

MARTA ALEKSANDROWICZ-TRZCIŃSKA

Mikoryza siewek i sadzonek drzew leśnych w odnowieniach na powierzchniach zrębowych

Mycorrhiza of forest tree seedlings in clear-cut regenerations

ABSTRACT

Aleksandrowicz-Trzcńska M. 2007. Mikoryza siewek i sadzonek drzew leśnych w odnowieniach na powierzchniach zrębowych. Sylwan 11: 3-9.

Biotic and abiotic factors affecting the development of ectomycorrhizal fungal communities in forest regenerations on clear-cuts were discussed basing on the relevant literature.

KEY WORDS

ectomycorrhizal fungi, regeneration, clear-cut

ADDRESSES

Marta Aleksandrowicz-Trzcńska – Katedra Ochrony Lasu i Ekologii; Wydział Leśny SGGW; ul. Nowoursynowska 159; 02-776 Warszawa; e-mail: marta_aleksandrowicz_trzcinska@sggw.pl

Wstęp

Usunięcie drzewostanu cięciem zupełnym, nawet na niewielkiej powierzchni, powoduje olbrzymie zmiany ekologiczne w środowisku leśnym, rzutujące między innymi na zbiorowiska współżyjących z drzewami grzybów ektomikoryzowych. Wiele badań wskazuje na negatywny wpływ tych zmian, przejawiający się redukcją ektomikoryz, szczególnie na zrębach przelegujących, gdy wypalane są resztki pozrębowe, a gleba zostaje przygotowana mechanicznie [Perry i in. 1987; Väre 1989]. Jednak niektórzy autorzy uważają, że na zrębie następuje zmiana składu gatunkowego zespołu grzybów ektomikoryzowych, a nowe zespoły pojawiające się w odnowieniach są lepiej przystosowane do istniejących warunków niż zbiorowiska, które były obecne w drzewostanie przed wycięciem [Jones i in. 2003].

Źródła inokulum grzybów mikoryzowych

Istnieją trzy główne źródła inokulum grzybów mikoryzowych: zarodniki, strzępki i sklerocja. Inokulum w postaci zarodników stanowią mejospory (haploidalne zarodniki powstające po mejozie w wyniku procesu płciowego), takie jak askospory u workowców i basidiospory u podstawczaków. Zarodniki te powstają w olbrzymich ilościach w owocnikach pojawiających się w sąsiedztwie drzew. W młodym drzewostanie sosny zwyczajnej maślak sitarz (*Suillus bovinus*) produkował owocniki, których sucha masa wynosiła 1-20 kg/ha/rok. Gatunek ten może jednak wytworzyć nawet 180 kg suchej masy owocników w ciągu roku na 1 hektarze i 350 sztuk owocników na 100 m². Pojedynczy owocnik maślaka sitarza zawiera od 1 do 10·10⁸ zarodników podstawkowych [Dahlberg, Finlay 1999]. Dużą liczbę owocników produkuje również *Thelephora terrestris*. Sporulacja tego gatunku rozpoczyna się już wiosną i trwa do jesieni. W tym czasie gęstość zarodników w powietrzu wynosi 200 szt./m³ [Colpaert 1999]. Źródłem inokulum mogą być również zarodniki powstające bezpłciowo jak chlamidospory. Pojedyncze strzępki grzybni lub ich zespoły tworzące ryzomorfy (sznury grzybniowe), rozrastające się w glebie od żywych

mikoryz, lecz również starych i zamierających, kolonizują nowe korzenie. Sklerocja są wegetywnymi formami przetrwalnikowymi niektórych gatunków grzybów, np. *Cenococcum geophilum*, *Paxillus involutus* [Dahlberg, Stenström 1991].

