wypadku rozwoju normalnych stosunków symbiotycznych z grzybem. Analogiczny wniosek starał się on wyprowadzić i w stosunku do ziemniaka, objaśniając wyradzanie tej kultury naruszeniem wzajemnego związku z grzybem-symbiontem. Zupełnie identyczne poglądy rozwijał później M a g r o u (1943).

Według teorii Bernarda — Magrou wieloletniość roślin i gromadzenie przez nie zapasów w specjalnych organach (bulwach) wiąże się z faktem symbiozy grzybowej. Podobny pogląd oczywiście, powinien być oceniony jako nieuzasadniony i sprzeczny z licznymi znanymi faktami. Tak liczne jednoletnie rośliny mają mikoryzę, a wyrođenje ziemniaka w południowych rejonach doskonale objaśnia teoria stadialnego rozwoju Akademika T. D. Ł y s e n k i.

Do początku bieżącego stulecia odnoszą się obserwacje Wysockiego (1902), który zwrócił uwagę na ten znamieny fakt, że w południowych rejonach siewki dębu i sosny dobrze rozwijają się i normalnie przyjmują się przy przesadzaniu tylko w tych wypadkach, jeżeli na ich korzeniach tworzy się mikoryza. Zagadnieniem roli mikoryzy w życiu roślin drzewiastych Wysocki interesował się długi czas i ostatnią pracę na ten temat — „Przypomnienie stepowym hodowcom lasu o mikoryzie“ — opublikował on w r. 1929 na krótko przed śmiercią.

Bardzo dużo uwagi poświęcił mikoryzowemu odżywianiu roślin Akademik W. R. Williams w swojej nauce o jednolitym procesie glebotwórczym.

Szereg bardzo interesujących rozważań i eksperymentalnych danych poświęconych mikotrofowemu odżywianiu wyższych roślin znajdujemy w pracach zmarłego Akademika W. L. K o m a r o w a (1915).

Z prac przeprowadzonych w Związku Radzieckim należy także zanotować badania S. S. G a n i e s z i n a (w 1923) nad mikoryzą sosny, jodły i modrzewia. Później były opublikowane badania A. W. B a r a n i e j a (1923—1939), poświęcone mikoryzie dębu, A. N.

K l e c z e t o w a (1947), N. A. D o r o c h o w e j (1947), która potwierdziła obecność mikoryzy u różnych pszenic i wreszcie badania N. W. Ł o b a n o w a (1947—1949), który ustalił szerokie rozpowszechnienie mikoryzy u różnych gatunków drzew.

Zestawienie literatury o grzybach mikoryzy były zrobione w kursach mikologii A. A. J a c z e w s k i e g o (1933) i L. I. K u r s a n o w a (1940).

Typy mikoryz i ich zróżnicowanie

Według budowy anatomicznej a także z zewnętrznego wyglądu można odróżnić kilka typów mikoryz. W chwili obecnej uważa się, że rośliny mogą mieć mikoryzę ektotroficzną, endotroficzną, przejściową (ektoendotroficzną) i perytroficzną. Należy także odróżnić pseudomikoryzę — utwór zewnętrznie przypominający mikoryzę, ale wynikający pod wpływem grzybów patogenicznych i nie przynoszący roślinie nic poza szkodą. Niektórzy badacze omyłkowo przyjmowali pseudomikoryzę za utwór symbiotyczny i przy obserwacjach dochodzili do fałszywych wniosków.

Krótko opiszemy cechy odróżniające poszczególne typy mikoryz.

Mikoryza ektotroficzna ma charakterystyczną budowę zewnętrzną. W tym wypadku korzeń owija się dostatecznie szczelnym pokrowcem grzybowym, od którego na wszystkie strony rozprzestrzenia się dość gęsta sieć strzępek. Kolor pokrowca grzybowego, a także wygląd jego w poszczególnych wypadkach mocno się różni. Mikoryza ektotroficzna może mieć powierzchnię wojłokowatą, szczeniastą albo zupełnie gładką. To zależy zarówno od gatunku rośliny jak i od własności grzyba symbionta.

