

MARIA RUDAWSKA, TOMASZ LESKI

Znaczenie wiedzy o zbiorowiskach grzybów mikoryzowych w szkółkach leśnych dla rozwoju mikoryzacji sterowanej

The significance of knowledge about ectomycorrhizal fungal community in bare-root nurseries for artificial inoculation

ABSTRACT

Rudawska M., Leski T. 2009. Znaczenie wiedzy o zbiorowiskach grzybów mikoryzowych w szkółkach leśnych dla rozwoju mikoryzacji sterowanej. Sylwan 1: 16-26.

This review is based on our observations and detailed studies conducted in more than 100 bare-root forest nurseries in Poland. We concentrated on recent work on ectomycorrhizal community structure of most common forest trees (pine, spruce, larch, oaks, beech and birch). The following issues are addressed: fungal diversity, host specificity and age, ascomycetes or basidiomycetes predominance, and exploration types of mycorrhizae as well as edaphic factors.

KEY WORDS

forest nurseries, seedlings, ectomycorrhizal fungi, ascomycetes, basidiomycetes

ADDRESSES

Maria Rudawska – Pracownia Badania Mikoryz; Instytut Dendrologii PAN;
ul. Parkowa 5; 62-035 Kórnik; e-mail: mariarud@man.poznan.pl

Tomasz Leski – Pracownia Badania Mikoryz; Instytut Dendrologii PAN;
ul. Parkowa 5; 62-035 Kórnik; e-mail: tleski@man.poznan.pl

Wstęp

Produkcja materiału sadzeniowego przeznaczonego do odnowień, zalesień, poprawek, uzupełnień i innych zadań związanych z hodowlą lasu skoncentrowana jest w PGL LP w gruntowych szkółkach leśnych produkujących sadzonki drzew i krzewów z odkrytym systemem korzeniowym. W roku 2007 szkółki leśne będące własnością Lasów Państwowych wyprodukowały 1077,4 mln szt. sadzonek, co stanowiło 92% ogólnej ich produkcji. Pozostałe 8% przypadało na produkcję specjalistyczną (inspekty, namioty foliowe, szklarnie, szkółki kontenerowe) [Zajączkowski 2008]. Intensywna, coroczna hodowla materiału sadzeniowego, jak również stosunkowo długi okres użytkowania szkółek powoduje, że środowisko szkółki leśnej ulega daleko posuniętym przekształceniom. Warto w tym miejscu zacytować prof. Gorzelaka [1998], który pisał: *Szkółki leśne można traktować jako uproszczony ekosystem o zakłóconym obiegu materii. Gleba w szkółce jest, bowiem pozbawiona substancji odżywczych oraz próchnicy wynoszonej w sadzonkach i na korzeniach sadzonek, bez możliwości ich naturalnej regeneracji, tak jak to się dzieje częściowo w lesie. (...) Wieloletnie użytkowanie gleby w szkółce leśnej doprowadza do znacznych zmian w jej środowisku. Jednakże dzięki zabiegom nawożenia i deszczowania sadzonki rozwijają się i rosną prawidłowo, nawet w tak zmienionym środowisku. Należy jednak pamiętać, że szkółka leśna to nie tylko miejsce, gdzie produkowane są sadzonki, ale również środowisko, w którym rozwijają się grzyby*

mikoryzowe. To właśnie na etapie wzrostu w szkółkach sadzonki nawiązują swoje pierwsze związki symbiotyczne z grzybami mikoryzowymi. Od jakości tych relacji zależy w dużym stopniu zdrowotność roślin, jak również udatność przyszłych odnowień i zalesień. Mikoryzy zwiększają bowiem w znacznym stopniu zaopatrzenie sadzonek w wodę i składniki odżywcze, jak również stanowią naturalną barierę ochronną przed patogenami systemu korzeniowego.

W Pracowni Badania Mikoryz Instytutu Dendrologii PAN w Kórniku od ponad 10 lat prowadzone są obserwacje i badania zbiorowisk grzybów mikoryzowych, towarzyszących sadzonom drzew w szkółkach leśnych. Dzięki zastosowaniu nowoczesnych metod opartych na analizach molekularnych DNA grzybowego, prace te pozwoliły na rozpoznanie składu gatunkowego grzybów mikoryzowych wchodzących w związki symbiotyczne z sosną, świerkiem, modrzewiem i dębami [Rudawska i in. 2001, 2006; Iwański i in. 2006; Trocha i in. 2006; Leski i in. 2008]. Znana jest również ogólna charakterystyka zbiorowisk mikoryzowych związanych z sadzonymi bukami i brzozy.