Przelegiwanie zrębu

Czas przelegiwania zrębu jest jednym z czynników decydujących o dostępności poszczególnych form inokulum w glebie. Uważa się, że między pierwszym i drugim rokiem po wykonaniu cięcia następuje szybka utrata aktywności korzeni mikoryzowych obecnych w glebie i związanych z nimi strzępek grzybni. Korzenie krótkie sosny zwyczajnej utrzymywały aktywność metaboliczną do 18 miesięcy od wycięcia drzew, a świerka sitkajskiego tylko 9 miesięcy [Person 1982 za Hagerman i in. 1999a; Ferrier, Alexander 1985 za Hagerman i in. 1999a]. Z upływem czasu maleje również poziom innych form inokulum [Parke i in. 1984; Perry i in. 1987]. Sklerocja *Cenococcum* mogą przetrwać w glebie kilka lat po wycięciu drzew [Shaw, Sidle 1983 za Hagerman i in. 1999b], a basidiospory *Suillus brevipes*, *Suillus tomentosus*, *Lactarius scrobiculatus*, *Rhizopogon subcaeruleus* i *Rhizopogon rubescens* do dwóch lat. Można spodziewać się jednak obniżenia wraz z upływem czasu zdolności do kiełkowania zarodników tych grzybów [Miller i in. 1994 za Hagerman i in. 1999b]. Zmiany te nie zawsze oznaczają spadek poziomu kolonizacji mikoryzowej siewek na zrębie, gdyż pojawiają się gatunki określane jako pionierskie: *Thelephora*, *Geastrum*, *Suillus*, *Scleroderma*. Grzyby te tworzą mikoryzy również na sadzonkach hodowanych w szkółkach lub szklarniach na sterylizowanej glebie. Obfitość tworzonych mikoryz gatunki te zawdzięczają wyjątkowej efektywności rozsiewania się przez zarodniki [Danielson, Visser 1990; Ingleby i in. 1998]. Szeroki krąg roślin gospodarzy gatunków pionierskich powoduje, że pojawiają się one w odnowieniach powstających w różnych warunkach ekologicznych, tworząc najbardziej pospolite ektomikoryzy [Ingleby i in. 1998].

Rozmieszczenie siewek na zrębie

Grzybnia ekstramatrykalna połączona z żywymi mikoryzami jest ważnym źródłem inokulum, decydującym o poziomie kolonizacji siewek w zależności od ich lokalizacji na zrębie. Liczba żywych mikoryz w jednostce objętości gleby jest większa w peryferyjnych częściach zrębu, obejmujących obszar kilku metrów od otaczającego drzewostanu [Harvey i in. 1980; Parsons i in. 1994; Hagerman i in. 1999a]. Siewki *Picea engelmannii* posadzone w odległości 2-3 m od ściany drzewostanu charakteryzowały się większym o 65% stopniem skolonizowania korzeni i większą o 55% liczbą morfotypów mikoryz w porównaniu z siewkami rosnącymi 16 m od brzegu zrębu i głębiej [Hagerman i in. 1999b]. Podobne wyniki uzyskano w badaniach dotyczących sadzonek rosnących na zrębie w różnej odległości od tzw. „roślin azylowych”. Termin ten jest używany do określenia drzew lub krzewów pozostających na zrębie, które tworzą ektomikoryzę lub mikoryzę arbutoidalną (mikoryza arbutoidalna występuje np. u mącznicy lekarskiej i tworzona jest przez te same gatunki grzybów co ektomikoryza) [Dahlberg, Stenström 1991; Horton i in. 1999; Hagerman i in. 2001]. Naturalnie odnawiające się siewki *Betula papyrifera* rosnące na zrębie w strefie korzeni dojrzałych brzoź formowały 38% więcej typów ektomikoryz niż siewki rosnące poza strefą korzeni (25-50 m dalej) [Kranabetter 1999 za Jones i in. 2003]. Wyniki tych badań sugerują, że efektywne inokula niektórych gatunków grzybów ektomikoryzowych są obecne tylko w strefie korzeni i przypuszczalnie są związane z żywymi ektomikoryzami.