Przy obecności mikoryzy ektotroficznej powłoka grzybowa jest tak zwarta i tak silnie otula zakończenie korzeni, że włosniki, grające rolę aparatu wsysającego wodę i substancje odżywcze, obumierają. Ta funkcja całkowicie przechodzi do grzybni odchodzącej od korzenia do gleby.

Strzępki grzyba przenikają do korzenia, ale na bardzo niedużą głębokość. Ich rozprzestrzenienie jest ograniczone głównie do przestworów międzykomórkowych epidermy, gdzie strzępki przeplatając się tworzą gęstą siatkę, zwaną hartigowską od nazwiska autora, który ją wykrył (H a r t i g 1886). Z rzadka siatka ta ogarnia dwie lub trzy warstwy komórek kory. Do komórek kory grzybni z reguły nie przenika, a jeżeli podobne przeniknięcie zachodzi, to grzybni zostaje w komórce strawiona.

Mikoryza ektotroficzna jest właściwa roślinności drzewiastej i dlatego przedstawia dla nas szczególnie ciekawe zagadnienie.

Przy tworzeniu mikoryzy *endotroficznej* grzybnia, rozprzestrzeniając się w przestworach międzykomórkowych, jednocześnie z reguły przenika do komórek warstwy korowej korzenia, gdzie ulega strawieniu. Dalej niż do warstwy korowej grzyb symbiont nie przenika. Tylko grzyby pasożytnicze dosięgają walca osiowego. Na podstawie tylko co zaznaczonej cechy można typową mikoryzę odróżnić od pseudomikoryzy. Strzępki grzyba tworzącego mikoryzę endotroficzną nie tworzą wokół korzenia jakiegokolwiek zwartego pokrowca. Wychodzą one z korzenia w stosunkowo niedużej liczbie i nie wywołują obumierania włóśników. Mikoryza endotroficzna została wykryta u traw, ziemniaka, wrzosu, storczyka. Szczególnie dobrze zbadana jest ona u tych ostatnich roślin.

Między mikoryzą ekto- i endotroficzną istnieją utwory symbiotyczne o charakterze przejściowym. Niektórzy badacze, jak np. Ł o b a n o w uważają, że w ogóle nie ma absolutnej ektotroficznej mikoryzy. Według ich poglądu mikoryza u drzew szczególnie w pierwszym stadium ich rozwoju jest zawsze endotroficzna. Dopiero później rozwija się zewnętrzny pokrowiec, o którym już mówiliśmy.

Opisano także osobny typ mikoryzy zwany *perytroficznym*. W danym wypadku grzyby nie wchodzą w ścisły związek z roślinami, ale osiedlając się w strefie korzeniowej (rizosferze) otulają go pokrowcem perytroficznym. Należy uważać, że i taka forma współżycia ma duże znaczenie dla życia rośliny, stwarzając dokoła jej korzenia specyficzne środowisko.

Kończąc opisywanie typów mikoryz, powinniśmy zaznaczyć, że bardziej dokładne ich zróżnicowanie jest możliwe tylko przy analizie mikroskopowej skrawków korzenia. Należy też podkreślić, że główne zakończenia korzeni (zakończenia wzrostowe) drzew określające rozprzestrzenienie korzenia okazują się niedostępne dla grzyba i mikoryzy nie tworzą (L. I. I w a n o w). Mikoryza tworzy się na zakończeniach korzeni asymilujących wodę i substancje odżywcze. Mikoryza ma jednoroczny okres życia i w miarę wydłużania się korzenia powstaje na młodszych jego częściach. W różnym czasie okresu wegetacyjnego mikoryza u drzew ujawnia się z niejednakową łatwością.

