

## Mykotrofizm rodziny traw (*Gramineae*)

Trawy w naszej florze posiadają około 50 rodzajów, zawierających łącznie ponad 200 gatunków. W szacie roślinnej kuli ziemskiej rodzina traw posiada około 4 000 przedstawicieli gatunkowych. Jest to więc jedna z najobszerniejszych rodzin. Rozmieszczenie traw również jest bardzo szerokie: występują one we wszystkich florach i prawie we wszystkich asocjacjach roślinnych. Gdy do tych danych dorzucimy jeszcze wiadomość, że trawy stanowią około 4/5 całej produkcji rolniczej (dane z W i l i a m s a), to znaczenie ekonomiczne tej rodziny w produkcji materiałów organicznych zostanie dostatecznie naświetlone.

Dotychczas bardzo mało zajmowano się mykotrofizmem traw i dlatego dane o tym zagadnieniu są rozrzucone po nielicznych pracach, często trudno dostępnych. Sprawa sposobu odżywiania się roślin uprawianych jest obecnie coraz więcej wysuwana jako zagadnienie palące, gdyż tylko po pełnym jej rozwiązaniu będziemy mogli stosować najracjonalniejsze sposoby uprawy i nawożenia.

Wśród rolników i gleboznawców jedynie W i l i a m s (1949) w całej swej twórczości naukowej stale zwraca uwagę na rolę mykotrofizmu w formowaniu się zespołów roślinnych i typów glebowych. Przeglądając jego dzieła zawsze spotykamy ściśle powiązanie spraw symbiotrofizmu z cyklami ewolucyjnymi procesów glebotwórczych. Jest to wielka zasługa, gdyż choć powoli, lecz konsekwentnie podcina dotychczasową błędną teorię Liebiga o odżywianiu się roślin.

Zrozumiałe jest, że pewne zagadnienia, opisane z rozmachem przez Wiliamsa, okazują się po latach niesłuszne w szczegółach, ale całość poglądu zawsze jest świeża i zdrowa. Żeby nie być gołosłownym, podam przykład. Otóż Wiliams opisując trawy darniowe podaje, że tworzą one mykorhizę ektotroficzną i endotroficzną. Dokładnie opisuje, że opilsń, otulająca korzenie tych traw, zbudowana jest ze strzępek, posiadających przegrody poprzeczne, co usuwa podejrzenie możliwości pomylenia warstwy włósnikorodnej z mykorhizą. Trzeba więc przyjąć, że Wiliams na korzeniach traw darniowych rzeczywiście widział grzybnię, lecz w tym czasie, kiedy opisywał swe spostrzeżenia, nie było jeszcze dokładnie opisanych typów mykorhizy. Po prostu więc grzyby z rhizosfery, tworzące tzw. mykorhizę perytroficzną (J a h n a) wziął za mykorhizę ektotroficzną, a obecność w komórkach kory korzenia strzępek mykorhizy endotroficznej nasunęła mu możliwość uznania łączności anatomicznej między obserwowaną grzybnią zewnętrzną i tkankami korzenia.

Podobnie ma się rzecz z uznaniem turzyc (osoki) za rodzinę mykotroficzną, gdyż wiemy dzisiaj, że mykotrofizm wśród turzyc jest zjawiskiem wyjątkowo rzadkim. Jednak bardzo często korzenie turzyc są oblepione strzępkami grzybowymi, więc pomyłka była łatwa.

Poza Wiliamsem nie znam innego autora, który by sprawy symbiotrofizmu tak ściśle złączył ze sprawami praktycznego rolnictwa i teoretycznego gleboznawstwa.

W ogóle mykotrofizmem traw zajmowało się niewielu autorów. Jako najwybitniejszą pracę trzeba przytoczyć publikację A s a i (1934), która jest do dzisiaj najobszerniejsza na ten temat i najkompletniejsza. Opisuje on 82 gatunki i odmiany traw z 52

rodzajów, podając ich mykotroficzność lub autotroficzność (w stosunku do grzybów zwanych w jego pracy endofitami). Niestety praca Asai już zdołała się zestarzeć, gdyż z jego opisów tylko w nielicznych przypadkach da się określić bliżej typ endotroficznej mykorhizy.

Ze starszych autorów wzmiankę o mykorhizie u traw czyni S t a h l (1900) podając, że nawet wśród traw, rosnących na suchych, ubogich w humus glebach wapiennych, nie brak gatunków mykorhizowych. Jako przykład konkretny przytacza *Sesleria coerulea* i *Brachypodium pinnatum*.

Bardzo dużo traw mykorhizowych podaje w swych pracach P e y r o n e l, lecz niestety są to prace niedostępne dla nas, gdyż nie były rozpowszechnione. Prace te również już są przestarzałe, gdyż autor poza stwierdzeniem mykorhizy endotroficznej nie daje bliższych opisów i na skutek tego określenie typów jest możliwe tylko w nielicznych przypadkach.

U nowszych autorów znajdujemy wśród morza wiadomości na tematy mykotrofizmu (K e l l e y, 1950) tylko króciutkie wzmianki o trawach. Dane są rozsiane w tekstach i trudne do spostrzeżenia (D o m i n i k, 1951; T r u s z k o w s k a, 1951, 1952; N e s p i a k, 1953; P a c h l e w s k i, 1953). Trochę lepiej ma się sprawa ze zbożami, które opracowane są szczegółowiej (D o r o c h o w a, 1948; T r u s z k o w s k a i P a d u s z y ń s k a, 1952; T r u s z k o w s k a, K o p e ć i H a l l i c k a, 1953), tak że poza ustaleniem typu mykorhizy można dojść, w jakich warunkach ekologicznych rozwijała się.

Wreszcie J a c z e w s k i (1933) w swych cennych zestawieniach roślin mykotroficznych przytacza dość dużo gatunków trawiastych, lecz z konieczności ograniczył się tylko do stwierdzenia, czy jest to mykorhiza ekto- czy endotroficzna.

Poza pracą Asai (1934) żaden z autorów nie prowadził doświadczeń nad warunkami tworzenia się mykorhizy u traw, dlatego na tematy ekologiczne i fizjologiczne niewiele da się dzisiaj powiedzieć. Do spraw tych wrócimy po części systematycznej pracy.

