

ROMAN PACHLEWSKI

Z badań nad mikoryzą ektotroficzną drzew leśnych¹

Из исследований эктотрофной микоризы лесных деревьев

From studies on ectotrophic mycorrhiza of forest trees

O becny stan badań nad współżyciem drzew leśnych z grzybami symbiotycznymi pozwala przypuszczać, że w naturalnych warunkach rozwoju, wszystkie drzewa leśne podlegają infekcji mikoryzowej współdziałając w określonym układzie warunków ekologicznych i fitocenotycznych w kształtowaniu się stosunków mikoryzowego współżycia, przez selekcję grzybowych partnerów, regulowanie nasilenia i rodzaju mikoryzowej infekcji oraz przebiegu procesów fizjologicznych w korzeniach mikoryzowych.

Warunkiem prawidłowego kształtowania się mikoryzowego współżycia jest niezakłócona biocenoza leśna, zapewniająca właściwą samoregulację tego zjawiska w całych zespołach jak i u ich poszczególnych komponentów (11).

W sztucznych warunkach rozwoju, w hodowli laboratoryjnej czy szkółkowej, stan zainfekowania mikoryzowego nie jest *sensu stricto* obligatorycznym dla siewek drzew leśnych. W warunkach takich bowiem mogą one rozwijać się bezmikoryzowo, o ile zastosujemy odpowiednio bogaty zestaw substancji odżywczych, łatwo przyswajalnych, czy to w postaci nawożenia w szkółkach, czy w postaci pożywek w doświadczeniach wegetacyjnych. Wyhodowane w ten sposób siewki czy sadzonki, wykazują często w pierwszych latach bardzo dobry rozwój, są większe, a nawet zdrowsze od zainfekowanych mikoryzowo. W późniejszych jednak stadiach ich rozwoju, przy zmianie sztucznych warunków przez wprowadzanie ich w naturalne środowisko leśne lub na tereny porolne, wykazują dużą podatność korzeni na infekcję grzybami patogenicznymi lub formowanie nieefektywnych, a nawet wręcz szkodliwych asocjacji z grzybami pseudomikoryzowymi.

Skojarzenia mikoryzowe drzew leśnych, w naturalnych środowiskach leśnych mają ściśle wyspecjalizowany charakter korzystnego i niezbędnego współżycia z grzybami rhizosfery przy nielicznym udziale związków mikoryzowych o charakterze przygodnym. Związki mikoryzowe o charakterze pasożytniczym (pseudomikoryz), w niezakłóconych biocenozach leśnych, są zjawiskiem raczej wyjątkowym, występując przeważnie tylko przy zakłóceniu równowagi biocenotycznej zbiorowisk leśnych i zmianach w glebowych procesach mikrobiologicznych, powodujących osłabienie

¹ Referat wygłoszony na zebraniu Oddziału Poznańskiego Polskiego Towarzystwa Botanicznego dnia 4 grudnia 1963 r.

zdrowotności drzewostanów lub występujące u chorych osobników jako wtórny czynnik procesu chorobowego.

O silnie zaznaczonej tendencji korzeni drzew leśnych do nawiązywania kontaktu mikoryzowego z grzybami symbiotycznymi rhizosfery, świadczy między innymi nasilenie infekcji mikoryzowej nawet u drzew zasiedlających hałdy górnicze, w specyficznych warunkach siedliskowych, odznaczających się skrajnie niekorzystnym i odbiegającym od naturalnego układem czynników ekologicznych (8, 9).

Biologiczne podstawy mikoryzowego współżycia drzew leśnych wskazują więc na stan mikoryzowy, będący ekologiczno-obligatoryczną symbiozą, jako jedynie normalny stan fizjologiczny korzeni drzew leśnych w naturalnych warunkach środowiska leśnego.

Prowadząc od lat badania nad mikotrofizmem drzew w naturalnych zespołach leśnych wychodziliśmy z założenia, że warunki ekologiczne i fitocenotyczne panujące w tych naturalnych zbiorowiskach leśnych zaznaczają się w specyfice zjawisk i w procesach życiowych, tak całych zespołów jak i ich poszczególnych komponentów. Dynamika samorozwoju tych zespołów, posiadając określony i swoisty przebieg procesów bioekologicznych w poszczególnych biotopach, odzwierciedla się między innymi w jakości i obfitości grzybów mikoryzowych oraz w specyfice współzależności między tymi grzybami a rośliną wyższą w zakresie skojarzeń mikoryzowych.

W oparciu o powyższe założenia, badania nasze nad mikoryzą drzew leśnych w warunkach pełnej dynamiki życiowej zbiorowisk i najkorzystniejszego układu sił produkcyjnych siedliska mają na celu podjęcie próby określenia optymalnych stosunków mikoryzowego współżycia naszych drzew leśnych wraz z ustaleniem gatunkowego zestawu efektywnych grzybów mikoryzowych, w określonym układzie warunków środowiska.

Omawiając problem mikoryzy ektotroficznej drzew leśnych należy uwzględnić następujące zagadnienia.

1. Budowę mikoryz ektotroficznych, w oparciu o analizę morfologiczno-anatomiczną, z uwzględnieniem zmienności form morfologicznych mikoryz ektotroficznych warunkowanej czynnikiem ekologicznym, dynamiką rozwojową mikoryz i biologicznymi właściwościami obu partnerów.

2. Ekologię mikoryzy ektotroficznej, obejmującą wpływ warunków środowiska na frekwencję i jakość mikoryz u poszczególnych gatunków drzew, z uwzględnieniem zmienności sezonowej.

3. Fizjologię stosunków mikoryzowego współżycia obejmującą stadialność mikoryzy ektotroficznej u różnych gatunków drzew w naturalnych i sztucznych warunkach rozwoju.

4. Badania nad biologią grzybów mikoryzowych drzew leśnych w zakresie ich specjalizacji mikoryzowej, właściwości i efektywności ich mikoryzowych skojarzeń oraz roli stosunków mikoryzowych w tworzeniu owocników u grzybów kapeluszowych przy zastosowaniu metody czystych kultur i syntezy mikoryzowej.

W pracy niniejszej pragnąłbym omówić dwa pierwsze zagadnienia obejmujące budowę, rozwój i ekologię mikoryz ektotroficznych drzew leśnych.

Zasadniczym typem współżycia mikoryzowego drzew leśnych jest mikoryza ektotroficzna. Mikoryzy ektotroficzne jako organ (grzybokorzeń) są wynikiem skojarzenia mikoryzowego dwu partnerów, drzewa i grzyba, wchodzących w ścisły związek anatomiczny i podlegający wpływom czynników wewnętrznych obu organizmów oraz zewnętrznych środowiska.

Infekcja mikoryzowa obejmuje zasadniczo korzenie ostatniego rzędu, powodując ich charakterystyczne skrócenia i przekształcenia.