Przejawy mikotroficzności u różnych roślin

Stosunki symbiotyczne pomiędzy wyższymi i niższymi organizmami roślinnymi mogą mieć przejawy bynajmniej nie identyczne. Nie-

kiedy u wspomnianych wyżej żywych istot ustala się tak ścisły wzajemny związek, że wyższa roślina całkiem nie może rozwijać się bez swego symbionta. Podobne przykłady już przytaczaliśmy wyżej. Tak do obligatorycznych mikotrofów powinna być zaliczona korzeniówka (*Monotropa hypopitys*), nad którą pracował Kamiński. Do podobnych też roślin należą storczyki, których uprawa jest bezwzględnie niemożliwa bez odpowiadającego grzyba. Tu też może być zaliczony wrzos i niektóre inne rośliny.

U większości wyższych roślin mikotrofia jest wyrażona mniej jaszkrawo. W podobnym wypadku nieobecność mikoryzy zaznacza się większym lub mniejszym pogorszeniem rozwoju rośliny.

Według stosunku roślin do grzybów, tworzących mikoryzę, Ł o b a n o w dzieli rośliny drzewiaste na następujące grupy:

1. Rośliny ściśle mikotroficzne — nie rozwijające się bez grzyba. Przedstawiciele roślinności drzewiastej w tej grupie nie ma.
2. Rośliny z silnie wyrażoną mikotrofią. Tu należą niektóre gatunki drzewiaste jak np. dąb, grab, buk, szpilkowe itd.
3. Rośliny rozwijające się bez mikoryzy. Do nich z gatunków drzewiastych i krzewiastych, oczywiście, powinny być odniesione trzmielina, akacja, drzewa owocowe.
4. Rośliny o charakterze przejściowym pomiędzy typem drugim i trzecim. Mogą one dostatecznie dobrze rozwijać się bez mikoryzy, ale niekiedy tworzą też tę ostatnią.

Prawie wszystkie krzewy należą do tego ostatniego typu. Tu także powinny być zaliczone: lipa, brzoza i wiązowate.

Grzyby uczestniczące w tworzeniu mikoryzy

Na podstawie pośrednich dowodów już M. S. W o r o n i n przypuszczał, że mikoryza u drzew może być tworzona przez grzyby kapeluszowe. Ku temu punktowi widzenia skłaniali się i inni badacze, ale ściśle, doświadczalne rozstrzygnięcie kwestii składu grzybów symbiontów u różnych roślin okazało się rzeczą nadzwyczaj zawiłą.

Dla ustalenia, w sposób nie podlegający wątpliwości, zdolności tego lub innego grzyba do życia w symbiozie z rośliną wyższą, trzeba wyosobnić czystą kulturę tego grzyba i zarazić nim sterylne wyprorowadzone rośliny. Podobną „syntezę“ trudno jest przeprowadzić wskutek tego, że liczne grzyby symbionty nie rozwijają się na pożywkach ogólnie przyjętych w praktyce pracowni mikrobiologicznych. W wypadkach, gdy udaje się wprowadzić kulturę grzyba w sztucznie stworzonych warunkach, owocniki nie tworzą się

zupełnie, albo przyjmują formę nietypową. Utrudnia to bardzo diagnostykę, która w zasadzie opiera się na budowie owocnika.

Znaczny postęp w interesującej nas dziedzinie był zrobiony przez prace *Melina*, który poświęcił wiele uwagi metodyce badania grzybów — symbiontów. Udało mu się, a następnie udało się to i szeregowi innych badaczy wyosobnić u wielu roślin grzyby tworzące mikoryzę. Okazało się, że należą one głównie do klasy podstawczaków, przy czym przeważają przedstawiciele rzędu obłoczniaków. Rzadziej spotyka się inne grzyby.

Dla przykładu podamy niektóre grzyby zaliczane w chwili obecnej do tworzących mikoryzę.