Rośliny nieektomikoryzowe

Usunięcie drzew powoduje zmianę składu gatunkowego i wieku roślin występujących na zrębie. Nawet jeżeli odnowienie następuje w krótkim czasie, obok siewek drzew leśnych pojawiają się

rośliny zielne i krzewy często charakteryzujące się innym typem symbiozy niż ektomikoryza. Szczególnie obecność roślin z rodziny wrzosowatych (*Ericaceae*), tworzących mikoryzę erikoidalną, może niekorzystnie oddziaływać na tworzenie ektomikoryz u siewek i sadzonek drzew leśnych. Na przykład posadzenie świerka (*Picea mariana*) w odległości nie większej niż 1 m od kalmi (*Kalmia angustifolia*) redukowało jego kolonizację mikoryzową o 50% [Yamasaki i in. 1998]. Obecność różanecznika (*Rhododendron maximum*) obniżyła udział zmikoryzowanych korzeni choiny kanadyjskiej (*Tsuga canadensis*) trzykrotnie [Walker i in. 1999]. Wyciąg z tkanek wrzosa pospolitego (*Calluna vulgaris*) hamował wzrost grzybów ektomikoryzowych i ograniczał formowanie mikoryz przez niektóre grzyby w warunkach *in vitro* [Robinson 1972]. Stwierdzono również alleopatyczny wpływ krzaczkowatych naziemnych porostów szczególnie z rodzaju chrobotek (*Cladonia*) na grzyby mikoryzowe [Brown, Mikola 1974] oraz redukcję kolonizacji mikoryzowej dębu czerwonego (*Quercus rubra*) przez paprocie [Lyon, Sharpe 1996].

Ograniczająco na formowanie ektomikoryz może wpływać obecność na zrębie traw i innych roślin zielnych, tworzących mikoryzę arbuskularną. Siewki sosny (*Pinus lambertiana*) tworzyły nieliczne ektomikoryzy, rosnąc w miejscu z wysianą trawą w porównaniu z obfitymi ektomikoryzami formującymi się w przylegającym nieobsianym miejscu [Amaranthus, Perry 1994]. Rozwój ektomikoryz lub ich różnorodność wzrastała, gdy trawy były usuwane środkami chemicznymi lub mechanicznie [Harvey i in. 1996]. Pojawienie się na zrębie chwastów z reguły ogranicza wzrost siewek, co być może ma większe znaczenie niż bezpośredni wpływ korzeni roślin tworzących mikoryzę arbuskularną na rozwój ektomikoryz.

Wiek rośliny-gospodarza

Wiek rośliny-gospodarza decyduje o składzie gatunkowym zbiorowisk grzybów ektomikoryzowych. Poszczególne gatunki charakteryzują się różnymi strategiami życiowymi. Grzyby „wczesnego stadium” np. *Hebeloma* spp., *Inocybe* spp., *Laccaria* spp. mogą owocować w połączeniu z bardzo młodymi drzewami, kolonizując siewki w niesterylnej glebie z zarodników lub fragmentów grzybni, a hodowane w czystych kulturach wymagają niskiej zawartości cukrów w pożywce. Grzyby „późnego stadium” np. *Lactarius* spp., *Leccinum* spp., *Russula* spp. owocują w starszych drzewostanach i charakteryzują się wysokim zapotrzebowaniem na węgiel. Niektóre gatunki nie są zdolne do kolonizowania siewek. Inne natomiast mogą infekować korzenie siewek tylko wtedy, gdy są już związane z korzeniami dojrzałych drzew. Skuteczna kolonizacja siewek zależy od ciągłości dostarczania produktów fotosyntezy od dojrzałego drzewa-gospodarza do infekującego grzyba [Fleming 1984]. Porównanie zbiorowisk grzybów ektomikoryzowych 1-10-letnich naturalnie odnawiających się siewek i dojrzałych drzew sosny zwyczajnej przeprowadziła Jonsson i współautorzy [1999]. Łącznie stwierdzono 24 taksony ektomikoryzowe. Zarówno na siewkach, jak i na starszych drzewach mikoryzy tworzyło po 17 gatunków grzybów, z tego 10 było wspólnych, kolonizujących korzenie zarówno siewek, jak i starszych drzew. Takimi wspólnymi gatunkami okazały się m.in. *C. geophilum*, *Piloderma crocerum* i *Suillus variegatus*. Badania te wykazały, że 40% gatunków grzybów ektomikoryzowych lub morfotypów obecnych na dojrzałych drzewach nie wystąpiło na siewkach.