W poniższym opracowaniu przedstawiono najważniejsze spostrzeżenia wynikające z badań przeprowadzonych w ponad 100 gruntowych szkółkach leśnych z terenu całej Polski, produkujących materiał z odkrytym systemem korzeniowym. Podjęta została również próba odpowiedzi na pytanie o znaczenie, jakie może mieć znajomość struktury zbiorowisk grzybów mikoryzowych dla rozwoju mikoryzacji sterowanej. Wydaje się, że odpowiedź na to pytanie może mieć istotny wpływ na kierunek prac związanych z rozwojem mikoryzacji sterowanej, stosowanej z powodzeniem w Lasach Państwowych od 10 lat.

KĄŻDE DRZEWO ZWIĄZANE JEST Z WIELOMA GATUNKAMI GRZYBÓW MIKORYZOWYCH. We wszystkich przebadanych do tej pory szkółkach leśnych stwierdzono łącznie występowanie 57 gatunków grzybów mikoryzowych (tab.). 28 mikoryz zidentyfikowanych zostało do gatunku, 14 do rodzaju, a 7 do poziomu rzędu lub rodziny. Niezidentyfikowanych pozostaje w tej chwili 9 mikoryz, a prace nad ich identyfikacją są kontynuowane. Najwyższą liczbą partnerów mikoryzowych charakteryzują się dęby (szypułkowy i bezszypułkowy) [Pietras 2008]. Nawiązują one związki mikoryzowe z 24 gatunkami grzybów. Sosna tworzy mikoryzy z 12 gatunkami grzybów, natomiast świerk – z 18. W warunkach szkółki leśnej najniższą liczbą symbiontów odznacza się modrzew, któremu towarzyszy zaledwie 7 gatunków grzybów mikoryzowych. Buk i brzoza, których mikoryzy identyfikowane były dotychczas wyłącznie w oparciu o cechy morfologiczne są związane z co najmniej 14 gatunkami grzybów mikoryzowych.

Należy podkreślić, że stopień zmikoryzowania sadzonek w polskich szkółkach leśnych jest bardzo wysoki i najczęściej sięga 100%. Korzenie włośnikowe występują raczej rzadko i dotyczy to głównie sadzonek jednorocznych w pierwszej połowie sezonu wegetacyjnego.

SZKÓLKI LEŚNE RÓŻNIĄ SIĘ ZNACZNIE ZBIOROWISKAMI GRZYBÓW MIKORYZOWYCH. Podstawowymi parametrami charakteryzującymi zbiorowiska grzybów mikoryzowych, mającymi zastosowanie także w szkółkach leśnych są: bogactwo gatunkowe, frekwencja i względna obfitość występowania. Podane powyżej informacje na temat liczby gatunków grzybów (bogactwo gatunkowe) towarzyszących różnym gatunkom drzew, stanowią podsumowanie danych uzyskanych ze wszystkich przebadanych szkółek. W poszczególnych szkółkach bogactwo gatunkowe grzybów mikoryzowych u każdego z drzew bywa bardzo zróżnicowane. W zależności od szkółki sosna wykazuje od 3 do 9 gatunków grzybów mikoryzowych, a np. modrzew – od 1 do 4. Frekwencja mówi o częstoci występowania poszczególnych gatunków grzybów w analizowanych szkółkach. Do najczęściej występujących mikoryz w polskich szkółkach leśnych w przypadku sosny, świerka i modrzewia należą mikoryzy tworzone przez grzyb *Wilcoxina mikolae* [Rudawska i in. 2001,

Tabela.

Grzyby ektomikoryzowe występujące na sadzonkach w gruntowych szkółkach leśnych w Polsce
 Ectomycorrhizal fungi present at seedlings in bare-root forest nurseries in Poland