Korzystną rzeczą dla przyszłych badań będzie sporządzenie zestawienia rodzajów i gatunków traw dotychczas zbadanych na mykotrofizm. Tabela na str. 38 przytacza wszystkie dotychczas zbadane trawy, występujące dziko lub w uprawie na terenie Europy środkowej. Gdy któryś rodzaj był badany tylko na egzotycznych gatunkach, wtedy przytoczony jest tylko rodzaj z pominięciem nazw gatunkowych.

Załączona tabela zawiera 70 gatunków traw opisanych pod względem mykotroficznym. Są między nimi również aklimatyzowane, lecz bardzo nieliczne. Przeważnie jest to flora środkowoeuropejska.

W Polsce stanowi to około 30% całej flory traw. Widzimy więc, że możliwości wnioskowania mamy już bardzo duże, znacznie większe od innych krajów, gdzie zaledwie nikły procent traw został zbadany.

Badania bieżące wnoszą dane dla coraz to nowych gatunków, tak że można się spodziewać, że w ciągu dziesięciolecia będziemy znali dokładnie warunki odżywieniowe naszej flory.

W rubryce mówiącej o mykorhizie znajdujemy różne znakowanie: — oznacza autotroficzność rośliny w stosunku do grzybów, + stałe występowanie mykorhizy, ± oznacza, że czasem rośliny tego gatunku żyją bez współżycia z grzybami, ∓ zaś określa, że mykorhiza u tego gatunku jest rzeczą bardzo rzadką, uwarunkowaną specyficznymi, często wyjątkowymi warunkami rozwoju.

Ponieważ dane w literaturze są przeważnie bardzo niedokładne, więc w tabeli podane jest tylko występowanie mykorhizy endotroficznej. Wiemy, że mykorhiza ta obejmuje kilka typów, z których najczęściej spotykany jest typ tolypofagiczny i thamni-

Nazwa rośliny	Mykorhiza endotrof.	Nazwiska autorów, którzy gatunek zbadali
<i>Agropyrum spec.</i>	+	Asai
<i>Agropyrum junceum</i>	—	Jaczewski
<i>Agrostis alba</i>	±	Dominik, Truszkowska
<i>Agrostis alpina</i>	+	Stahl
<i>Agrostis canina</i>	±	Schlicht, Dominik
<i>Agrostis rupestris</i>	+	Nespiak
<i>Agrostis vulgaris</i>	+	Dominik i Pachlewski
<i>Agrostis spec.</i>	—	Dominik
<i>Aira caespitosa</i>	+	Schlicht
<i>Aira cariophyllea</i>	±	Dominik
<i>Alopecurus pratensis</i>	+	Jaczewski, Truszkowska
<i>Ammophila arenaria</i>	±	Dominik, Dominik i Pachlewski
<i>Ammophila baltica</i>	—	Dominik
<i>Andropogon spec.</i>	+	Asai
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	±	Dominik, Truszkowska, Nespiak
<i>Avena elatior</i>	+	Truszkowska
<i>Avena fatua</i>	+	Asai
<i>Avena sativa</i>	±	Peyronel, Jaczewski, Strzemska Asai, Truszkowska i Paduszyńska
<i>Avena versicolor</i>	+	Nespiak
<i>Brachypodium pinnatum</i>	+	Stahl
<i>Brisa media</i>	+	Truszkowska
<i>Bromus inermis</i>	+	Jaczewski
<i>Bromus mollis</i>	+	Truszkowska
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	+	Asai, Dominik i Nespiak
<i>Calamagrostis epigeios</i>	±	Dominik, Jaczewski
<i>Calamagrostis villosa</i>	+	Nespiak
<i>Corynephorus canescens</i>	±	Dominik, Dominik i Pachlewski
<i>Dactylis glomerata</i>	+	Truszkowska
<i>Elymus arenarius</i>	—	Tomuschat i Ziegenspeck, Dominik
<i>Eragrostis pilosa</i>	+	Asai
<i>Festuca ovina</i>	±	Schlicht, Asai
<i>Festuca picta</i>	+	Nespiak
<i>Festuca pratensis</i>	—	Truszkowska
<i>Festuca rubra</i>	±	Jaczewski, Dominik
<i>Festuca supina</i>	+	Nespiak
<i>Glyceria spec.</i>	—	Asai
<i>Hierochloe odorata</i>	+	Jaczewski
<i>Holcus lanatus</i>	±	Schlicht, Truszkowska, Dominik
<i>Holcus mollis</i>	+	Peyronel, Dominik i Pachlewski
<i>Hordeum vulgare</i>	+	Peyronel, Asai
<i>Hordeum distichum</i>	+	Truszkowska i Paduszyńska
<i>Köhleria glauca</i>	—	Jaczewski
<i>Lolium multiflorum</i>	+	Mc Lennan
<i>Lolium perenne</i>	+	Mc Lennan, Jaczewski
<i>Lolium subulatum</i>	+	Mc Lennan
<i>Lolium temulentum</i>	+	Mc Lennan, Hannig, Günnewig, Freeman

Nazwa rośliny	Mykorhiza endotrof.	Nazwiska autorów, którzy gatunek zbadali
<i>Millium effusum</i>	—	Jaczewski
<i>Nardus stricta</i> ,	+	Schellenberg, Peyronel, Dominik
<i>Molinia coerulea</i>	+	Moench, Stahl, Tubeuf, Jefferies Jaczewski, Dominik i Pachlewski
<i>Oryza sativa</i>	—	Asai
<i>Panicum capillare</i>	+	Jones
<i>Panicum crus galli</i>	+	Asai
<i>Panicum miliaceum</i>	+	Asai
<i>Panicum sanguinale</i>	+	Asai
<i>Phalaris arundinacea</i>	±	Asai, Truszkowska
<i>Phragmites communis</i>	+	Dominik
<i>Poa annua</i>	+	Asai
<i>Poa alpina</i>	+	Dominik i Nespiak
<i>Poa laxa</i>	+	Dominik i Nespiak
<i>Poa nemoralis</i>	+	Dominik, Dominik i Nespiak
<i>Poa palustris</i>	+	Asai, Truszkowska
<i>Poa pratensis</i>	±	Jaczewski, Truszkowska, Dominik
<i>Secale cereale</i>	+	Peyronel, Truszkowska, Strzemska
<i>Sesleria coerulea</i>	+	Stahl
<i>Setaria glauca</i>	+	Asai
<i>Setaria italica</i>	+	Asai
<i>Setaria viridis</i>	+	Peyronel, Asai
<i>Trisetum spicatum</i>	+	wedł. Folkarta i Kirchnera
<i>Triticum sativum</i>	±	Peyronel, Asai, Dorochowa, Truszkowska i Paduszyńska
<i>Zea mays</i>	+	Jones, Peyronel, Truszkowska Kopeć i Halicka

skofagiczny. Inne typy, jak ptyofagiczny i chylofagiczny są bardzo rzadkie i związane ze specjalnymi grupami roślin. Dlatego do rozstrzygnięcia pozostaje, czy trawy tworzą typ tolypofagiczny, czy thamniskofagiczny.