1. Klasa podstawczaków: a) rząd obłoczniaków:

Amanita muscaria

Boletus luteus

Boletus elegans

Boletus scaber

Russula fragilis

b) rząd gastromycetes:

Tricholoma virgatum

Rhizopogon luteolus

Rhizopogon reseolus

2. Klasa workowców:

Tuber Borchii

Tuber lepideum

3. Klasa glonowców:

Endogone

4. Grupy grzybów niedoskonałych:

Rhizoctonia

Mycellium radices atrovirens

Mycellium radices juniperus

Z reguły grzyby tworzące mikoryzę należą do saprofitów, tj. odżywiają się martwą substancją organiczną. Wśród nich jednakże wykryto formy, znajdujące się w symbiozie z innymi roślinami i pasożytujące na innych. I tak storczyk japoński *Gastrodia elata* nie rozmnaża się za pomocą bulwek, jeżeli nie jest zarażony grzybnią grzyba *Armillaria mellea* (opieńka). W tymże czasie ten grzyb osiedlając się na drzewach wywołuje zniszczenie ich drewna.

Zasługuje na uwagę fakt, że mikoryza u jednej i tej samej rośliny może być tworzona przez bardzo różne grzyby. Tak np. u buka do cenozy grzybów mikoryzowych wchodzi do 12 gatunków grzy-

bów. U sosny liczba grzybów — symbiontów dochodzi do 17, u jodły do 9 itd.

Sądząc według danych M. R a y n e r możemy wnioskować, że roślina nie reaguje bynajmniej jednakowo na obecność tych lub innych grzybów w jej systemie korzeniowym. Dla celów praktycznych jest to bardzo ważne — ponieważ szybki rozwój młodników jest możliwy tylko przy określonych stosunkach symbiotycznych. Zależą one nie tylko od obecności w glebie najbardziej pożądaných grzybów — twórców mikoryzy, ale i od warunków glebowych, umożliwiających ich rozwój. Sztucznymi zabiegami agrotechnicznymi i agrochemicznymi można silnie wpływać na dominowanie określonych grzybów w mikoryzie, a stąd i na rozwój roślin.

Wzajemne stosunki między grzybem, tworzącym mikoryzę, a rośliną

U gatunków drzewiastych o widocznie wyrażonej mikotroficzności młode rośliny w nieobecności grzyba rozwijają się źle, a niekiedy nawet giną w pierwszych latach swego życia. Przegląd systemu korzeniowego takich roślin wskazuje na to, że jest on silnie zredukowany i źle rozgałęziony. Nic więc dziwnego, że tacy wybitni uczeni jak K a m i e n s k i, W o r o n i n, W i l i a m s, K o m a r o w i W y s o c k i potwierdzali obecność stosunków symbiotycznych pomiędzy grzybami i wyższymi roślinami.

Trzeba wskazać i na drugi punkt widzenia. Niektórzy badacze przypuszczali, że mikoryza jest utworem pasożytniczym, ale ten pogląd całkiem słusznie uważa się za mylny. W takich wypadkach brano najczęściej za utwory mikoryzowe grzybowe porażenia roślin.

W całkowitej zgodności z teorią symbiozy znajdują się dane praktyki, i tak W y s o c k i już w 1902 r. ustalił, że dąb na stepowych czarnoziemach źle się rozwija bez zarażenia jego młodych sadzonek grzybami. W dostatecznie rozległych doświadczeniach przeprowadzonych później w Wielikim Anadole i pod Mariupolem (1929) potwierdził on swój dawny wniosek.

Bardzo barwne materiały B a r a n i e j a (1940) także potwierdzają punkt widzenia Wysockiego.

Dla wykazania wpływu mikrozy na rozwój dębu podajemy poniżej tablicę wziętą z pracy Baranieja.

Przy zalesianiu stepów należy wyciągnąć odpowiednie wnioski z przytoczonych wyżej danych.

Dość liczne doświadczenia badaczy zagranicznych zdecydowanie potwierdzają fakt znacznego polepszenia rozwoju młodych drzew

pod wpływem zarażenia ich systemu korzeniowego grzybami tworzącymi mikoryzę.

W ten sposób w chwili obecnej trudno zaprzeczać dodatniej roli mikoryzy roślin drzewiastych. Niżej spróbujemy zorientować się w ścisłości wzajemnych stosunków między grzybami i roślinami drzewiastymi, która nie może być uważana za dostatecznie wyjaśnioną.