Korzenie mikoryzowe w postaci mikoryz ektotroficznych posiadają zewnętrzne formy zróżnicowane w trzy podstawowe grupy korzeni krótkich:

a) mikoryzy dichotomicznie rozgałęzione, pojedynczo lub wielokrotnie, charakterystyczne dla sosny, występujące również u modrzewia. Zaliczamy tu również tak zwane mikoryzy bulwkowate (melinowski typ C), składające się z wielokrotnych dichotomii otoczonych wspólną opilśnią,

b) mikoryzy monopodialne rozgałęzione, występujące u świerka i jodły,

c) mikoryzy proste, zgrubiałe, pojedyncze lub w pęczkach, występujące u większości gatunków drzew leśnych.

Przedstawione powyżej formy morfologiczne mikoryz ektotroficznych nie są jednak wyłączne u drzew leśnych. Szczegółowa bowiem analiza mikoryz ektotroficznych w naturalnych warunkach wykazuje daleko idące odchylenia w tym zjawisku. W zależności od warunków środowiska i asocjacji grzybowych infekcja mikoryzowa, jak obserwujemy to na przykład u graba, może obejmować całe fragmenty korzeni bocznych, stanowiących jednolity zespół mikoryzowy. Oś główna takiego fragmentu pokryta jest opilśnią z licznie odchodzącymi od niej i rozgałęziającymi się korzonkami bocznymi, przy czym długość jej może dochodzić do około 15 cm. Należy zaznaczyć, że w badaniach anatomicznych, mikoryzy te wykazują jak najbardziej efektywny charakter infekcji mikoryzowej (11).

Obserwacje nad mikotrofizmem sosny i świerka w borze bagiennym w Białowieckim Parku Narodowym, wykazują również zjawiska odbiegające od dotychczas znanych, klasycznych przykładów odnośnie objęcia infekcją mikoryzową korzeni sosny czy świerka i tworzenia się opilśni. Znajdowaliśmy tu często siewki wyżej wymienionych drzew, u których infekcja mikoryzowa z dobrze wykształconą opilśnią i siecią Hartiga, obejmowała całe systemy korzeniowe siewek, przy korzystnie zaznaczonym charakterze współżycia. Ciekawym również zjawiskiem było występowanie u niektórych egzemplarzy korzeni długich, bez śladu opilśni, ale z bardzo dobrze i prawidłowo wykształconą siecią Hartiga (10, 11).

Zasadniczym elementem w budowie mikoryz ektotroficznych drzew leśnych jest opilśń grzybowa, pokrywająca poszczególne korzonki mikoryzowe lub ich zespoły. Pozostaje ona w łączności anatomicznej z korzeniem drzewa przez strzępki wnika-jące między błonami komórkowymi w głąb kory pierwotnej, tworzącymi tak zwaną sieć Hartiga oraz z glebą przez strzępki lub sznury grzybniowe odchodzące od opilśni i przerastające otaczający substrat.

Grzybowa otoczka (opilśń), z systemem sieci Hartiga i zespołem grzybni w glebie jest zasadniczym elementem mikoryzy ektotroficznej, decydującym o aktywności ich w absorpcji substancji odżywczych z gleby, kumulacji i translokacji oraz prawidłowym funkcjonowaniu organu w całości procesów fizjologicznych korzeni mikoryzowych w danym układzie warunków środowiska (4).

Różne grzyby mikoryzowe tworzą charakterystyczne opilśnie u tego samego gatunku drzewa, zróżnicowane pod względem budowy anatomicznej, struktury powierzchniowej i barwy.

Wyróżniane opilśnie grzybowe mikoryz ektotroficznych mają całą gamę kolorów, od białych do czarnych, przy strukturze powierzchniowej od gładkiej błyszczącej do kutnerowatej, brodawkowatej, szczeciniastej, strzępiastej lub ze sznurami grzybniowymi, przy dużej zmienności w obrębie tej samej formy w zależności od gatunku grzyba, stadium rozwojowego mikoryzy i warunków środowiska. Dla przykładu podam, że mikoryzy tworzone przez *Amanita muscaria* z sosną, w prowadzonych przez nas doświadczeniach wegetacyjnych, wykazywały w zależności od tego czy formowa-

ly się w substracie, czy też na powierzchni, przy silnej areacji, mikoryzy różniące się morfologicznie zarówno kształtem jak i budową opilśni.

W budowie opilśni interesujące z punktu widzenia funkcjonalnego jest występowanie otoczek grzybowych o budowie wielowarstwowej. Opilśni tego typu występuje u niektórych form mikoryz ektotroficznych. Analiza anatomiczna wykazuje, że poszczególne warstwy takiej opilśni mogą się różnić strukturą (pseudoparenchyma i prozenchyma), barwą lub tylko jedną z tych cech. Na podstawie dotychczasowych badań przyjęto, że opilśni o dwu warstwach różniących się barwą i strukturą tworzona jest przez dwa grzyby (melinowski typ D_a). Przy zróżnicowaniu obu warstw tylko pod względem struktury przyjęto, że tworzy je jeden grzyb (3). Badania nasze nad anatomią opisanych przez nas u sosny i świerka mikoryz brodawkowatych, wraz z badaniami nad ich dynamiką rozwojową w zbiorowiskach leśnych Białowieskiego Parku Narodowego, pozwoliły nam wysunąć hipotezę, że obie warstwy, wybitnie różniące się budową i kolorem, tworzy jeden i ten sam grzyb oraz że spełniają one odrębne funkcje fizjologiczne w skojarzeniu mikoryzowym (10). To samo odnosi się do opisanych przez nas, charakterystycznych mikoryz brązowobrunatnych u graba, gdzie w zależności od stadiów rozwojowych mikoryz daje się wyróżnić trzywarstwowa opilśni przypominająca na przekrojach poprzecznych budowę anatomiczną sklerocjów *Typhula* sp. (11).

Na przykładzie wymienionych wyżej mikoryz brązowobrunatnych u graba, brodawkowatych i brązowych u sosny i świerka możemy obserwować silnie zaznaczającą się zależność i zmienność cech morfologiczno-anatomicznych mikoryz ektotroficznych w zależności od ich stadiów rozwojowych, uzewnętrzniającą się w szczególności poza kształtem mikoryz, w zróżnicowaniu barwy opilśni, struktury powierzchniowej i jej budowy anatomicznej (10,11). W związku z powyższym można wyróżnić trzy stadia rozwojowe mikoryz ektotroficznych.