Otóż z rysunków, a niekiedy opisów, zamieszczonych w pracach cytowanych autorów, wynika, że trawy zawsze tworzą mykorhizę endotroficzną typu tolypofagicznego. Tylko bardzo rzadko znajdowano prócz tego typu dodatkowo występującą mykorhizę endotroficzną typu thamniskofagicznego. Nie znaczy to, że w trakcie dalszych badań nie zostanie odkryty jakiś jeszcze inny typ mykorhizy u traw.

W mykorhizie tolypofagicznej i thamniskofagicznej mogą występować pęcherzyki (*vesiculae*), które Mc Lennan (1926) opisała dla *Lolium* Peyronel (1922) i Strzemska (1952) dla żyta.

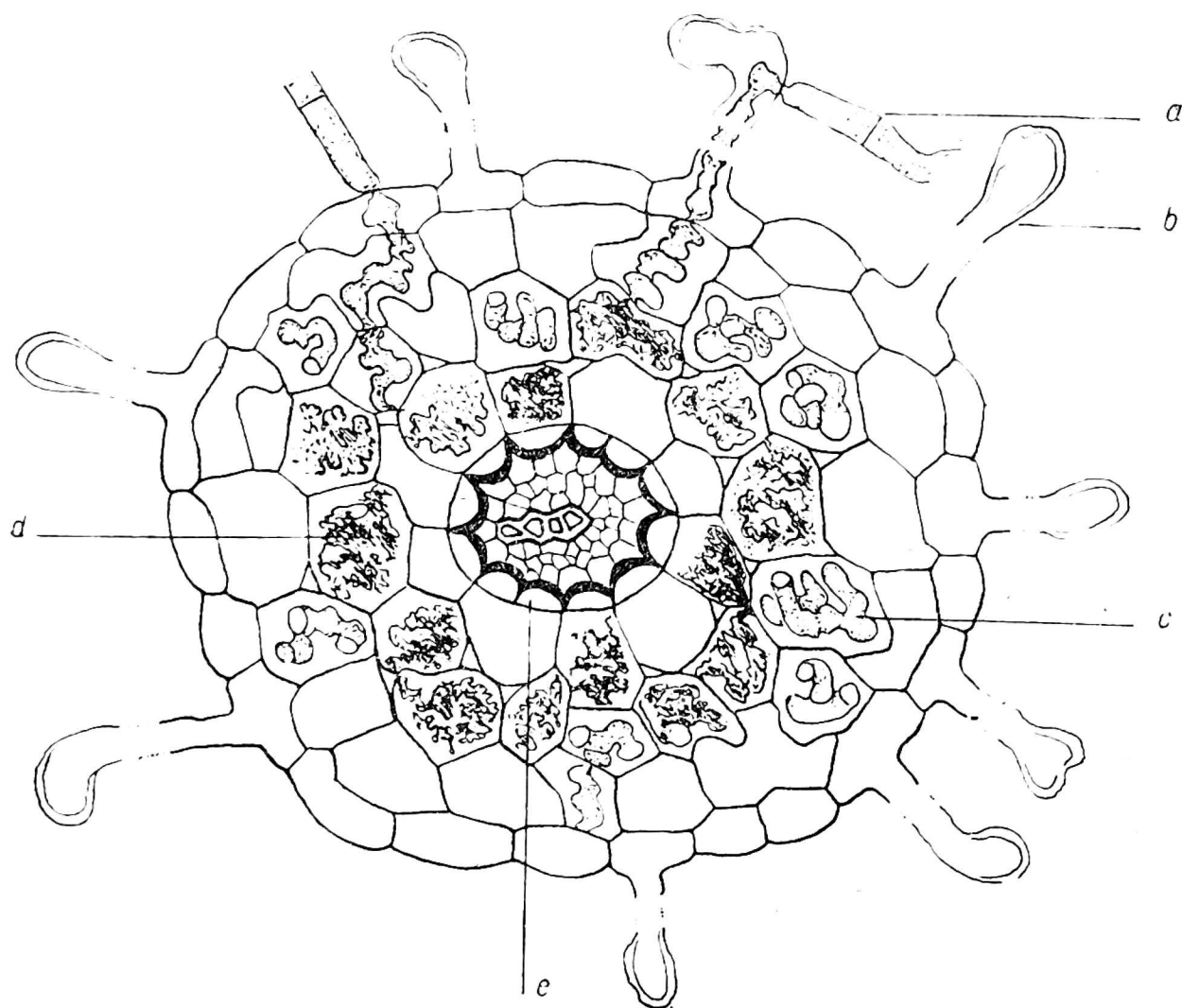
Z badań moich i współpracowników daje się wyciągnąć wniosek, że pojawienie się pęcherzyków w mykorhizie endotroficznej jest związane z obfitością wody w otoczeniu korzeni. Często bowiem rośliny górskie, rozwijające się w potokach, tworzą pęcherzyki, a wyrastające o kilka metrów od potoku na wilgotnym gruncie już są pozbawione tych tworów. Sprawa ta dokładniej jest opisana w pracy o mykotrofizmie zespołów roślinnych piętra kosodrzewiny w Tatrach (Dominik i Nespiak, 1953).

Typ mykorhizy tolypofagicznej, najczęściej występującej w świecie roślinnym, charakteryzują następujące cechy: są to najcieńsze, końcowe rozgałęzienia systemu korzeniowego, pokryte włosnikami lub pozbawione włosników. Idąc od zewnątrz ku środku-

wi korzenia znajdujemy następujące warstwy w miękiszu korowym: tuż pod warstwą włósnikородną zalega warstwa komórek, w których widzimy zdrowe strzępki — jest to warstwa garbnikowa. Bezpośrednio do warstwy garbnikowej, bliżej walca osiowego korzenia, przylega warstwa komórek trawiących strzępki grzyba, które są zwinięte w kłębuszki. Przeważnie znajdujemy tam grzyb tak zniekształcony przez fermenty, że trudno ustalić, co to jest. Warstwę tę nazywamy trawienną lub fagocytową. Jeszcze bliżej środka korzenia zalega warstwa miękiszu spichrzującego, wypełniona przeważnie skrobią. Warstwy tej może jednak nie być, gdy grzyb przeniknie aż do endodermy. Endoderma jest zazwyczaj pozbawiona grzybowego symbionta. Gdy znajdujemy strzępki również w endodermie, to mamy do czynienia z grzybem pasożytnym, który przenika już bez oporu do walca osiowego.