Gatunek rośliny-gospodarza

Pewien wpływ na bioróżnorodność grzybów ektomikoryzowych może mieć gatunek rośliny-gospodarza odnawiającej się na zrębie. Wiele grzybów ektomikoryzowych ma szeroki zakres gospodarzy, niektóre jednak mogą tworzyć związki mikoryzowe tylko z roślinami z określonych rodzin, rodzajów lub nawet gatunków. Dlatego też, jeżeli zrzęb jest odnawiany gatunkami

nieobecniymi we wcześniejszym występującym drzewostanie, możemy spodziewać się co najmniej okresowej i przemijającej redukcji gatunków ektomikoryzowych. Przez analogię do dojrzałych drzewostanów można oczekiwać również wzrostu różnorodności morfotypów ektomikoryz w odnowieniach wielogatunkowych w porównaniu z monokulturami [Jones i in. 2003].

Sposób przygotowania gleby

Mechaniczne przygotowanie gleby na zrębie może powodować redukcję poziomu inokulum grzybów ektomikoryzowych, ponieważ gęstość ektomikoryz jest większa w poziomie organicznym gleby, który jest naruszany, niż mineralnym [Jurgensen i in. 1997]. Najprawdopodobniej pewien wpływ na gęstość inokulum będzie miał sposób wykonania zabiegu, chociaż badania takie nie były dotychczas prowadzone. Przygotowanie gleby w pasy frezem powoduje wymieszanie poziomu organicznego gleby z mineralnym i pozostawienie inokulum w zasięgu rozrastających się korzeni siewek lub sadzonek z pionowym przemieszczeniem (w zależności od umiejscowienia na pasie od 5 cm do 25 cm). Takie przygotowanie gleby może zmniejszyć gęstość inokulum dostępnego dla młodych roślin. Wykazano bowiem, że liczba żywych i martwych mikoryz nie zmienia się do głębokości 15 cm profilu glebowego. Poniżej tego poziomu obserwuje się drastyczne zmniejszenie liczby, szczególnie żywych mikoryz [Thapar, Rehill 1984]. Inne badania pokazały, że 90% mikoryz znajduje się w górnych 10 cm profilu glebowego [Dahlberg i in. 1997]. Wyoranie bruzd pługiem do gleby mineralnej stwarza odmienne warunki, co do gęstości inokulum, ale również wilgotności podłoża, w bruzdach i na skibach. Podobne jak w bruzdzie warunki do tworzenia związków mikoryzowych będą miały sadzonki w przypadku przygotowania gleby w talerze, a w przypadku naorania wałków – podobne jak na skibie. Są jednak badania wskazujące, że poziom inokulum w glebie mineralnej wielu lasów iglastych lub zrębów nie ogranicza kolonizacji mikoryzowej, nawet wtedy, gdy gęstość ektomikoryz jest znacznie większa w poziomie organicznym tej samej gleby [Harvey i in. 1996; Hashimoto, Hyakumachi 1998]. Mechaniczne przygotowanie gleby często powoduje raczej przemieszczenie inokulum niż jego usunięcie, co w konsekwencji może być przyczyną okresowej (2 lata) redukcji liczby i różnorodności ektomikoryz [Jones i in. 2003].