Tabl. I. Wpływ mikoryzy na rozwój siewek dęba.

Przeprowadzone obserwacje	Siewki	
	z mikoryzą	bez mikoryzy
Długość nadziemnej części rośliny (w cm)	35,5	17,5
Przyrost w drugim roku (w cm)	18,0	3,0
Długość pędów drugiego stopnia (w cm)	10,0	0,3
Waga części nadziemnych (w g)	17,0	3,1
Waga części korzeniowej (w g)	11,0	4,5
Liczba liści	42	12
Ogólna powierzchnia liści (w cm ²)	501,0	98,0

Obserwacje cytologiczne wykazują, że pomiędzy korzeniem i grzybem ustala się stan wybitnej równowagi. Zaznaczyliśmy już, że część strzępek mikoryzy ektotroficznej wnika w komórki części korowych korzeni. Tkanki rośliny gospodarza wyraźnie przeciwdziałają przenikaniu do nich grzyba i rozpuszczają jego grzybnię.

Analogiczne zjawisko ma miejsce również przy obecności u roślin mikoryzy endotroficznej.

Bernard wykazał doświadczalnie, że w roślinie są zawarte substancje określające jej niedostępność i ograniczające rozprzestrzenienie grzyba w tkankach.

Osłabienie naturalnej niedostępności prowadzi do przejawu tendencji pasożytniczych ze strony grzyba i do ginięcia rośliny.

Z drugiej strony grzyb powinien posiadać określoną zjadliwość i zdolność przenikania do tkanek rośliny. W literaturze są opisane wypadki, w których pod wpływem kultury laboratoryjnej, grzyby straciły swoją aktywność i nie mogły zapewnić normalnych stosunków symbiotycznych z rośliną. Te ostatnie są możliwe tylko przy określonym stanie współżyjących organizmów.

Ścisły związek między grzybem a korzeniami rośliny wzmacnia się przez to, że pod wpływem tworzącego się pokrowca grzybowego mikoryzy ektotroficznej — włósniki, jak zaznaczyliśmy, obumierają. Dlatego można przypuścić, że woda i rozpuszczone w niej substancje mają dostęp do rośliny wyłącznie przez strzępki grzybów.

Godne uwagi teorie wzajemnego stosunku grzybów z wyższymi roślinami rozwinęli nasi uczeni. W. R. W i l i a m s uważał, że grzyby rozkładają substancje próchniczne i zwiększają w ten sposób zapas dostępnych dla rośliny związków (szczególnie zawierających azot).

W istocie rzeczy tego samego punktu widzenia trzymał się też J. J. N i k i t y ń s k i (1902), a także niektórzy badacze zagraniczni. Wspomnianą hipotezę całkowicie potwierdzają doświadczenia D. M a c D u g a l a i J. D u f r e n o y (1944), którzy prowadzili kultury wyosobnionych korzeni mikoryzowych sosny przez dłuższy czas na sztucznych pożywkach.

Badacze ci doszli do wniosku o zdolności grzybów zaopatrywania rośliny nie tylko w składniki pokarmu mineralnego, ale i w substancje zawierające węgiel.

Należy uważać, że w warunkach naturalnych grzyby najłatwiej czerpią pokarm węglowy z rośliny posiadającej bogatą, chlorofilo-nośną zieloną powierzchnię. Natomiast mineralne odżywianie roślin może być znacznie polepszone przez ich działalność. W istocie dane agrochemiczne, otrzymane przez szereg badaczy, potwierdzają, że drzewa mające mikoryzę znacznie więcej pobierają z gleby nie tylko azotu, ale i fosforu, potasu oraz innych pierwiastków.

Są wskazówki o wybitnej roli wymiany biologicznie aktywnych substancji przy symbiozie mikoryzowej. Ale dotąd nie nagromadzo-no żadnego niezbitego materiału, natomiast opisane fakty odznaczają się skrajną sprzecznością.