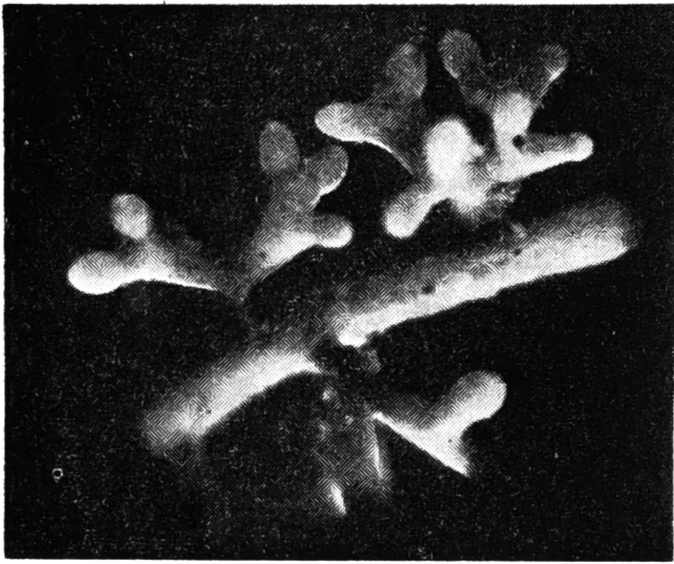
1. Mikoryzy młode — początkowe stadia zawiązywania się opilśni i sieci Hartiga.
2. Mikoryzy dojrzałe, w pełnym turgorze — opilśni i sieć Hartiga w pełni wykształcone, barwa sprecyzowana.
3. Mikoryzy stare z zanikającym turgorem — opilśni szczątkowa, przebarwienia na kolor ciemny.

Zjawisko to daje się dokładnie przeanalizować na przykładzie mikoryz brązowobrunatnych graba, u których opilśni w stadiach młodocianych ma barwę jasnobrązową, jest gładka, błyszcząca, ze sporadycznie tylko odchodzącymi strzępkami. W stadiach mikoryz dojrzałych opilśni przybiera barwę ciemnobrunatną, o powierzchni chropowatej, z odchodzącymi zazwyczaj obficie strzępkami. Opilśni mikoryz starych tej formy przybiera kolor czarnobrunatny, o powierzchni silnie chropowatej i pomarszczonej (11).

Zagadnienie powyższe omawiam ze względu na konieczność uwzględnienia go przy klasyfikacji mikoryz ektotroficznych drzew leśnych na podstawie cech morfologiczno-anatomicznych.

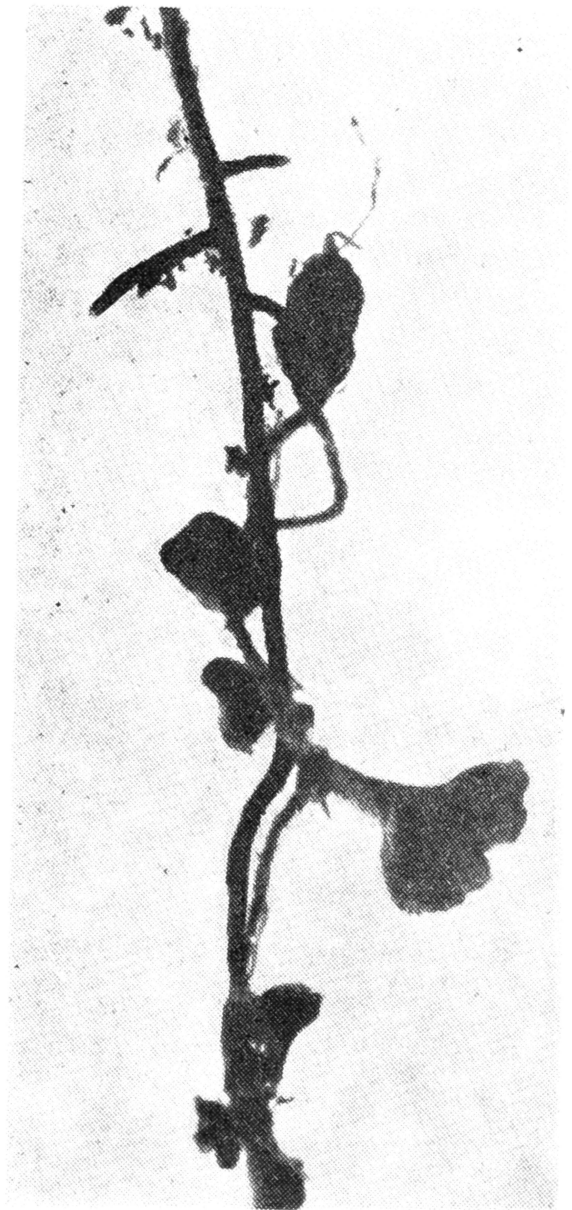
Specjalnego omówienia wymaga budowa i rozwój mikoryz ektotroficznych wznawiających wzrost. Badania nasze nad mikoryzą sosny, świerka i graba w zespołach leśnych Białowieskiego Parku Narodowego wykazały, że zjawisko wznawiania wzrostu mikoryz ektotroficznych jest zjawiskiem powszechnym, występującym z większym lub mniejszym nasileniem u korzeni mikoryzowych większości drzew leśnych w naturalnych zbiorowiskach, z wyjątkowo dużym nasileniem w warunkach boru bagiennego (10, 11).

Okresowe wznawianie wzrostu korzeni mikoryzowych mikoryz ektotroficznych wywiera znaczny wpływ na ich morfologię, powodując powstawanie form mikoryz seg-



Ryc. 1. Mikoryzy ektotroficzne dichotomicznie rozgałęzione u sosny w borze iglastym w Białowieskim Parku Narodowym. Pow. około 30 × (oryg.).

mentowanych (mikoryzy naszyjnikowate według Kelleya). Mikoryzy te składają się z szeregu członów wzrostowych (segmentów) różnej długości, odpowiadających okresowemu wzrostowi. Przewężenia oddzielające poszczególne segmenty, w zależności od rodzaju opilśni, mogą być słabiej lub silniej zaznaczone. Analiza mikroskopowa wykazuje w miejscach przewężeń brak łączności anatomicznej między korą pierwotną obu odcinków wzrostowych. Sprawdzeniem braku łączności anatomicznej kory pierwotnej jest brak łączności między siecią Hartiga poszczególnych członów. Całość mikoryzy segmentowanej łączy wspólny walec osiowy, endoderma i opilśń grzybowa. W miejscach przewężeń walec osiowy jest normalnie wykształcony, komórki endodermy przeważnie lekko spłaszczone, a opilśń czasami odstaje od powierzchni korzonka lub jest przerwana. W tym ostatnim przypadku opilśń młodszej części zachodzi pod opilśń części starszej, lekko odgiętej.



Ryc. 2. Mikoryzy ektotroficzne bulwkowate u sosny z boru bagiennego w Białowieskim Parku Narodowym. Pow. około 30 × (oryg.).

Rozpatrując proces wznawiania wzrostu od strony morfologiczno-anatomicznej stwierdzamy udział grzyba w przebiegu tego zjawiska, wyróżniając trzy sposoby wznawiania wzrostu mikoryz ektotroficznych, w zależności od rodzaju opilśni pokrywającej korzonek mikoryzowy (10).

Proces wznawiania wzrostu rozpoczyna ponowny podział komórek merystemu wierzchołkowego korzenia mikoryzowego. Mikoryza zaczyna rosnąć na długość, przy

czym dalszy przebieg procesu warunkowany jest między innymi rodzajem opilśni pokrywającej mikoryzę.