W korzeniach traw przeważnie cały ciężar współzycia z grzybem przejmują środkowe pokłady miękiszu korowego, choć od tego rozmieszczenia bywają różne odchylenia.

Ponieważ dotychczas zbadane trawy wykazały bardzo jednolity sposób przegrzyczenia korzeni, więc nie będzie od rzeczy, gdy przedstawimy ten stan na uogólnionym rysunku. (Rys. 1 i 2)

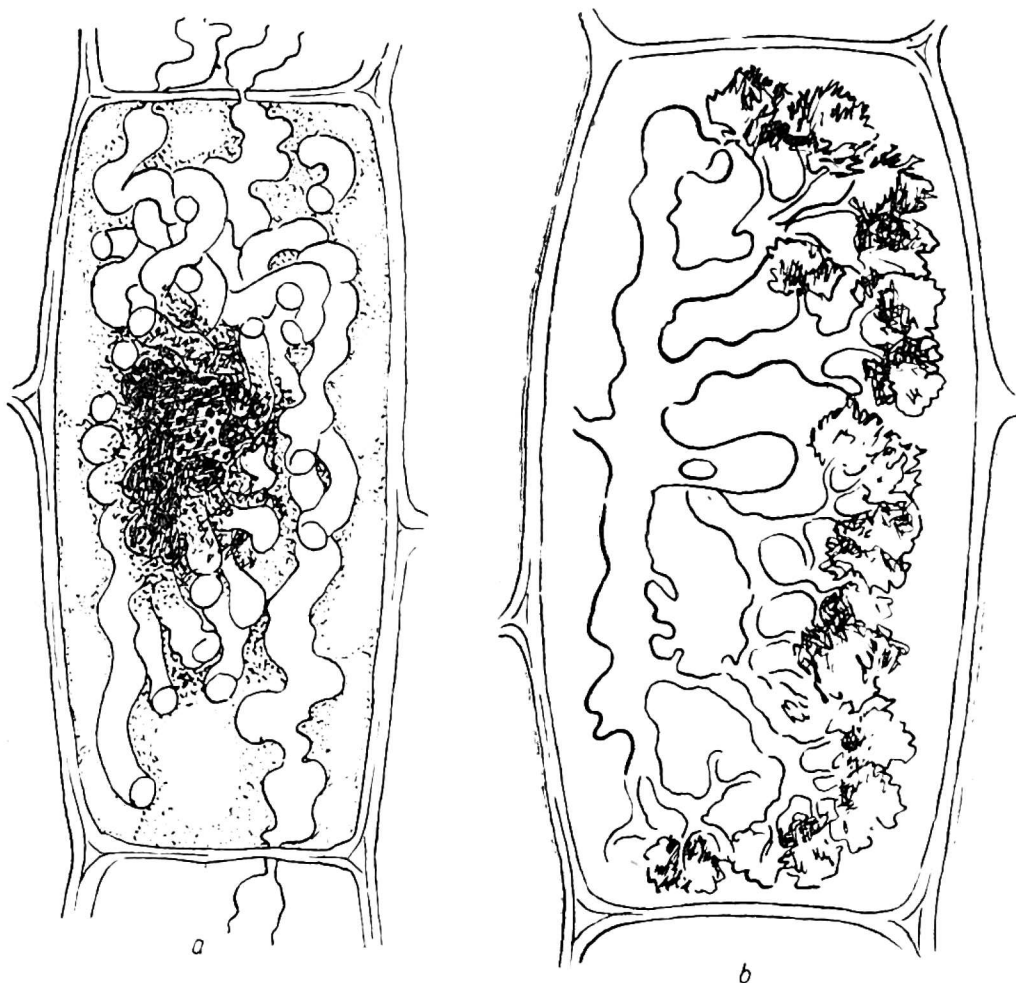


Rys. 1. Przekrój poprzeczny przez mykorhizę u trawy

a — strzępka infekująca, b — włósnik (duża część włósników została wyeliminowana dla oszczędności miejsca), c — komórka warstwy garbnikowej ze zdrowymi strzępkami, d — komórka warstwy trawiennej z trawionym kłębuszkiem strzępek, e — endoderma

Grzyby, biorące udział we współzyciu z trawami, są nieznane z punktu widzenia systematycznego, gdyż izolacje nie dały ani pewności, że wyizolowana grzybnia rzeczywiście należała do grzyba mykorhizowego, ani nie doprowadziły do owocowania grzybni.

Grzyby tego typu bywają nazywane przez różnych autorów „*Mycelium radices*” (rodzaj). Nazwę gatunkową dorabia się od nazwy symbionta zielonego. A więc grzyb wyizolowany z korzeni żyta mógłby nosić nazwę „*Mycelium radices secalis*”. Tego rodzaju określanie, modne do niedawna w pracach nad grzybami mykorhizowymi, w gruncie rzeczy pokrywa nową nazwą rzeczy nieznaną. Nic nie mówi natomiast o właściwej przynależności systematycznej grzyba.