Właściwości fizyczne, chemiczne i biologiczne gleby

Zmiana składu gatunkowego zbiorowisk grzybów ektomikoryzowych na zrębie może być efektem zmiany fizycznych, chemicznych i biologicznych (innych niż dostępność inokulum) właściwości gleby. Temperatura gleby na zrębie może być wyższa o 2-5°C w porównaniu z glebą pod drzewostanem. Wahania temperatury gleby na zrębie też z reguły wzrastają. Wilgotność gleby może być większa jako rezultat redukcji transpiracji lub mniejsza w wyniku większego parowania, które będzie skutkiem podwyższenia temperatury gleby [Perry i in. 1987; Ballad 2000]. Wykazano, że temperatura gleby miała wpływ na grzyby ektomikoryzowe i tworzone przez nie związki z *Pseudotsuga mienzesii* [Parke i in. 1983]. Również populacje mikroorganizmów glebowych mogą zmieniać się w odpowiedzi na zmiany mikroklimatyczne i w zaopatrzeniu w węgiel (mniejszy opad ściółki). Mikroorganizmy glebowe w zależności od ich składu ilościowego i jakościowego wpływają na formowanie mikoryz [Garbaye, Bowen 1987]. Bezpośredni wpływ mikroorganizmów glebowych na mikoryzy przejawia się inhibicją ich tworzenia na przykład przez grzyby z rodzaju *Trichoderma* [Summerbell 1987], licznie występujące promieniowce [Colinas i in. 1994] lub niektóre bakterie [Fitter, Gargaye 1994]. Obecność w glebie bakterii z rodzaju *Pseudomonas* i *Bacillus* może stymulować formowanie ektomikoryz [Dam 2000]. Pośredni wpływ na tworzenie mikoryz mikroorganizmy glebowe wywierają przez zmiany w rozkładzie i tempie mineralizacji materii organicznej [Jurgensen i in. 1997; Prescott i in. 2000].

Dowodem zmian w stanie mikoryz siewek na zrębie powodowanych wpływem fizycznych, chemicznych i biologicznych właściwości gleby są wyniki doświadczenia przeprowadzonego w naturalnym odnowieniu *P. mienziesii* powstałym pod drzewostanem. Na części powierzchni badawczej drzewostan usunięto zrębem zupełnym. Po upływie 3 sezonów wegetacyjnych bogactwo morfotypów mikoryz siewek na zrębie było znacząco mniejsze w porównaniu z siewkami pod drzewostanem [Hagerman i in. 2001]. Podobne wyniki, które wskazują na zmiany ilościowe i jakościowe w zbiorowiskach grzybów ektomikoryzowych na zrębie w porównaniu z otaczającym drzewostanem, uzyskali Kranabetter i Friesen [2002]. Naturalnie odnawiające się siewki choiny (*Tsuga heterophylla*) przesadzono z lasu w duże luki. Po dwóch latach liczba morfotypów mikoryz na korzeniach siewek z luk zmniejszyła się istotnie w porównaniu z siewkami z drzewostanu. Z korzeni siewek rosnących w lukach ustąpiły mikoryzy tworzone przez *Russula occidentalis*, *Cortinarius cinnamomeus*, a pojawiły się mikoryzy tworzone przez *T. terrestris* nieobecne na siewkach w drzewostanie. Być może obok wpływu czynników środowiska glebowego na tworzenie mikoryz przez siewki pewne znaczenie miał również fakt przzerwania połączeń z korzeniami dojrzałych drzew. Badania te dowodzą jednak, że wiele gatunków grzybów ektomikoryzowych nie jest w stanie przeżyć w warunkach zrębu, nawet jeżeli są one już obecne na systemach korzeniowych siewek.

Grzyby ektomikoryzowe introdukowane z sadzonkami ze szkółki

Wpływ na zbiorowiska grzybów ektomikoryzowych młodych drzew na zrębach mogą mieć gatunki introdukowane wraz z sadzonkami ze szkółki. Grzyby tworzące mikoryzy w szkółce, bez względu na to czy pochodzą z mikoryzacji naturalnej, czy sterowanej, mogą być zastępowane przez miejscowe gatunki już w pierwszym roku po posadzeniu [Bledsoe i in. 1982; Villeneuve i in. 1991]. Najczęściej jednak ma to miejsce w ciągu 2 lub 3 lat po zabiegu [Castellano, Trappe 1985; Browning, Whitney 1992]. Czasami zdarza się, że gatunki ze szkółki utrzymują się na korzeniach nawet 8-12 lat po wysadzeniu [Garbaye, Churin 1997; Selosse i in. 2000]. Introdukowane gatunki, szczególnie jeśli pochodzą ze sterowanej mikoryzacji, przeprowadzonej w szkółce, mogą kolonizować inne drzewa w uprawie i skutecznie konkurować z grzybami autochtonicznymi, tłumiąc kolonizację korzeni przez te gatunki. Dwa lata po wysadzeniu Villeneuve i in. [1991] obserwowali większą, w porównaniu z siewkami inokulowanymi w szkółce grzybem *Laccaria bicolor*, różnorodność ektomikoryz na niemikoryzowanych sadzonkach daglezi w uprawie. Tak więc zbiorowiska grzybów ektomikoryzowych upraw zakładanych z sadzenia, przynajmniej początkowo będą różniły się od zbiorowisk występujących w odnowieniach naturalnych.