1. U mikoryz mających opilśń o budowie dwuwarstwowej lub wielowarstwowej (mikoryzy czarnobrunatne, brodawkowate, beżowe u sosny i świerka oraz brązowobrunatne u graba) wznoszący wierzchołek przerywa zewnętrzną warstwę opilśni. Wydostając się z pod niej jest już pokryty otoczką grzybową powstałą z wewnętrznej warstwy opilśni mikoryzy macierzystej. Zjawisko to, nawet w obserwacjach makroskopowych, zaznacza się bardzo wyraźnie u mikoryz wykazujących zróżnicowanie warstw opilśni pod względem barwy. Po upływie pewnego czasu młoda część mikoryzy wznawiającej wzrost pokrywa się normalnie wykształconą opilśnią wielowarstwową.

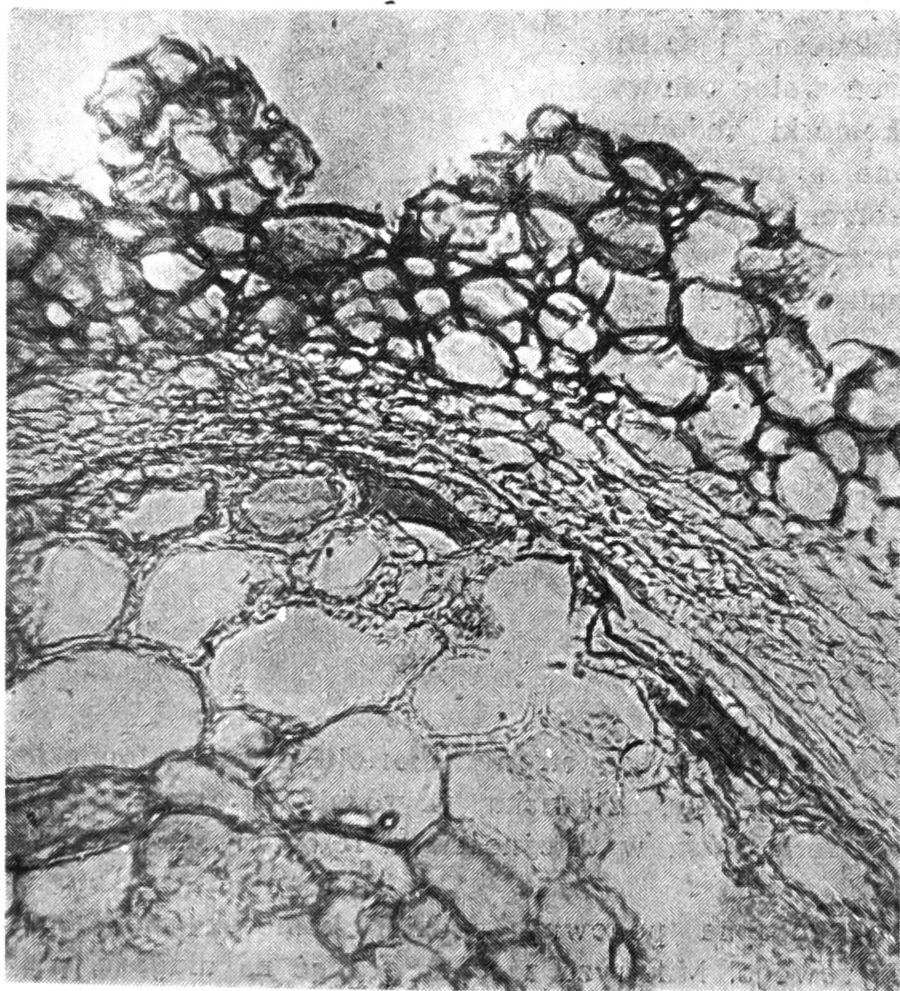
2. U mikoryz posiadających dobrze wykształconą otoczkę grzybową budowy pseudoparenchymatycznej-jednowarstwowej (mikoryzy brązowe, pospolite u wielu gatunków drzew) wznoszący wierzchołek korzonka mikoryzowego nie przerywa opilśni. Pokrywająca go opilśń mikoryzy macierzystej rozrasta się sukcesywnie w miarę jego wzrostu.

3. U mikoryz pokrytych cienką, jednowarstwową opilśnią budowy przeważnie prozenchymatycznej, wznoszący wierzchołek mikoryzy przerywa otoczkę grzybową i rośnie początkowo bez niej. Dopiero w późniejszym stadium wzrostu korzonka pokrywa się nową opilśnią lub wzrasta bez niej.

Ten ostatni przypadek spotyka się często u mikoryz ektotroficznych mających charakter infekcji przygodnych lub pasożytniczych.

Intensywność infekcji mikoryzowej, jak wykazują liczne badania, zależy od warunków środowiska, w którym rozwijają się drzewa.

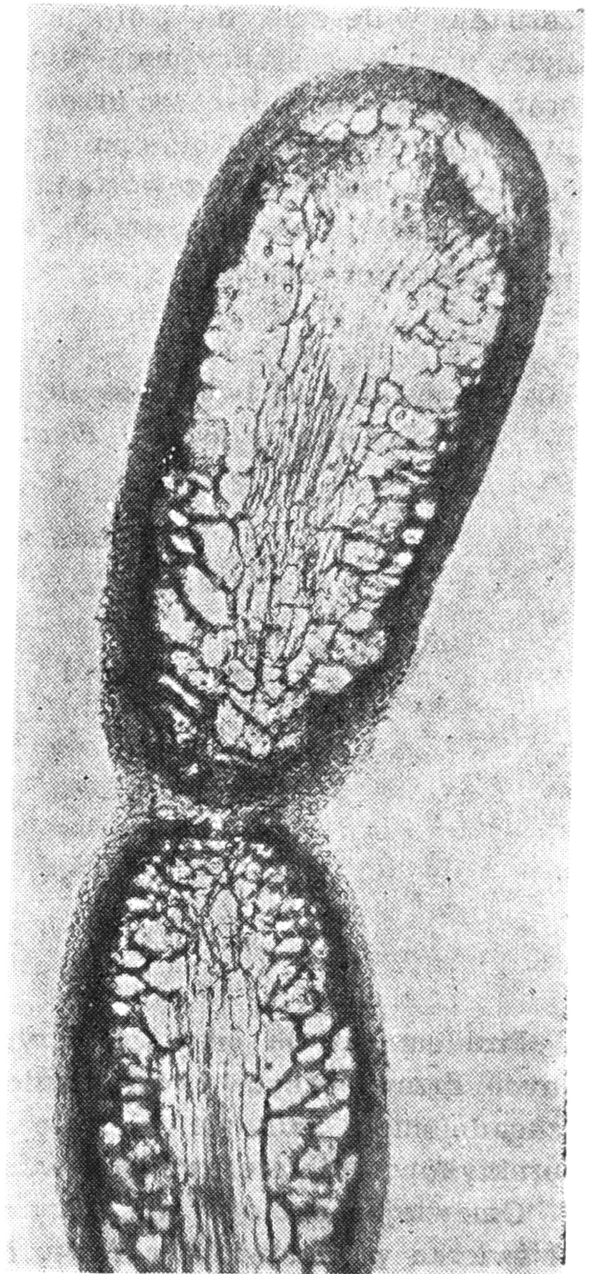
Dwie grupy czynników środowiska, ściśle ze sobą współdziałające, światło i substancje pokarmowe, wydają się być najważniejsze w oddziaływaniu na stopień rozwoju mikoryz ektotroficznych u drzew leśnych (1, 4).