Rys. 2. Komórki z przekrojów podłużnych mykorhizy endotroficznej

a — z warstwy trawiennej typu tolypofagicznego w początkowym stadium trawienia kłębuszka, b — z warstwy trawiennej typu thamniskofagicznego z drzewinką nadtrawioną w częściach najdelikatniejszych

Obecnie często czyta się o usiłowaniach określenia grzybów mykorhizowych w sposób najdokładniejszy. K e l l e y (1950) podaje, że ma to na celu określenie, czy ma się do czynienia z grzybem pasożytniczym, czy z symbiotycznym-mykorhizowym. Otóż musimy sobie zdać sprawę, że w naturze nie ma grzybów ściśle mykorhizowych, a istnieje tylko stosunek mykorhizowy między grzybem i rośliną zieloną. Stosunek ten zaś nie jest nigdy mutualistyczny, lecz składa się z serii momentów, w których grzyb pasożytuje na roślinie zielonej lub roślina zielona na grzybie. Odzwierciedla się to w anatomicznych stosunkach mykorhizy endotroficznej, gdzie znajdujemy warstwę garbnikową i warstwę trawienną. Można przyjąć więc, że każdy grzyb może być niepatogenicznym symbiontem. Również można przyjąć, że grzyby zazwyczaj niepatogeniczne mogą w korzystnych dla nich warunkach ekologicznych stać się pasożytami. Dlatego wydaje się bezcelowy wysiłek oznaczenia gatunkowego symbionta grzybowego, raczej główny ciężar badań winien spoczywać na usiłowaniu rozwiązania zagadnienia fizjologicznej współzależności między symbiontami. Określanie gatunkowe symbiotycznych

grzybni jest tylko ciekawostką botaniczną, tym bardziej teoretyczną, że nie znamy właściwości fizjologicznych najpospolitszych nawet grzybów. Może w dalekiej przyszłości będzie to miało znaczenie, lecz musi być poprzedzone silnym rozwojem fizjologii grzybów.

Mac D o u g a l l i D u f r e n o y (1943, według Kelleya) udało się hodować w czystej kulturze kawałki korzeni przegrzybionych. Hodowla była prowadzona na substracie glebowym. Korzenie za pośrednictwem grzybni zdobywały z gleby wszystkie materiały potrzebne do rozwoju, a w szczególności: C, N, O, P, inne związki mineralne i stymulatory wzrostu. Korzenie niemykorhizowe w warunkach takich samych nie mogły się rozwijać.

Powyższe doświadczenie wskazuje na olbrzymie znaczenie mykorhizy w żywieniu roślin.

Nim przejdziemy do fizjologicznych zagadnień związanych z mykorhizą traw, warto jeszcze zapoznać się z teorią Peyronela (1922) o tzw. podwójnej infekcji mykorhizowej u zbóż.

Uczony ten, badając korzenie zbóż, wykrył dwa różne typy strzępek, tworzących mykorhizę. Jedne strzępki (należące do grzyba X) tworzą w komórkach arbuskule (drzewinki) i vesikule (pęcherzyki), jest to więc mykorhiza endotroficzna typu thamniskofagicznego. Inne strzępki (należące do grzyba Y) tworzą jedynie kłębuszki w komórkach, co kwalifikujemy jako mykorhizę endotroficzną typu tolypofagicznego.

Tenże autor wyizolował i oznaczył 3 gatunki *Endogone*, które tworzą mykorhizy u traw. Jeden z tych gatunków jest charakterystyczny dla mykorhiz z bagien i torfów, drugi tworzy mykorhizy w glebach wilgotnych, trzeci zaś został wyizolowany z innych roślin zielonych. Nie jest mi wiadomo, czy autor przeprowadził reinfekcje traw otrzymanymi przez siebie gatunkami grzybów. Podobne grzyby badał B u t l e r (1939) i zaliczył je również do rodziny *Endogonaceae* rodzaju *Rhizophagus*. (Dane zaczerpnięte z Kelleya, 1950).

Nad fizjologiczną stroną mykorhizy u traw pracował jedynie A s a i (1934). Na podstawie badań dochodzi on do wniosku, że rodzina *Gramineae* może być z nielicznymi wyjątkami traktowana jako mykotroficzna. Znajduje symbionty grzybowe w korzeniach traw zanurzonych w wodzie. Trawy, wyrastające na brzegach wód, są zawsze według Asai mykotroficzne. Jeżeli gatunki traw nadbrzeżnych wysiewał na roli uprawnej, uzyskiwał również infekcję grzybową w najcieńszych korzeniach. Natomiast trawy, które rozwijały się od początku w środowisku wodnym, nie wykazywały infekcji.

Ryż rosnący w wodzie nie tworzy mykorhizy, ale gdy wyrasta na gruncie suchszym lub koło drogi, wtedy już młode roślinki wykazują infekcję korzeni. Podobne doświadczenia robi Asai z trzciną (*Phragmites longivalvis*) uzyskując identyczny efekt. Z doświadczeń tych wyciąga wniosek, że rośliny wodne, normalnie autotroficzne, nie są pozbawione możliwości tworzenia mykorhiz, lecz po prostu brak im do tego okazji, gdyż w środowisku wodnym nie stykają się z odpowiednimi grzybami.

Asai również stwierdza, że gdy rośliny młode, już zainfekowane grzybami, znajdują się w środowisku wodnym, to jeszcze po wielu miesiącach znajdujemy w nich żywe strzępki grzybowe, tworzące mykorhizy endotroficzne.

Tenże autor założył doświadczenie następujące: wysiał identyczne nasiona traw na glebie wyprażonej i na glebie z kompletną mikrobiocenozą. Na glebie wyprażonej nie znalazł ani jednego korzenia mykotroficznego, podczas gdy na glebie żywej już po czterech — pięciu tygodniach rozwoju skonstatował występowanie korzeni mykotroficznych. W obu wypadkach doświadczenia polewał wodą z kranu.

Doświadczenie powyższe, dość naiwne w swym założeniu (prażona gleba jest nieporównywalna z glebą żywą), daje nam tylko wskazówkę, że trawy mogą się rozwijać

również samożywnie, choć zdaniem Asai rozwijają się znacznie gorzej. To ostatnie stwierdzenie jest bezkrytyczne, gdyż działa tu nie tylko brak symbionta, lecz również zniszczenie struktury glebowej i usunięcie z niej pewnych związków odżywczych spalających się.

Czas infekcji korzeni według Asai (1934) przypada na około czterech do pięciu tygodni po wykiełkowaniu. Doświadczenie swe prowadzi na *Oryza sativa*, *Panicum acroanthum*, *P. crus galli*, *P. violascens*, *Setaria viridis*, *Zea mays*, *Lophatherum gracile* i *Pennisetum purpurascens*. Czyli stwierdza on, że przez blisko cztery tygodnie trawy wymienione żyją autotroficznie. Jedynie kukurydza już po tygodniu ma korzenie zainfekowane. To ostatnie twierdzenie Asai znajduje potwierdzenie w badaniach Truskowskiej, Kopeć i Halickiej (1953), które znajdują u kukurydzy i końskiego zębu mykorhizę endotroficzną na pierwszych trzech korzonkach, odrastających od korzenia głównego w stadium wychodzenia pierwszego liścia z koleoptile.