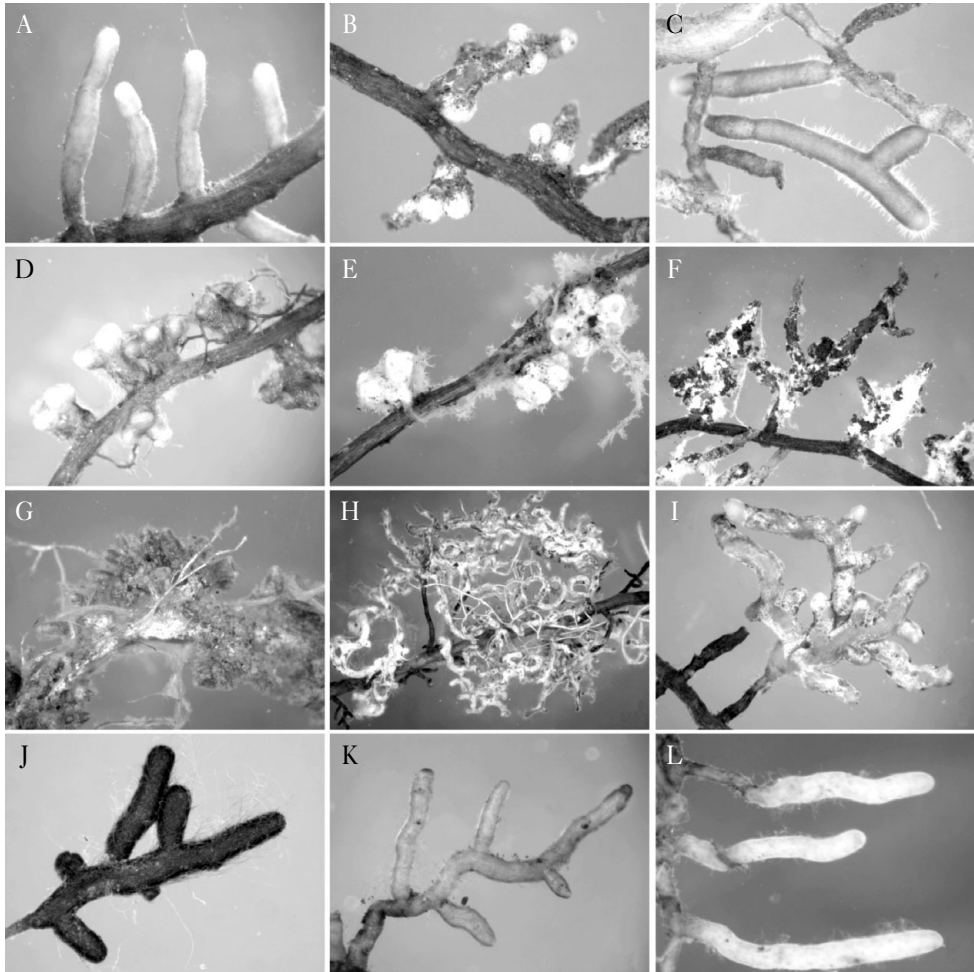
Gatunek grzyba	Gatunek drzewa					
	sosna*	świerk*	modrzew*	dęby*	buk*	brzoza*
<i>Cenococcum geophilum</i> (A)	+	+		+	+	+
<i>Phialocephala fortini</i> (A)	+			+	+	+
<i>Tricharina ochroleuca</i> (A)	+					
<i>Tuber</i> sp. 1 (A)	+					
<i>Wilcoxina mikolae</i> (A)	+	+	+			
<i>Hebeloma crustuliniforme</i> (B)	+	+			+	+
<i>Hebeloma longicaudum</i> (B)	+	+				
<i>Thelephora terrestris</i> (B)	+	+				
<i>Rhizopogon luteolus</i> (B)	+					
<i>Rhizopogon roseolus</i> (B)	+					
<i>Suillus bovinus</i> (B)	+					
<i>Suillus luteus</i> (B)	+					
<i>Suillus variegatus</i> (B)	+					
<i>Tricharina ochroleuca</i> (A)		+				
<i>Tuber</i> sp. 2 (A)		+	+			
<i>Phialophora finlandia</i> (A)		+				
<i>Pulvinilla constellatio</i> (A)		+				
<i>Wilcoxina</i> sp. 1 (A)		+				
<i>Wilcoxina</i> sp. 2 (A)		+				
IDPAN.1 (A)		+				
IDPAN.2 (A)		+				
IDPAN.3 (A)		+				
<i>Amphinema byssoides</i> (B)		+		+		
<i>Tomentella</i> sp. 1 (B)		+				
<i>Paxillus involutus</i> (B)		+		+	+	+
<i>Xerocomus subtomentosus</i> (B)		+				
<i>Tuber</i> sp. 3 (A)			+			
<i>Pezizales</i> 1 (A)			+			
<i>Pezizales</i> 2 (A)			+			
<i>Pezizales</i> 3 (A)			+			
<i>Suillus grevillei</i> (B)			+			
<i>Alnicola</i> sp. (B)				+		
<i>Hebeloma helodes</i> (B)				+		
<i>Hebeloma sacchariolens</i> (B)				+		
<i>Hebeloma</i> sp. (B)				+	+	+
<i>Inocybe curviceps</i> (B)				+		
<i>Inocybe sapinae</i> (B)				+		
<i>Laccaria tortilis</i> (B)				+		
<i>Laccaria proxima</i> (B)				+		
<i>Scleroderma verrucosum</i> (B)				+		
<i>Tricholomatace</i> (B)				+		
<i>Hymenoscyphus ericae</i> (A)				+		
<i>Tuber</i> sp. 4 (A)				+		
<i>Pezizales</i> 4 (A)				+	+	+
<i>Pezizales</i> 5 (A)				+	+	+
<i>Pezizales</i> 6 (A)				+	+	+
IDPAN.4 (A)				+		
IDPAN.5 (B)				+		
IDPAN.6 (B)				+		
IDPAN.7 (A)				+		
IDPAN.8 (B)				+		
<i>Tuber</i> sp. 5 (A)					+	+
<i>Laccaria laccata</i> (B)					+	+
<i>Scleroderma</i> sp. (B)					+	+
<i>Tomentella</i> sp. 2 (B)					+	+
<i>Tomentella</i> sp. 3 (B)					+	+
<i>Xerocomus</i> sp. (B)					+	+
Razem	13	18	7	24	14	14