Ryc. 3. Fragment przekroju poprzecznego mikoryzy ektotroficznej brodawkowatej u sosny z boru iglastego w Białowieskim Parku Narodowym. Pow. 400 × (oryg.).

Na marginesie wspomnę o doniosłej roli witamin w rozwoju stosunków mikoryzowych u drzew, a w szczególności thiaminy, względem której lub względem jej składników, thiazolu i pirydoksyny, większość efektywnych grzybów mikoryzowych wykazuje heterotroficzną. Zagadnienie to, wkraczające w zakres fizjologii stosunków mikoryzowych i badań nad biologią grzybów mikoryzowych wymaga omówienia w oddzielnej pracy.

Nasilenie infekcji mikoryzowej u drzew zależy w szczególności od zawartości w glebie łatwo przyswajalnych związków azotowych, fosforowych i potasowych. Niedobór lub zachwianie równowagi w składzie powyższych substancji pokarmowych jest czynnikiem predysponującym do tworzenia się mikoryzowych skojarzeń. Doświadczenia laboratoryjne i badania terenowe wykazują, że drzewa zasilane dużą ilością łatwo



Ryc. 4. Fragment przekroju podłużnego mikoryzy ektotroficznej brązowej wznawiającej wzrost u sosny z boru bagiennego w Białowieskim Parku Narodowym. Pow. około $200\times$ (oryg.).

przyswajalnych substancji odżywczych, rosnące na glebach zasobnych, są mniej intensywnie infekowane, jak drzewa rosnące w warunkach ubogich w składniki pokarmowe.

Na zmiany w ilości zawiązywanych mikoryz ektotroficznych u drzew współdziała światło, wpływające na syntezę węglowodanów i nagromadzenie się ich w roślinie wyższej. Ilość mikoryz wzrasta wraz z nasileniem światła, w określonym układzie warunków glebowych. Zjawisko to jest współzależne ze zmianą ilości wolnych węglowodanów w tkankach rośliny wyższej. Wskazuje na to rozwój mikoryz ektotroficznych jedynie w obecności i znacznej ilości wolnych węglowodanów, co z chwilą zwiększenia się odpływu składników mineralnych, a w szczególności przyswajalnych związków azotowych, zmniejsza się ograniczając zawiązywanie się mikoryz.

Wyraźnym świadectwem korzystnego wpływu światła na tworzenie się mikoryz ektotroficznych u drzew, są wyniki naszych badań nad mikoryzą siewek sosny w borze iglastym (*Pineto-Vacinetum myrtilli*, Kobendza 1930) w Białowieskim Parku Narodowym (10). Rozwijają się one w tym zespole w niekorzystnych warunkach świetlnych, wykazując względnie słabą frekwencję korzeni mikoryzowych. W opracowywanym materiale z tego zespołu napotykalismy jednak egzemplarze siewek sosny wykazujące wyjątkowo liczny udział korzeni mikoryzowych. Szczegółowe ro-

zeznanie w terenie, na które pozwalała nam ścisła lokalizacja zbiorów na tak zwanych pasach transekcyjnych wykazało, że we wszystkich wypadkach, siewki te zebrane zostały na lukach w drzewostanie, o warunkach świetlnych korzystniejszych od przeciętnych dla tego biotopu. Obrazuje to załączona tabela. Warto jeszcze zaznaczyć, że siewki z luki w drzewostanie, o dużym nasileniu infekcji mikoryzowej, wykazywały lepszy rozwój od siewek spod okapu drzewostanu z mniejszą frekwencją mikoryz ektotroficznych.

Tabela 1

Wpływ światła na tworzenie się mikoryz ektotroficznych u drzew (Białowiecki Park Narodowy zespół: *Pineto-Vaccinietum myrtilli* Kobendza 1930)

Nr kol.	Dwuletnie siewki z luki		Dwuletnie siewki spod okapu drzewostanu	
	data zbioru	ogólna liczba mikoryz szt.	data zbioru	ogólna liczba mikoryz szt.
1	29. VII	180	29. VII	27
2	22. VIII	304	9. VIII	43
3	6. IX	170	6. IX	34
4	9. X	240	29. IX	19
5	16. X	140	9. X	46

Problem światła jako współczynnika wpływającego na rozwój mikoryz ektotroficznych drzew leśnych i wzmożenie efektywnej infekcji mikoryzowej, wydaje się być zagadnieniem istotnym zarówno dla teoretyków mikoryzowych jak i dla leśników praktyków, zainteresowanych w selektywnym wyrębie drzewostanów (4).

Omawiając ekologię mikoryzy ektotroficznej drzew leśnych, na przykładzie sosny i świerka w Białowieckim Parku Narodowym, specjalną uwagę zwracamy na kształtowanie tego zjawiska w borze bagiennym (*Pinetum turfosum* Karpiński 1949) i na torfowisku wysokim (*Sphagnetum medii pinetosum* Matuszkiewicz 1952). Specyfika ekologiczna tego biotopu zaznacza się wyraźnie w mikotrofiźmie sosny i świerka. Oba te gatunki wykazują w borze bagiennym największą frekwencję korzeni mikoryzowych, w porównaniu z innymi biotopami. Procentowy udział korzeni mikoryzowych u tych drzew wynosi w borze bagiennym około 85%, w grądzie 58%, borze mieszanym 52%, a w borze iglastym już tylko 40%. Jak już wspomniałem na wstępie, w borze bagiennym spotykaliśmy siewki wyżej wymienionych drzew, u których infekcja mikoryzowa obejmowała prawie całe systemy korzeniowe.

W biotopie tym, najliczniejsze skupienia korzeni mikoryzowych występują w powierzchniowych warstwach torfu sfagnowego, gdzie w danych warunkach panują najkorzystniejsze stosunki powietrzne (adekwatne zasilanie oxygenem), wilgotnościowe i pokarmowe. Silnie rozwinięte systemy korzeni mikoryzowych tych drzew w borze bagiennym umożliwiają im zaopatrywanie się w niezbędne ilości pokarmu, z gleby odznaczającej się w tym biotopie ubóstwem składników mineralnych, przy nagromadzeniu się dużej ilości nieprzyswajalnej substancji organicznej, w postaci surowej próchnicy. Wyjaśnia to obserwacje Franka (według Harleya 4, Melina 6 i Harleya 4), o zmienności w nasileniu infekcji mikoryzowej w różnych warunkach glebowych, wykazujące najsilniejszą infekcję w glebach o dużej zawartości surowej próchnicy.

Nasilenie infekcji mikoryzowej w borze bagiennym potęguje korzystny układ warunków świetlnych, sprzyjający rozwojowi mikoryzy przez spotęgowanie fotosyntezy i nagromadzenie się dużej ilości wolnych węglowodanów u drzew, przy ograniczonym dopływie składników mineralnych.