Podsumowanie

Skład zespołów grzybów ektomikoryzowych w odnowieniach powstałych na zrębach zależy od bardzo wielu czynników zarówno biotycznych, jak i abiotycznych i jest przez te czynniki kształtowany. W konsekwencji zbiorowiska grzybów ektomikoryzowych istniejące w drzewostanach przed wycięciem różnią się od tych, które są obecne w odnowieniach. Gatunki grzybów pojawiające się na siewkach i sadzonkach są lepiej przystosowane do rozsiewania, kolonizacji korzeni i rozwoju ektomikoryz w warunkach zrębu w porównaniu ze zbiorowiskami grzybów występujących w starszych drzewostanach.

Literatura

Amaranthus M. P., Perry D. A. 1994. The functioning of ectomycorrhizal fungi in the field: linkages in space and time. *Plant a Soil* 159: 133-140.

- Ballard T. M. 2000. Impacts of forest management on northern forest soils. *For. Ecol. Manage.* 133: 37-42.
- Bledsoe C. S., Tennyson K., Lopushinsky W. 1982. Survival and growth of outplanted Douglas-fir seedlings inoculated with mycorrhizal fungi. *Can. J. For. Res.* 12: 720-723.
- Brown R. T., Mikola P. 1974. The influence of fruticose soil lichens upon the mycorrhizal and seedling growth of forest trees. *Acta For. Fenn.* 141: 1-22.
- Browning M. H. R., Whitney R. D. 1992. Field performance of black spruce and jack pine inoculated with selected species of ectomycorrhizal fungi. *Can. J. For. Res.* 22: 1974-1982.
- Castellano M. A., Trappe J. M. 1985. Ectomycorrhizal formation and plantation performance of Douglas-fir nursery stock inoculated with *Rhizopogon* spores. *Can. J. For. Res.* 15: 613-617.
- Colinas C., Molina R., Trappe J., Perry D. 1994. Ectomycorrhizas on rhizosphere microorganisms of seedling of *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco planted on a degraded site and inoculated with forest soils pretreated with selective biocides. *New Phytol.* 127: 529-537.
- Colpaert J. V. 1999. *Thelephora*. W: Ectomycorrhizal fungi. J. W. G. Cairney, S. M. Chambers [red.], Springer, Berlin: 325-345.
- Dahlberg A., Finlay R. D. 1999. *Suillus*. W: Ectomycorrhizal fungi. J. W. G. Cairney, S. M. Chambers [red.], Springer, Berlin: 33-64.
- Dahlberg A., Jonsson L., Nylund J-E. 1997. Species diversity and distribution of biomass above and below ground among ectomycorrhizal fungi in an old-growth Norway spruce forest in south Sweden. *Can. J. Bot.* 75: 1323-1335.
- Dahlberg A., Stenström E. 1991. Dynamic changes in nursery and indigenous mycorrhiza of *Pinus sylvestris* seedlings planted out in forest and clearcuts. *Plant a Soil* 136: 73-86.
- Dahm H. 2000. Mikroorganizmy stymulujące symbiozę ektomikoryzową. *Post. Tech. Leś.* 76: 33-38.
- Danielson R. M., Visser S. 1990. The mycorrhizal and nodulation status of container-grown trees and shrubs reared in commercial nurseries. *Can. J. For. Res.* 20: 609-614.
- Fitter A. H., Garbaye J. 1994. Interactions between mycorrhizal fungi and other soil organisms. *Plant a Soil* 159: 123-132.
- Fleming L. V. 1984. Effects of soil trenching and coring on the formation of ectomycorrhizas on birch seedlings grown around mature trees. *New Phytol.* 98: 143-153.