Stosunkowo niedawno H a t c h (1936) wysunął teorię, według której skuteczność mikoryzy tłumaczy się silnym zwiększeniem powierzchni adsorbcyjnej korzenia dzięki grzybni obrastającego go grzyba.

Jak się zdaje teoria adsorbcyjna oświeśla wpływ grzyba na wzrost rośliny tylko jednostronnie. Dzięki rozwojowi grzyba nie tylko się zwiększa rozmiar czynnej powierzchni korzenia, ale i potęgują się w rizosferze procesy mineralizacyjne. To także polepsza odżywianie roślin.

Niemniej jednak kolosalna rola chłonej powierzchni grzybni mikoryzowej w zaopatrywaniu roślin w pokarm, a także w wodę jest niewątpliwa. Ten ostatni moment podkreślał także Akademi k W. R. W i l i a m s.

W istocie według wyliczeń Ł o b a n o w a, stosunek powierzchni wyparowującej do chłonej u drzew jest wielokrotnie mniejszy, niż u zbóż.

Można to widzieć z następujących cyfr, wyliczonych dla jednej rośliny (tab. II).

Jak widać u gatunków drzewiastych system korzeniowy jest nadzwyczaj słaby i grzyby symbiotyczne, silnie zwiększając powierzchnię wsysającą, sprzyjają zaopatrzeniu rośliny w wodę.

Tab. II.

R o ś l i n a	Powierzchnia chłonna w m ²	Powierzchnia wyparowująca w m ²
żyto	625,0	4,5
siewka sosny	9,5	29,1
siewka jodły	17,2	29,6
siewka modrzewia	16,3	21,7

W ten sposób z przytoczonego materiału wynika, że stosunki wzajemne grzyba, tworzącego mikoryzę, i rośliny — gospodarza są dotąd zbadane wyraźnie w niedostatecznym stopniu.

Warunki określające rozwój mikoryzy u roślin drzewiastych

Tworzenie mikoryzy u drzew staje się możliwe przede wszystkim w tym wypadku, jeżeli w glebie są określone grzyby symbionty. Nie są one, oczywiście, bynajmniej rozprzestrzenione wszędzie. Jak już zaznaczaliśmy, w stepie bezleśnym grzyby współżyjące z dębem nie występują. Analogiczny wniosek można wyprowadzić i dla innych gatunków drzewiastych. Oczywiście, w ogóle na glebach, które nie były uprzednio pod lasem, nie ma grzybów, tworzących mikoryzę. Rzecz zrozumiała, że w takich wypadkach pomyślny rozwój młodych roślin będzie zachodził tylko przy sztucznym wprowadzeniu do gleby brakujących tam grzybów, tworzących mikoryzę. Na tę doniosłą stronę sprawy zwrócił uwagę Akademik T. D. Ł y s e n k o, mówiąc o warunkach, zapewniających rozwój upraw leśnych w stepach. Jak praktycznie dokonywa się szczepienia gleby, opowiemy w następnym rozdziale.

Jednakże nie tylko obecność grzyba w glebie określa rozwój mikoryzy. Niezbędne są do tego warunki sprzyjające rozwojowi zarówno wyższej rośliny, jak i jej symbionta.

Badania przeprowadzone przez M. R a y n e r na wrzosowiskach leśnictwa Warham pod Londynem wykazały, że bywają gleby, posiadające wyraźnie toksyczne działanie w stosunku do grzybów, tworzących mikoryzę. Dla tego wypadku zostało wyjaśnione, że szkodliwie działające substancje są wytwarzane przez niektóre sa-

profityczne grzyby glebowe. Przy pomocy zabiegów melioracyjnych, zmieniających skład mikroflory glebowej, udaje się obniżyć toksyczność gleby i uaktywnić grzyby symbiotyczne, które w przeciwnym wypadku nie spełniają swojej pożytecznej roli, co prowadzi do ginięcia siewek i sadzonek.