W specyfice ekologicznej boru bagiennego doniosłą rolę w dynamice rozwojowej mikoryz ektotroficznych u sosny i świerka odgrywają stosunki wodne. Występująca w tym biotopie forma mikoryz brązowych, posiadających charakter dominanta, w zestawieniu z tą samą formą mikoryz ektotroficznych sosny i świerka z innych zbiorowisk, zaznacza w swej morfologii wyraźne oddziaływanie tego czynnika ekologicznego, wykazując charakterystyczną wysmukłość, przy silnie zaznaczonej segmentacji, powstającej w wyniku intensywnego procesu okresowego wznawiania wzrostu. Na zjawisko to wpływa gospodarka wodna tego zbiorowiska roślinnego, oparta na systemie ombrofilnym, gdzie woda gruntowa na skutek małej zawartości tlenu, przy silnym zakwaszeniu i niskiej temperaturze jest trudno dostępna dla roślin. Okresowe nagromadzenie się wody opadowej, wydaje się być w danym układzie warunków ekologicznych, czynnikiem pobudzającym korzenie mikoryzowe do wznawiania wzrostu, wynikiem czego jest masowe tworzenie się form mikoryz segmentowanych.

Obserwacje nasze nad tym zjawiskiem, nabierają ciekawego aspektu w zestawieniu z obserwacjami Kelleya, nad wznawianiem wzrostu i tworzeniem się form mikoryz segmentowanych na glebach piaszczystych, suchych, będąc potwierdzeniem naszych obserwacji i wniosków w tym zakresie u sosny w borze bagiennym, a więc na siedliskach fizjologicznie suchych (10).

Zestawiając wyniki obserwacji nad mikotrofizmem drzew w borze bagiennym, stwierdzamy przebieg zjawiska odbiegający od dotychczas znanych, klasycznych przykładów odnośnie budowy mikoryz ektotroficznych, ich dynamiki rozwojowej i cech ekologicznych. Zaobserwowany stan infekcji mikoryzowej siewek sosny i świerka w borze bagiennym, naświetla udział i rolę grzybów mikoryzowych w mikoflorze korzeniowej i procesach fizjologicznych korzeni drzew leśnych, w danym układzie warunków ekologicznych, wskazując na silnie zaznaczający się wpływ środowiska na mikotrofizm drzew.

Nawiązując do badań mikosocjologicznych, na podkreślenie zasługuje fakt, że wykazując odrębność tego zbiorowiska pod względem mikologicznym, akcentowanym ubóstwem gatunkowym i ilościowym flory grzybów kapeluszowych, wskazują na silnie zaznaczony charakter zależności tych grzybów i roślin wyższych (7). Większość gatunków grzybów kapeluszowych występujących w borze bagiennym, jak np. *Lactarius rufus*, *Lactarius helvus*, *Suillus variegatus* czy *Paxillus involutus*, to gatunki mikoryzowe towarzyszące sośnie i świerkowi.

Szczegółowe omówienie występowania różnych form morfologicznych mikoryz ektotroficznych, częstotliwości ich występowania i różnic w budowie w zależności od warunków środowiska, nie mieści się w ramach niniejszego referatu. Na podkreślenie zasługuje jednak fakt, że zasadniczą formą mikoryz ektotroficznych sosny i świerka są mikoryzy brązowe, obejmujące w naturalnych zbiorowiskach leśnych około 80% ogólnej ilości mikoryz tych gatunków drzew, ulegających u graba i innych liściastych, silnie zaznaczonemu różnicowaniu na szereg odrębnych form (10, 11).

Dominowanie mikoryz brązowych u sosny i świerka w nieraz skrajnie różnych warunkach środowiska, świadczy o szerokiej amplitudzie ekologicznej grzybów tworzących tę formę mikoryz ektotroficznych. Inne formy mikoryz ektotroficznych tych gatunków drzew wykazują wyższą specjalizację ekologiczną. Do takich należy zaliczyć w pierwszym rzędzie mikoryzy bulwkowate u sosny, mikoryzy beżowe, szare i brodawkowate u sosny i świerka oraz mikoryzy brązowobrunatne i czar-

ne u graba. Pozostałe formy mikoryz ektotroficznych wykazują brak stałości występowania i wyraźnego powiązania z jakimś biotopem (10, 11).

Z ekologii mikoryz ektotroficznych na omówienie zasługuje ich rozmieszczenie w profilu glebowym. Badania w tym zakresie wykazują największe ilości korzeni mikoryzowych drzew leśnych w warstwach powierzchniowych gleby leśnej, bogatych w próchnicę i tlen. Wskazywałoby to na aerobny charakter korzeni mikoryzowych drzew leśnych, znajdując potwierdzenie w doświadczeniach Harleya (4), wykazujących, że mikoryzy ektotroficzne buka osiągają maximum swojej liczebności, jeśli są zasilane tlenem o koncentracji zbliżonej do powietrza.

Ciekawe wyniki nad rozmieszczeniem korzeni mikoryzowych w podłożu uzyskano również w badaniach mikotrofizmu sosny na starych wydmach w Łebie (Dominik i Pachlewski, 2). Wykazały one najliczniejsze występowanie mikoryz, u sosny w tych warunkach, w ściółce i korwinie szyi korzeniowej pni, przy znacznie mniejszym ich udziale w glebie mineralnej. Należy podkreślić, że mikoryzy ektotroficzne występujące między łuskami korowiny, były najlepiej wykształcone (formy mikoryz wielokrotnie dichotomicznie rozgałęzionych, tzw. koralowatych), wykazując cechy jak najbardziej efektywnych mikoryz ektotroficznych, w przeciwieństwie do mikoryz z głębszych warstw gleby mineralnej, wykazujących duży procent korzeni mikoryzowych o cechach pseudomikoryz.

Analizując cechy ekologiczne mikoryz ektotroficznych drzew leśnych, nasuwa się zagadnienie właściwości ekologicznych grzybów z klasy *Basidiomycetes*, rzędu *Boletales*, *Agaricales* i *Gasteromycetes* jako podstawowych twórców mikoryz ektotroficznych u drzew leśnych, będących zarazem naturalnymi składnikami zbiorowisk roślinnych.

Istnieje szeroki zakres prac obejmujących badania nad ekologią i socjologią tych grzybów, nazywanych popularnie grzybami kapeluszowymi, mających na celu określenie zależności występowania ich w zbiorowiskach jako organizmów cudzożywnych. Badane w tym aspekcie grzyby wyższe — mikoryzowe, uznawane są bądź jako równorzędny element zbiorowisk leśnych na równi z innymi roślinami, bądź jako synuzje w obrębie zbiorowisk roślin wyższych przy czym występowanie ich w zbiorowiskach leśnych uzależniane jest od czynników natury ekologicznej lub współżycia mikoryzowego z drzewami.