Wyżej wymienione autorki znajdują najsilniejsze przegrzybienie korzeni w okresie kwitnienia kukurydzy i wytwarzania kolb. Okres dojrzewania kolb zbiega się w mykorhizie z bardzo silnym rozpuszczaniem strzępek grzybowych. W dynamice rozwojowej mykorhizy zaznacza się więc wyraźna zależność od stadium rozwojowego zielonego symbionta.

Tezie tej przeczy Asai twierdząc, że nie ma zależności między infekcją mykorhizową i stadium rozwojowym rośliny zielonej. Jako umotywowanie swego twierdzenia przytacza, że zboża (*Avena*, *Hordeum* i *Triticum*) wysiane w jesieni pozostają w stanie autotroficznym do końca kwietnia, kiedy to dopiero następuje infekcja korzeni. Moment infekcji zbiega się według niego z momentem wystrzeliwania kłosów. Jest to obserwacja nieścista, gdyż Strzemska (1949) stwierdziła, że u owsa infekcja pierwotna ma miejsce już w okresie krzewienia się i zaraz pojawia się trawienie strzępek. Infekcja młodych korzeni trwa przez cały okres rozwoju owsa.

Z żadnej pracy nie wynika, co się dzieje z grzybem mykorhizowym, czy ginie on w korzeniach, czy też pewna część strzępek, nie strawiona przez zielonego symbionta, przeżywa korzenie i dalej rozwija się w glebie, aby dać początek nowym infekcjom. Jedynie Asai (1934) stwierdza, że znajdował w obumierających i obumarłych korzeniach rocznych lub dwuletnich traw zdrowe strzępki, które uniknęły rozpuszczenia i „wypompowania“ przez zielonego symbionta w okresie dojrzewania, kiedy roślina wysysa materiały plastyczne a między innymi i materiały ze strawionego grzyba i przekazuje je nasionom. Strzępki te — zdaniem Asai — rozwijają się w obumarłych korzeniach. Z tych obserwacji Asai wyciąga wniosek, że grzyb mykorhizowy nie jest jednoroczny. U innych roślin nawet w żywych korzeniach mykotroficznych pewna ilość strzępek nie podlega rozpuszczeniu i w następnym sezonie rozwija się, dając nową infekcję korzeni, które z zeszłorocznych grzybów zostały prawie opróżnione. Tym sposobem nawet mykorhiza endotroficzna nie byłaby zjawiskiem jednorocznym.

Jest to bardzo ważne stwierdzenie dla praktyki hodowlanej.

Aby zbadać, czy grzyby mykorhizowe nie zaopatrują traw w azot wiązany z powietrza, Asai założył następujące doświadczenie. Przyrządził substrat z piasku kwarcowego i drobno utartego węgla drzewnego, do którego dodał roztworu Prianisznikowa. W jednej serii naczyń pożywka Prianisznikowa była pełna (z azotem), w innej serii azot został pominięty przy sporządzaniu roztworu. Do wazonów tak przygotowanych wysadził kłacza dwu gatunków traw: *Muehlenbergia japonica* i *Zoysia pungens*. Trawy pozbawione w pożywce azotu ledwo wegetowały, podczas gdy zaopatrzone w azot rozwijały się doskonale. Kłacza w obu przypadkach były badane dokładnie, czy korzenie ich są zainfekowane grzybami, aby obecność grzybów tworzących mykorhizę była zapewniona. Z doświadczenia tego wynika, że grzyby mykorhizowe u badanych traw nie



są w stanie, przynajmniej w dostatecznym stopniu, dostarczyć symbiontowi zielonemu związków azotowych. Nie wyklucza to jednak możliwości wiązania wolnego azotu przez mykorhizy w ilościach bardzo małych.

Specjalne miejsce wśród traw zajmuje *Lolium*. Freeman (1903), Hannig (1907), McLenan (1920—1926) i Günnewig (1933) stwierdzili, że gatunki *Lolium* przerasta grzybnia od korzeni aż do nasion, oraz że symbiont grzybowy jest przekazywany z pokolenia na pokolenie. Najlepiej zostało zbadane *Lolium temulentum*. Grzyb żyje w miększku międzykomórkowo a tylko sporadycznie zapuszcza strzępki do wnętrza komórek. Do kłosów przenika w najmłodszym stadium rozwojowym, wrasta do załączków i potem do zarodków. W dojrzałych nasionach znaleziono grzybnie w embrionie, między okrywkami nasiennymi i w warstwie aleuronowej.

Stwierdzone zostało, że grzyb nie jest absolutnie potrzebny do normalnego rozwoju *Lolium*. Jest również pewne, że opisany rodzaj symbiozy nie przynosi żadnych szkód symbiontowi zielonemu. Jedynie nasiona *Lolium* przegrzybione są trujące, gdyż zawierają alkaloid temulinę, wytwarzaną przez grzyba. Nasiona nie zawierające symbiotycznej grzybni nie posiadają własności trujących.

Z doświadczeń Günnewiga (1933) wyłania się następujący cykl rozwojowy *Lolium temulentum*: w populacjach tego gatunku znajdujemy okazy przegrzybione i nie przegrzybione. W pierwszym roku rozwoju okazy przegrzybione tworzą słabe kępki, ale za to silnie kłoszą się. Nasiona, powstające w pierwszym roku z okazów przegrzybionych, są w ogromnym procencie również przegrzybione. Okazy bezgrzybne w pierwszym roku tworzą bardzo silne kępki, lecz tylko nieliczne kłosy, z których nasiona są pozbawione grzyba. W końcu sezonu wegetacyjnego pierwszego roku grzyb obumiera w okazach przegrzybionych. W roku następnym nie widać już różnicy między egzemplarzami populacji, a nasiona na wszystkich egzemplarzach są nie przegrzybione. Z powyższego opisu można wyciągnąć wniosek, że grzyb mimo swej łagodności, jednak źle wpływa na rozwój *Lolium*. Można więc ten przypadek symbiozy uznać za słabe pasożytność grzyba, tolerowane przez *Lolium*.

Dokładne doświadczenia wykazały, że grzyb w symbiozie z *Lolium* nie wiąże wolnego azotu z powietrza. Günnewigowi udało się wyizolować grzyba i oznaczyć. Jest to workowiec *Chaetomium Kunzeanum* Zopf.