* – identyfikacja na podstawie cech morfologicznych i analiz molekularnych; ♣ – identyfikacja wyłącznie na podstawie cech morfologicznych; A – *Ascomycota*, B – *Basidiomycota*
 * – identification on the basis of morphological features and molecular analyses; ♣ – identification only on the basis of morphological features; A – *Ascomycota*, B – *Basidiomycota*

2006; Iwański i in. 2006; Trocha i in. 2006; Leski i in. 2008]. Grzyb ten notowany jest niemal we wszystkich badanych szkółkach. *W. mikolae* jest gatunkiem, który z sadzonkami sosny i modrzewia tworzy ektendomikoryzy, natomiast z sadzonkami świerka typowe ektomikoryzy. U sosny często obserwowane są mikoryzy suilloidalne, tworzone przez różne gatunki z rodzaju *Suillus* i *Rhizopogon* [Iwański i in. 2006]. U modrzewia częste są mikoryzy *S. grevillei* charakterystyczne dla tego gatunku [Leski i in. 2008]. W przypadku dębu najczęściej obserwowanymi mikoryzami są mikoryzy *Tuber* sp. 4, *Hebeloma* sp., *Paxillus involutus* oraz *Scleroderma verrucosum*. Pod pojęciem względnej obfitości występowania należy rozumieć udział procentowy danej mikoryzy w ogólnej puli badanych mikoryz. Najwyższą względną obfitością występowania w przypadku sosny, świerka i modrzewia odznacza się grzyb *W. mikolae* (często ponad 75%). Jest to więc gatunek, który występuje zarówno często, jak i obficie. Kolejnymi obficie występującymi u sosny mikoryzami są mikoryzy suilloidalne oraz mikoryzy tworzone przez grzyb *Thelephora terrestris*. W ogólnej puli mikoryz świerka obfitość występowania gatunków innych niż *W. mikolae* jest niewielka i wyrównana. Grzybem, który wraz z *W. mikolae* współdominuje wśród mikoryz modrzewia, jest *S. grevillei*. W przypadku dębów nie obserwuje się wyraźnej dominacji jednego lub dwóch gatunków grzybów. Największą liczę mikoryz tworzy u dębów niezidentyfikowany gatunek należący do *Ascomycota* (Pezizales 1) oraz grzyby z rodzaju *Hebeloma*, *Tuber* i *Laccaria*. Mikoryzy najczęściej i najobficiej występujące na sadzonkach drzew w szkółkach leśnych przedstawiono na rycinach 1 i 4.