- Garbaye J., Bowen G. D. 1987. Effect of different microflora on the success of ectomycorrhizal inoculation of *Pinus radiata*. *Can. J. For. Res.* 17: 941-943.
- Garbaye J., Churin J-L. 1997. Growth stimulation of young oak plantations inoculated with the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus* with special reference to summer drought. *For. Ecol. Manage.* 98: 221-228.
- Hagerman S. M., Jones M. D., Bradfield G. E., Gillespie M., Durall D. M. 1999a. Effects of clear-cut logging on the diversity and persistence of ectomycorrhizae at a subalpine forest. *Can. J. For. Res.* 29: 124-134.
- Hagerman S. M., Jones M. D., Bradfield G. E., Sakakibara S. M. 1999b. Ectomycorrhizal colonization of *Picea engelmannii* × *Picea glauca* seedlings planted across cut blocks of different sizes. *Can. J. For. Res.* 29: 1856-1870.
- Hagerman S. M., Sakakibara S. M., Durall D. M. 2001. The potential for woody understory plants to provide refuge for ectomycorrhizal inoculum at an interior Douglas-fir forest after clear-cut logging. *Can. J. For. Res.* 31: 711-721.
- Harvey A. E., Jurgensen M. F., Larsen M. J. 1980. Clearcut harvesting and ectomycorrhizae: survival of activity on residual roots and influence on a bordering forest stand in western Montana. *Can. J. For. Res.* 10: 300-303.
- Harvey A. E., Page-Dumroese D. S., Jurgensen M. F., Graham R. T., Tonn J. R. 1996. Site preparation alters biomass, root and ectomycorrhizal development of outplanted western white pine and Douglas-fir. *New For.* 11: 255-270.
- Hashimoto Y., Hyakumachi M. 1998. Distribution of ectomycorrhizas and ectomycorrhizal fungal inoculum with soil depth in a birch forest. *J. For. Res.* 3: 243-245.
- Horton T. R., Bruns T. D., Parker V. T. 1999. Ectomycorrhizal fungi associated with *Arctostaphylos* contribute to *Pseudotsuga menziesii* establishment. *Can. J. Bot.* 77: 93-102.
- Ingleby K., Munro R. C., Noor M., Mason P. A., Clearwater M. J. 1998. Ectomycorrhizal populations and growth of *Shorea parvifolia* (Dipterocarpaceae) seedlings regenerating under three different forest canopies following logging. *For. Ecol. Manage.* 111: 171-179.
- Jones M. D., Durall D. M., Cairney J. W. G. 2003. Ectomycorrhizal fungal communities in young forest stands regenerating after clearcut logging. *New Phytol.* 157: 399-422.
- Jonsson L., Dahlberg A., Nilsson M-C., Klén O., Zackrisson O. 1999. Continuity of ectomycorrhizal fungi in self-regenerating boreal *Pinus sylvestris* forests studied by comparing mycobiont diversity on seedlings and mature trees. *New Phytol.* 142: 151-162.
- Jurgensen M. F., Harvey A. E., Graham R. T., Page-Dumroese D. S., Tonn J. R., Larsen M. J., Jain T. B. 1997. Impacts of timber harvesting on soil organic matter, nitrogen, productivity, and health of inland northwest forests. *Forest Sci.* 43: 234-251.
- Kranabetter J. M., Friesen J. 2002. Ectomycorrhizal community structure on western hemlock (*Tsuga heterophylla*) seedlings transplanted from forests into openings. *Can. J. Bot.* 80: 861-868.