Podobną formę symbiozy obserwowano u pszenicy (*Triticum durum*), gdzie grzyb występuje również w całej roślinie i infekuje ziarna. Zostały nawet wygłoszone przypuszczenia, że zasługą grzybowego symbionta jest nagromadzenie się białka w warstwie aleuronowej. Są to jednak tylko przypuszczenia i to oparte na bezkrytycznym rozumowaniu, gdy zważymy, że tak *Lolium* jak i *Triticum* bez symbiozy grzybowej również wytwarzają w ziarnach aleuronową warstwę. Inna rzecz, że obecność grzybni w komórkach lub między nimi wpływa na wytwarzanie się aleuronu patologicznego nawet w takich tkankach, które normalnie aleuronu nigdy nie wytwarzają i nie gromadzą (Dominik, 1948).

Asai (1934) jak również Williams (1949) podają, że trawy żyją jako rośliny mykotroficzne, lecz mykorhiza nie jest im bezwzględnie potrzebna do rozwoju. Dlatego mówią o mykorhizie fakultatywnej u traw.

Na przykładzie *Lolium* przekonaliśmy się, że rzeczywiście może ono rozwijać się bez *Chaetomium Kunzeanum* i nawet wtedy rozwija się bujniej. Zdawałoby się więc, że wnioski mówiące o bezcelowości życia symbiotycznego u *Lolium*, byłyby usprawiedliwione. Otóż tak nie jest. Symbioza, rozpatrywana przez wymienionych autorów, nie ma nic wspólnego z mykorhizą i znalazła się w opisach mykorhizowych tylko przez nieporozumienie. Jest to bowiem ordynarny pasożytyzm o bardzo słabej wirulencji i winien być traktowany w patologii roślin tak, jak traktowana jest śnieć cuchnąca.

Jedynie Mc Lennan (1926) opisuje właściwą mykorhizę u *Lolium* w Australii. Grzyb mykorhizowy przenika do korzeni *Lolium* przez włosniki, rzadziej przez epidermę i rozwija się wewnątrz komórek miękiszu korowego w zewnętrznych partiach korzenia oraz między komórkami miękiszu bliżej endodermy. Poza strefę włosnikorodną nie wychodzi. Grzyb ten tworzy arbuskule, sporangiole i pęcherzyki (vesikule). Twory te są trawione przez komórki *Lolium*. Jest to najtypowsza mykorhiza endotroficzna typu thamniskofagicznego. Grzyby tego rodzaju należą do klasy *Phycomycetes* i nic wspólnego nie mają z wyodrębnionym pasożytem *Chaetomium Kunzeanum* Zopf, czy jego formą specjalną.

Wpływ tego typu współżycia nie został przebadany pod względem fizjologicznym przez żadnego z autorów. Nie wiadomo też, czy *Lolium* bez tego typu symbiozy rozwija się równie dobrze jak zupełnie sterylne. A zatem sprawa wartości mykorhizy dla traw pozostaje nadal nie rozwiązana.

Ażeby jeszcze silniej podkreślić wagę mykotrofizmu dla życia traw, przytoczę obserwacje Wiliamsa nad konkurencją życiową dwu gatunków trawiastych: *Triticum spec.* i *Avena fatua*. Gdy pszenica zostanie wysiana na glebie pozbawionej struktury gruzelkowatej, wtedy przeważnie źle się rozwija i ulega owsowi głuchemu. Zjawisko to przypisuje Wiliams fakultatywności mykotroficznego odżywiania się pszenicy, która często bywa pozbawiona mykorhizy, oraz stałemu mykotrofizmowi głuchego owsa, któremu symbiont grzybowy pomaga w utrzymaniu się nawet w mniej korzystnych warunkach glebowych.

W bardzo nielicznych przypadkach została zbadana dynamika rozwojowa mykorhizy. Na szczęście mamy taki przykład dla roślin trawiastych. Mianowicie Truszkowska, Kopeć i Halicka (1953) opublikowały badania nad dynamiką rozwojową mykorhizy u kukurydzy i końskiego zębu. Na tym przykładzie jesteśmy zmuszeni rozpatrzeć dynamikę rozwojową mykorhizy u traw.

Zaraz po wykiełkowaniu nasion (w ciągu pierwszego tygodnia życia aktywnego) następuje infekcja korzeni przez włosniki lub komórki rhizodermy. Już w okresie wytwarzania pierwszego liścia są w korzeniach zróżnicowane warstwy typowe dla mykorhizy endotroficznej: garbnikowa i trawienna. Warstwa garbnikowa jest silniej przegrzybiona niż trawienna. W dalszym ciągu rozwoju przegrzybienie kory wzrasta i przesuwa się coraz bliżej endodermy, którą osiąga w okresie kwitnienia. W tym czasie znacznie silniej jest przegrzybiona warstwa trawienna w porównaniu z garbnikową. W okresie tworzenia się kolb przegrzybienie jest bez zmian w porównaniu z okresem poprzednim. W okresie dojrzewania nasion fagocytoza obejmuje również warstwę garbnikową. Strzępki wszędzie są w stanie kompletnego rozkładu. Komórki, które skończyły proces trawienia, powoli opróżniają się z produktów pozyskanych przez trawienie, a jądra wracają do normalnego wyglądu. Dzięki temu odnosi się wrażenie, że w okresie dojrzewania nasion przegrzybienie jest mniejsze niż w okresie kwitnienia.

Asai (1934) w następujący sposób opisuje ten stan mykorhizy: „Grzyb mykorhizowy rozwija się jedynie w miękiszu korowym strefy włosnikorodnej cienkich korzonków i nigdy nie przenika do innych części korzeni. Symbiont zielony oddaje grzybom część asymilatów i roztworu glebowego, w którym znajdują się związki nieorganiczne i organiczne. Po rozwinięciu grzyby mykorhizowe są rozpuszczane przez roślinę zieloną i całkowicie zużywane w sposób podobny jak materiały zapasowe z komórek spichrzujących.”

U innych traw dynamika rozwojowa przedstawia się w sposób podobny. Mogą istnieć różnice w czasie infekcji korzeni (Asai, 1934), lecz ma to znaczenie drugorzędne.

## Wnioski

Po przedstawieniu dotychczasowych wiadomości o mykorhizie u traw warto zreassumować najważniejsze i już pewne dane, aby uwypuklić braki, wymagające dalszych badań.