Z badań mikoryzowych wynikałoby, że stan mikoryzowy jest obligatorycznym dla większości tych grzybów kapeluszowych zbiorowisk leśnych. Nieliczne tylko gatunki, jak np. *Xerocomus subtomentosus* czy *Suillus bovinus* według Harleya (4) mogą się rozwijać bez związku mikoryzowego z drzewami lub mają szerszy zasięg żywicieli. Wydaje się więc, że na obecnym etapie badań trudno mówić o ekologii grzybów mikoryzowych w oderwaniu od powierzchni korzeni drzew leśnych, a ściślej biorąc od ich mikoryzowych skojarzeń. Ekologia tych grzybów mikoryzowych należących do *Boletales* i *Agaricales* opiera się zasadniczo na stadium owocowania generatywnego, a więc wykształceniu i pojawie owocników kapeluszowych, nie wyjaśniając jednak rozwoju ich grzybni, jej występowania i udziału w glebowych procesach mikrobiologicznych.

Wilde (według Harleya, 4) przypuszcza, że grzyby mikoryzowe drzew leśnych mogą występować i rozwijać się w stanie wegetatywnym w glebie bez współudziału drzewa. Melin (według Harleya, 4) uważa jednak, że większość grzybów mikoryzowych drzew leśnych ma ograniczone występowanie i rozwój poza skojarzeniami mikoryzowymi.

Popierając pogląd Wildea uważamy, że pojaw owocników grzybów kapeluszowych, będących twórcami mikoryz ektotroficznych, może dopiero wtedy nastąpić, gdy

wejdą one w skojarzenia mikoryzowe z określonymi gatunkami drzew. Odnosi się to przede wszystkim do grzybów wykazujących wyższy stopień specjalizacji mikoryzowej, jak np. w klasycznym przykładzie, wysoce wyspecjalizowanych grzybów mikoryzowych modrzewia, maślaka żółtego (*Suillus Grevillei*) oraz maślaka lepkiego (*Suillus aeruginascens*) (5, 12). Pogląd ten potwierdzają obserwacje nad wyżej wymienionymi gatunkami grzybów w Białowieży (12).

Reasumując rozważania nad ekologią grzybów kapeluszowych w aspekcie mikoryzowym, uważamy, że większość wyspecjalizowanych grzybów mikoryzowych drzew leśnych, uwarunkowana jest w swoim rozwoju, a przede wszystkim tworzeniu i pojawie owocników kapeluszowych, od występowania określonych gatunków drzew i stosunków ich mikoryzowego współżycia. Wpływ czynników ekologicznych i fitocenotycznych, w odniesieniu do tych grzybów, ogranicza się do ilości i częstotliwości ich pojawu.

Powracając do zagadnienia rozwoju mikoryz ektotroficznych u drzew leśnych i analizując ich dynamikę rozwojową w naturalnych zespołach leśnych, na przykładzie sosny, świerka i graba, specjalną uwagę zwracamy na proces okresowego wznawiania wzrostu korzeni mikoryzowych. Zjawisko to, jak już wspomniałem na wstępie, jest zjawiskiem powszechnym u drzew, występując z większym lub mniejszym nasileniem w zależności od warunków ekologicznych i właściwości biologicznych drzew, we wszystkich typach zbiorowisk leśnych. Powstające w wyniku okresowego wznawiania wzrostu formy mikoryz segmentowanych, występują najliczniej i najbardziej typowo u świerka i sosny w borze bagiennym, przy prawie całkowitym zaniku w innych biotopach. U graba, mimo okresowego wznawiania wzrostu korzeni mikoryzowych, form segmentowanych nie zaobserwowano.

Sezonowy aspekt dynamiki rozwojowej mikoryz ektotroficznych obejmuje poza wznawianiem wzrostu mikoryz dojrzałych i starych, zawiązywanie się mikoryz młodych.

Wznawianie wzrostu mikoryz ektotroficznych odbywa się u większości drzew leśnych przez cały okres wegetacyjny, jak również w pewnych okresach spoczynku zimowego. Przeprowadzone przez nas obserwacje nad rytmiką tego zjawiska w zespołach leśnych Białowieskiego Parku Narodowego (11), pozwoliły stwierdzić w oparciu o trzyletni materiał badawczy, że najintensywniejszy proces wznawiania wzrostu występuje z końcem kwietnia do pierwszej połowy czerwca. Drugi okres wzmoczonego wzrostu korzeni mikoryzowych ma miejsce na jesieni, począwszy od końca sierpnia przez cały październik. W okresie tym obserwujemy duże nasilenie mikoryz dojrzałych, w pełnym turgorze. W okresie późnej jesieni i wczesnej zimy wznawianie wzrostu mikoryz ulega częściowemu zahamowaniu. Całkowite zahamowanie tego procesu obserwowaliśmy, przy normalnym przebiegu warunków klimatycznych, od końca stycznia przez luty i marzec.

Rytmika sezonowego wznawiania wzrostu, uzależniona w swym przebiegu również od warunków środowiska, najbardziej prawidłowo kształtuje się u sosny i świerka w borze iglastym, w przeciwieństwie do boru bagiennego, gdzie specyfika ekologiczna wpływa na silne zakłócenia i wzmoczenie procesu. U graba najprawidłowiej przebiega rytmika sezonowa wzrostu mikoryz ektotroficznych w grądzie, przy braku wyraźnej rytmiki w pozostałych biotopach.

Proces tworzenia się (zawiązywania) mikoryz młodych, u badanych gatunków drzew w zespołach leśnych Białowieskiego Parku Narodowego wykazuje maksymalne nasilenie na jesieni, pokrywające się z punktem szczytowym jesiennego wznawiania wzrostu. W o wiele słabszym stopniu mikoryzy młode formują się na wiosnę.

Określona wyżej rytmika w sezonowym rozwoju mikoryz ektotroficznych u drzew leśnych, może być wskaźnikiem dla praktyki leśnej, w jej zabiegach hodowlanych obejmujących okresy sadzenia w uprawach leśnych.

Określając wpływ czynników ekologicznych w postaci temperatury gruntu oraz wilgotności na sezonowy rozwój mikoryz, należy stwierdzić, że intensywne wznawianie wzrostu i zawiązywanie się mikoryz w okresie wiosennym, ma miejsce przy wzroście temperatury gruntu powyżej $+7^{\circ}\text{C}$, przy średniej wilgotności gleby. Przebieg tego zjawiska w okresie późnojesiennym, uwarunkowany w pierwszym rzędzie biologicznymi właściwościami korzeni danego gatunku drzewa i stymulowany przez aktualne warunki wilgotnościowe, może jeszcze przebiegać przy temperaturze gruntu około 0°C , do chwili zamarznięcia gleby.

Obserwacje nasze nad dynamiką rozwojową mikoryzy ektotroficznej w aspekcie sezonowym pozwalają wnioskować, że mikoryzowe organy drzew mogą być, w zależności od cech obu partnerów i czynników ekologicznych, tworamii nawet kilkuletnimi, przy czym uwzględniając badania Werlicha i Lyra (według Harleya, 4), nad długowiecznością aktywnych korzeni mikoryzowych sosny i buka, można sądzić o występowaniu różnic w przebiegu tego zjawiska w odmiennych warunkach środowiska. Przypuszczamy, że zjawisko wznawiania wzrostu w zależności od warunków ekologicznych, może przebiegać wielokrotnie u jednej mikoryzy w ciągu tego samego okresu wegetacyjnego, przy dalszym jej rozwoju i funkcjonowaniu jako efektywnego organu w następnych latach.