- Lyon J., Sharpe W. E. 1996. Hay-scented fern (*Dennstaedtia punctilobula* [Michx.] Moore) interference with growth in northern red oak (*Quercus rubra* L.) seedlings. *Tree Physiol.* 16: 923-932.
- Parke J. L., Linderman R. G., Trappe J. M. 1983. Effect of root zone temperature on ectomycorrhiza and vesicular-arbuscular mycorrhiza formation in disturbed and undisturbed forest soils of southwest Oregon. *Can. J. For. Res.* 13: 657-665.
- Parke J. L., Linderman R. G., Trappe J. M. 1984. Inoculum potential of ectomycorrhizal fungi in forest soils of southwest Oregon and northern California. *Forest Sci.* 30: 300-304.
- Parsons W. F. J., Miller S. L., Knight D. H. 1994. Root-gap dynamics in a lodgepole pine forest: ectomycorrhizal and nonmycorrhizal fine root activity after experimental gap formation. *Can. J. For. Res.* 24: 1531-1538.
- Perry D. A., Molina R., Amaranthus M. P. 1987. Mycorrhizae, mycorrhizospheres, and reforestation; current knowledge and research needs. *Can. J. For. Res.* 17: 929-940.
- Prescott C. E., Blevins L. L., Staley C. L. 2000. Effects of clear-cutting on decomposition rates of litter and forest floor in forests of British Columbia. *Can. J. For. Res.* 30: 1751-1757.
- Robinson R. K. 1972. The production by roots of *Calluna vulgaris* of a factor inhibitory to growth of some mycorrhizal fungi. *J. Ecol.* 60: 219-224.
- Selosse M. A., Bouchard D., Martin F., Le Tacon F. 2000. Effect of *Laccaria bicolor* strains inoculated on Douglas-fir (*Pseudotsuga manziestii*) several years after nursery inoculation. *Can. J. For. Res.* 30: 360-371.
- Summerbell R. C. 1987. The inhibitory effect of *Trichoderma* species and other soil microfungi on formation of mycorrhiza by *Laccaria bicolor* *in vitro*. *New Phytol.* 105: 437-448.
- Thapar H. S., Rehill P. S. 1984. Studies on vertical distribution of mycorrhiza in soil attrition rate for predicting site quality. *Journal of Tree Science* 3: 89-92 (abstract).
- Väre H. 1989. The mycorrhizal condition of weakened Scots pine saplings grown on ploughed sites in northern Finland. *Can. J. For. Res.* 19: 341-346.
- Villeneuve N., Le Tacon F., Bouchard D. 1991. Survival of inoculated *Laccaria bicolor* in competition with native ectomycorrhizal fungi and effects on the growth of outplanted Douglas-fir seedlings. *Plant a Soil* 135: 95-107.
- Walker J. F., Miller O. K., Lei T., Semones S., Nilsen E., Clinton B. D. 1999. Suppression of ectomycorrhizae on canopy tree seedlings in *Rhododendron maximum* L. (Ericaceae) thickets in the southern Appalachians. *Mycorrhiza* 9: 49-56.
- Yamasaki S. H., Fyles J. W., Egger K. N., Titus B. D. 1998. The effect of *Kalmia angustifolia* on the growth, nutrition, and ectomycorrhizal symbiont community of black spruce. *For. Ecol. Manage.* 105: 197-207.

SUMMARY

Mycorrhiza of forest tree seedlings in clear-cut regenerations

The publications dealing with the mycotrophy of forest tree seedlings on clear-cuts show that the communities of ectomycorrhizal fungi occurring on the roots of forest tree seedlings in regenerations established on clear-cuts differ from the communities present in the forest prior to felling. There are a number of deciding factors including physical and biological ones, such as soil temperature and moisture, availability of inoculums of ectomycorrhizal fungi as well as the qualitative and quantitative composition of soil micro-organisms.

Another important factor is the presence, on the cut area, of refuge plants (ectomycorrhiza forming) and the plants characterized by the type of symbiosis different than ectomycorrhiza, for example grasses, heath plants, lichens. Also, the age and the species of a host plant, its location within the cut area, soil preparation and the type of regeneration (whether by natural or artificial means) contributes to the development of ectomycorrhizal fungi. The mycorrhizal fungal communities colonizing the roots of seedlings on clear-cuts are better adapted to the new conditions than the ones present in the forest prior to felling.