1. Na zbadanych 70 gatunków traw środkowoeuropejskich tylko 14 okazało się autotroficznymi lub nadzwyczaj rzadko wchodzącymi w symbiozę z grzybami. Trawy środowiska wodnego są zawsze autotroficzne. Trawy bardzo ubogich piaszków są również przeważnie autotroficzne, np. trawy wydmy piaszczystych nadmorskich.

2. Trawy środowiska wodnego wyrastające na łądzie stają się mykotroficzne, np. trzcina i ryż.

3. W licznych przypadkach mykotrofizm traw jest fakultatywny; okazy mykotroficzne lepiej się rozwijają.

4. Przegrzybienie kory pierwotnej korzonków mykotroficznych ograniczone jest do strefy włósnikorodnej.

5. Najczęstszym typem mykorhizy endotroficznej u traw jest tolypofagia. Bardzo rzadko podawany jest również typ thamniskofagiczny.

6. Typ thamniskofagiczny jest typem towarzyszącym mykorhizie tolypofagicznej.

7. Symbioza u *Lolium*, w której następuje przegrzybienie całej rośliny do nasion włącznie, nie ma nic wspólnego z mykotrofizmem i winna być traktowana jako słabe, tolerowane przez żywiciela pasożytnictwo. Natomiast *Lolium* poza tym typem przegrzybienia tworzy właściwą mykorhizę endotroficzną typu thamniskofagicznego, ograniczoną przestrzennie do strefy włósnikorodnej.

8. Nasze zboża są roślinami fakultatywnie mykotroficznymi. Przeważnie jednak tworzą mykorhizę a do wyjątków należy autotroficzny sposób życia. Autotroficzność może być warunkowana nadmiarem azotu bezpośrednio przyswajalnego (azotanowego).

9. W swojej ojczyźnie, w normalnych wodnych warunkach rozwoju ryż jest rośliną autotroficzną. Fakt ten ułatwia aklimatyzację ryżu, gdyż nie trzeba dbać o zabezpieczenie mu symbiontów korzeniowych.

10. Endotroficzna mykorhiza ułatwia trawom korzystanie z materii organicznej gleby, gdyż trudno przyswajalne związki organiczne, pobrane przez włósniki, są przetwarzane i uprzystępniane przez symbionta grzybowego.

11. Mykorhiza endotroficzna jest dla traw spichrzem materiałów plastycznych, z którego korzystają w okresie wydawania nasion.

12. Dokładniejsze badania fizjologii współżycia mykotroficznego traw są niezbędne dla rozwikłania zagadnienia odżywiania się roślin.

## LITERATURA

- A s a i T. 1934. Über das Vorkommen und die Bedeutung der Wurzelpilze in den Landpflanzen. Japanese Journal of Botany. Str. 107—150.
- D o m i n i k T. 1948. Przyczynek do znajomości metaplazji w komórkach roślinnych zabijanych przez grzyby. Acta Soc. Bot. Pol. Vol. XIX. Nr 1, str. 56—77.
- D o m i n i k T. 1951. Badanie mykotrofizmu roślinności wydmy nadmorskich i śródlądowych. Acta Soc. Bot. Pol. Vol. XXI. Nr 1—2, str. 125—164.
- D o m i n i k T. i P a c h l e w s k i R. 1953. Badanie mykotrofizmu zespołów sosnowych nad Bałtykiem. (w maszynopisie).
- D o m i n i k T. i N e s p i a k A. 1953. Badanie mykotrofizmu zespołów roślinnych krainy kosodrzewu w granitowych Tatrach. (w maszynopisie).
- D o m i n i k T. 1951. Mykorhiza. Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne.

- D o r o c h o w a N. A. 1948. O mikotrofnom pitanii pszenic. Dokłady Moskowskiej Sielsko-choz. Akademii im. Timiriaziewa. Wypusk VII, 24.
- F r e e m a n n E. M. 1903. The Seed-Fungus of *Lolium temulentum* L. Darnel Phil. Transact. of the Roy. Soc. London. Ser. B. 196.
- G ü n n e w i g J. 1933. Beiträge zur Kenntnis und Bedeutung des Loliumpilzes. Beitr. zur Biol. der Pflanzen. Bd. 20, str. 227—254.
- H a n n i g E. 1907. Über pilzfreies *Lolium temulentum*. Botan. Ztg. Bd. 65.
- J a c z e w s k i A. 1933. Osnowy mikologii.
- K e l l e y A. 1950. Mycotrophy in plants. (według rosyjskiego tłumaczenia z 1952 roku).
- Mac D o u g a l l D. T. i D u f r e n o y J. 1943 według Kelleya.
- Mac L e n n a n E. The endophytic fungus of *Lolium* (1920) według Schaefer R. Die pflanzlichen Symbiosen. Jena 1943.
- N e s p i a k A. 1953. Badanie mykotrofizmu roślinności alpejskiej ponad granicą kosodrzewiny w granitowych Tatrach. Acta Soc. Bot. Pol. Vol. XXII. Nr 1, str. 97—125.
- P a c h l e w s k i R. 1953. Badanie mykotrofizmu siewek modrzewia polskiego i sudeckiego w naturalnych i sztucznych warunkach rozwoju. Acta Soc. Bot. Pol. Vol. XXII. Nr 1, str. 133—168.
- S t r z e m s k a J. 1949. Zagadnienie mikoryzy u zbóż. Cz. I. Owies. Ann. Univ. Mariae Curie-Skłodowska Lublin. Vol. IV, 9, str. 359—372.
- S t a h l E. 1900. Der Sinn der Mykorrhizenbildung. Jahrb. f. wiss. Bot. Leipzig.
- T r u s z k o w s k a W. 1951. Badania nad mykotrofizmem nizinnego zespołu łąkowego na Psim Polu pod Wrocławiem. Acta Soc. Bot. Pol. Vol. XXI. Nr 1—2, str. 195—216.
- T r u s z k o w s k a W., K o p e ć A., H a l i c k a E. 1953. Dynamika rozwojowa mykorhizy u kukurydzy i końskiego zębu. Acta Soc. Bot. Pol. Vol. XXII. Nr 1, str. 65—76.
- T r u s z k o w s k a W. i P a d u s z y ń s k a Z. 1952. Badania mykotrofizmu zbóż uprawianych w USRR. Postępy Wiedzy Rolniczej. Zesz. 3.
- W i l i a m s W. R. 1949. Poczwowiedienije. Izobranije soczinienija. W dwóch tomach.