Obszar przeznaczony na obsadzenie lasem w stepowych i leśno-stepowych rejonach europejskiej części ZSRR jest bardzo różnorodny pod względem pokrywy glebowej. Już wstępne doświadczenia przeprowadzone w naszej pracowni, pozwoliły ustalić, że czasami występują tu gleby, tłumiące rozwój flory grzybowej. Badacze radzieccy powinni w najbliższym czasie bardziej szczegółowo zbadać pod tym kątem widzenia gleby, podlegające zalesieniu. Trzeba nie tylko wykryć miejsca niekorzystne z powodu swej toksyczności, ale i określić naturę substancji szkodliwych, mogących mieć pochodzenie zarówno biologiczne jak i chemiczne. Pozwoli to polecać zabiegi usuwające niepożądane właściwości gleby.

Grzyby tworzące mikoryzę, tak jak wszystkie organizmy saprofityczne potrzebują dla swego rozwoju obecności substancji organicznych. Dlatego nic dziwnego, że najsilniejsze zarażenie korzeni gleb przez grzyby mikoryzowe obserwuje się w górnych warstwach gleby, gdzie jest duży zapas resztek organicznych i lepsze przewietrzanie. Szczególnie obficie mikoryza tworzy się w warstwie na w pół zbutwiałej ściółki, graniczącej z glebą. Tą okolicznością tłumaczy się spotęgowanie tworzenia mikoryzy przez system korzeniowy przy zasileniu gleby kompostami i innymi substancjami organicznymi.

Zasługuje na uwagę fakt zaobserwowany przez W. J. C z a s t u c h i n a. Według jego obserwacji w uprawach leśnych różnego wieku zmienia się skład gatunkowy grzybów. Np. w młodych zadrzewieniach sosnowych pionierem jest *Boletus luteus*. W starszych skład flory grzybowej staje się bardziej różnorodny. To oczywiście bezpośrednio odbija się na tworzeniu mikoryzy. Według naszego mniemania przesunięcia w mikocenozie obserwowane przez Czastuchina zależą od stopniowej zmiany składu substancji organicznej gleby. Skoro tak, to przez wniesienie określonych nawozów można osiągnąć pożądaną zmianę mikroflory gleby.

W chwili obecnej rola poszczególnych składników odżywiania mineralnego w tworzeniu mikoryzy jest zbadana niedostatecznie. Niemniej jednak są dane, w tej liczbie również otrzymane przez nas, które mówią o pożytecznej roli nawozów fosforowych. Co do wpływu nawozów mineralnych, zawierających azot brak zgodności sądów. Być może tłumaczy się to tym, że poszczególni badacze pracowali nad

różnymi formami nawozów mineralnych i stosowali różne dawki tych związków. Według wszelkiego prawdopodobieństwa mikoryza u drzew tworzy się w glebach mających dość szerokie granice pH (4,5—7,5).

Naturalnie, nie tylko gleba wpływa na rozwój mikoryzy. Ponieważ jej składnikiem jest korzeń rośliny, całkiem oczywiste jest, że i stan rośliny odbija się nadzwyczaj silnie na rozpatrywanym przez nas procesie. Istotną rolę mogą grać również inne czynniki biologiczne, do których należy zaliczyć skład roślinności zielnej lasów oraz mikroflory glebowej.

Zagadnienia poruszone w tym rozdziale mają istotne znaczenie praktyczne, ale są oświetlone w literaturze nadzwyczaj powierzchownie. Należy się spodziewać, że w latach najbliższych istniejące luki zostaną wypełnione, dzięki wielkiemu zasięgowi prac nad mikoryzą, prowadzonych w chwili obecnej w ZSRR.