Zjawisko to podkreślałoby korzystny i ekologiczno-obligatoryczny charakter infekcji mikoryzowej u drzew leśnych, w ich naturalnych warunkach rozwoju, efektywnymi grzybami mikoryzowymi, powodujący przedłużenie życia systemom korzeni objętych infekcją mikoryzową oraz zwiększający ich dynamikę życiową i odporność biologiczną.

Z Pracowni Mikrobiologii Leśnej IBL w Jeziorach koło Poznania.

LITERATURA

1. Bjorkman E. — Über die Bedingungen der Mykorrhizabildung bei Kiefer und Fichte. „Symb. Bot. Ups.“, VI, 2, 1942.
2. Dominik T. i Pachlewski R. — Badanie mykotrofizmu zespołów sosnowych w Łebie nad Bałtykiem. „Rocznik Dendrologiczny“, 1955.
3. Dominik T. — Projekt nowego podziału mikoryz ektotroficznych oparty na cechach morfologiczno-anatomicznych. „Roczniki Nauk Leśnych“. Tom XIV, 1956.
4. Harley J. L. — The biology of Mycorrhiza. „Plant Science Monogr.“, London, 1959.
5. Melin E. — Untersuchungen über die Larix-Mykorrhiza. I. Synthese der Mykorrhiza in Reinkultur. „Svensk Bot. Tidskr.“, Bd. 16, 1922.
6. Melin E. — Studien über die Entwicklung der Nadelbaumpflanze in Rohhumus. II. Die Ausbildung der Mykorrhiza bei der Kiefern-pflanze in verschiedenen Rohhumusformen. „Medel. Stat. Skogsf. Stock“, 23, 1927.
7. Nespiak A. — Studia nad udziałem grzybów kapeluszowych w zespołach leśnych na terenie Białowieskiego Parku Narodowego. „Monogr. Bot.“, vol. VIII, 1959.

8. Pachlewski R. — Badania mikotrofizmu naturalnych zespołów roślinnych na hałdach żużlowo-lupkowych w Wałbrzychu. „Rocz. Nauk Leśnych”, 156, 1956.
9. Pachlewski R. — Badania mikotrofizmu naturalnych zespołów roślinnych na hałdach górniczych w Knurowie i Gliwicach na Górnym Śląsku. „Prace IBL”, 132, 1958.
10. Pachlewski R. i Pachlewska J. — Badania morfologiczno-anatomiczne mikoryz sosny (*Pinus silvestris* L.) w zespołach leśnych Białowieskiego Parku Narodowego. „Prace IBL”, 205, 1960.
11. Pachlewski R. i Pachlewska J. — Badania nad mikoryzą świerka (*Picea excelsa* Lam/Lk.) i graba (*Carpinus betulus* L.) w naturalnych zespołach leśnych Białowieskiego Parku Narodowego, „Prace IBL”, w druku.
12. Pachlewski R. — *Suillus Grevillei* (Klotzsch) Sing. i *Suillus aeruginascens* (Secr.) Snell w Parku Botanicznym w Białowieży i w części zagospodarowanej Puszczy Białowieskiej. „Prace IBL”, 261, 1963.

Praca wpłynęła do Komitetu Redakcyjnego 16 stycznia 1964 r.

Краткое содержание

Автор, опираясь на собственных исследованиях проведённых до сего времени, а также на публикациях по этому вопросу, описывает и проводит анализ эктотрофных микориз лесных деревьев, охватывая некоторые фрагменты их строения, развития и экологии.

Особое внимание обращается автором на изменчивость морфологических форм эктотрофных микориз, в зависимости от экологических условий, а также динамики развития микоризных корней. На примере микориз сосны, ели и граба в естественных лесных сообществах Беловежского Национального Заповедника, показываются далеко идущие отклонения от классических примеров, касающихся охвата микоризной инфекцией корней этих деревьев, а также их морфологическо-анатомического строения, в зависимости от условий среды.

Автором рассматривается функциональное значение многослойной грибной бахромы эктотрофных микориз у лесных деревьев, в процессе их сезонного роста.

Рассматривая экологию эктотрофных микориз, автор подчёркивает влияние света, условий питания и водного режима на увеличение микоризной инфекции, ход процесса возобновления роста микоризных корней, а также их морфологию, показывая специфический ход этих явлений у сосны и ели в боре болотном.

Обсуждая сезонное развитие эктотрофных микориз у деревьев в естественных условиях их развития, автором определяется весенняя и осенняя кульминационная точка в ходе этого процесса.

Рассматривая экологию шляпочных грибов, образующих эктотрофные микоризы у лесных деревьев, автором предполагается, что большинство специализированных микоризных грибов, а естественных лесных сообществах, обусловлено в своём развитии, а прежде всего в образовании шляпочных плодовых тел (*Agaricales* и *Boletales*), присутствием определённых видов деревьев и отношениями их микоризного сожительства. При этом обращает внимание на то, что

экологические и фитосоциологические факторы имеют в этом случае второстепенное значение, ограничиваясь влиянием на количество и частоту появления шляпочных плодовых тел этих грибов.

Summary

Author basing upon his previous research as well as upon the literature carries out the discussion and analysis of ectotrophic mycorrhizae in forest trees including some aspects of their structure, development and ecology.

He pays a special attention to the variation of morphological forms of ectotrophic mycorrhizae in relation to ecologic conditions and to development dynamics of mycorrhizal roots. On the example of mycorrhiza in pine, spruce and hornbeam in natural forest communities of Białowieża National Park he indicates far reaching aberrations from classic examples with regard to mycorrhizal infection extent in roots of these trees as well as to their morphologic-anatomical structure in relation to environmental conditions.

Author considers the functional meaning of multilayer spawn of ectotrophic mycorrhizae in forest trees during the process of their seasonal growth.

Discussing the ecology of ectotrophic mycorrhizae the author stresses the influence of light, nutritional conditions and water relations upon the intensity of mycorrhizal infection, the course of a process of growth initiation in mycorrhizal roots and upon their morphology showing a specific course of these phenomena in pine and spruce in bog coniferous forest. Discussing the seasonal development of ectotrophic mycorrhizae in trees in natural conditions of their development, he determines a vernal and autumnal peak point in the course of this process.

While considering the ecology of mushrooms which form ectotrophic mycorrhizae in forest trees the author presumes that the majority of specialized mycorrhizal fungi in natural forest communities are conditioned in their development, and first of all in the formation of fruiting bodies (*Agaricales* and *Boletales*), by the occurrence of definite tree species and by relations of their mycorrhizal coexistence. In his opinion ecological and phytocenotic factors play in this case a secondary part, being limited to the effect upon the quantity and frequency of fruiting bodies appearance in these mushrooms.