Zakażanie upraw leśnych grzybami tworzącymi mikoryzę

Dla zapewnienia warunków normalnego wzrostu siewek i sadzonek trzeba postarać się o zakażenie ich systemu korzeniowego odpowiednimi grzybami. Najbardziej celowe byłoby oczywiście posługiwanie się czystymi kulturami drobnoustrojów, o dobrze sprawdzonej zjadliwości. Po tej drodze praktyka właściwie mówiąc poszła przy zaszczepianiu zasiewów roślin strączkowych bakteriami brodawkowymi. Wiadomo nam jednakże, że skład grzybów symbiontów u gatunków drzewiastych jest słabo zbadany i bynajmniej nie wszystkie wykryte grzyby, tworzące mikoryzę udaje się hodować w warunkach laboratoryjnych. Ten ostatni moment ogranicza na razie możliwość wyprowadzania czystych kultur w celu ich praktycznego wykorzystania.

Istnieje inna możliwa droga przeprowadzenia szczepienia upraw leśnych grzybami symbiotycznymi. Wykorzystywali ją dawno w praktyce chłopcy przy zasiewach roślin strączkowych. Ustalili oni czysto empirycznie, że rozrzucanie na polu, świeżo wziętym pod uprawę, gleby spod zasiewu odpowiedniej rośliny strączkowej, znacznie potęguje rozwój analogicznej kultury na nowej roli. Dla nas jest teraz zrozumiałe, że przy tej czynności do gleby, która była przed tym odłogiem, wnoszono czynne bakterie brodawkowe. Niezwykle i teraz poleca się, zamiast nitraginy, używanie rozdrobnionych w wodzie brodawek roślin strączkowych.

Zupełnie analogiczne zabiegi mogą być zastosowane w pracy przy zakładaniu lasów. Tak gdy chodzi o nieduże działki, przeznaczone do obsiania lub obsadzenia, można je zakazić świeżymi, rozdrobnionymi korzeniami z mikoryzą, zmieszanymi z glebą. Przy prowadzeniu prac na większą skalę można wykorzystać do zakażenia powierzchniowe warstwy gleby, wzięte przy zachowaniu określonych warunków, spod odpowiedniej kultury leśnej. Taka gleba bywa zwykle w dostatecznej mierze zasobna w grzyby, tworzące mikoryzę. Ale trzeba starać się, aby drzewa w tym miejscu, z którego bierze się glebę nie były zarażone przez zarazki jakichkolwiek chorób infekcyjnych. Te ostatnie wraz z glebą mogą być przeniesione na nowe miejsca. Aby nie szkodzić systemom korzeniowym drzew przy zdejmowaniu ziemi, zaleca się tworzenie specjalnych szkółek, z których można brać „glebę mikoryzową“ dla nowych upraw (F. J. H e l c e r).

Dodatni skutek wprowadzenia gleby leśnej na miejsca, w których wysiewa się gatunki drzewiaste, albo pod system korzeniowy sadzonek, został potwierdzony w pracach licznych badaczy, z których wymienić można: W y s o c k i e g o (1902—1949), P i a t n i c k i e g o (1932), S a c h a r o w a (1937), J u r r e ' a (1939), B a r a n i e j a (1940).

W tym artykule nie mamy możliwości zatrzymać się nad stroną techniczną przeprowadzenia szczepienia. Odpowiedni materiał został opublikowany w pracach Akademika T. D. Ł y s e n k i, A. K. A c h r o m e j k i i innych badaczy, gdzie zainteresowani mogą znaleźć odpowiednie wiadomości.

Kończąc przegląd znanych w chwili obecnej wiadomości o symbiozie roślin drzewiastych z grzybami, dochodzimy do wniosku, że narodowo-gospodarcze znaczenie tego zjawiska jest kolosalne. Przy zakładaniu lasów na stepach należy zapewnić tworzenie mikoryzy u roślin, co będzie sprzyjało ich normalnemu rozwojowi.

Zarazem należy stwierdzić, że problem wzajemnych stosunków między grzybami tworzącymi mikoryzę, a roślinami wyższymi, w obecnym momencie jest zbadany całkiem niedostatecznie. W najbliższych latach należy rozwinąć pracę zarówno nad zbadaniem grzybów symbiotycznych, jak i nad wyjaśnieniem warunków, sprzyjających tworzeniu się mikoryzy.

Przełożył T. Pietkiewicz