KAŻDE DRZEWO CHARAKTERYZUJE SIĘ SPECYFICZNYMI SYMBIONTAMI GRZYBOWYMI. Jak wynika z zestawienia prezentowanego w tabeli, tylko część stwierdzonych symbiontów grzybowych związana jest z więcej niż jednym gospodarzem roślinnym. Są to tzw. gatunki uniwersalne (nie-specyficzne), które są w stanie tworzyć mikoryzy z wieloma gatunkami drzew zarówno iglastych, jak i liściastych. Na podkreślenie zasługują grzyby z rodzaju *Hebeloma* (kilka gatunków), które nawiązują mikoryzy z wszystkimi oprócz modrzewia badanymi sadzonkami drzew. Równie uniwersalnym rodzajem jest rodzaj *Tuber* (trufła), tworzący mikoryzy na wszystkich drzewach. Z kolei grzyb *W. mikolae* obserwowany był wyłącznie na sadzonkach drzew iglastych, a grzyby z rodzaju *Scleroderma* wyłącznie na gatunkach liściastych. Większość ze zidentyfikowanych gatunków grzybów tworzyła mikoryzy z jednym gospodarzem. Dobrym przykładem ścisłej specjalizacji w doborze partnera jest związek grzyba *S. grevillei* z modrzewiem. Grzyb ten w warunkach naturalnych jest w stanie nawiązać symbiozę ektomikoryzową wyłącznie z różnymi gatunkami modrzewia.

ISTNIEJE WEWNĄTRZGATUNKOWE ZRÓŻNICOWANIE GENETYCZNE I FIZJOLOGICZNE GRZYBÓW MIKORYZOWYCH. Podobnie jak wśród innych grup organizmów żywych, również wśród grzybów mikoryzowych obserwuje się znaczne zróżnicowanie międzygatunkowe zarówno genetyczne, jak i fizjologiczne. Należy podkreślić, że zróżnicowanie takie obserwuje się również pomiędzy szczepami reprezentującymi ten sam gatunek (zróżnicowanie wewnątrzgatunkowe). Istnienie wewnątrzgatunkowego zróżnicowania genetycznego wśród grzybów mikoryzowych potwierdzają m.in. badania mikoryz świerka z polskich szkółek leśnych przeprowadzone w Pracowni Badania Mikoryz Instytutu Dendrologii PAN w Kórniku [Trocha i in. 2006]. Analiza regionu ITS rDNA grzybowego powielonego w reakcji PCR z mikoryz świerka wykazała, że niektóre gatunki grzybów odznaczały się istotnym stopniem zróżnicowania (polimorfizmu) DNA w obrębie badanego regionu. Dotyczyło to zwłaszcza grzybów z rodzaju *Wilcoxina* i *Tuber*, wśród których wyróżniono szereg genotypów występujących w różnych szkółkach leśnych. Jeżeli poziom polimorfizmu wewnątrzgatunkowego jest wystarczająco wysoki, może to być przyczyną trudności w iden-



Ryc. 1.

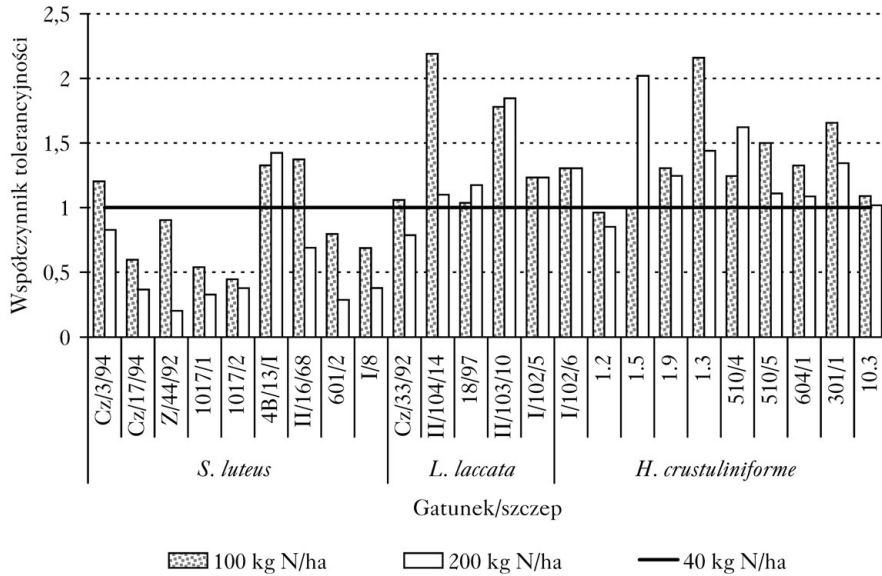
Mycorrhizae występujące na sadzonkach drzew w gruntowych szkółkach leśnych w Polsce

Mycorrhizae present on seedlings in bare-root forest nurseries in Poland

A – *Thelephora terrestris* na świerku; B – *Hebeloma crustuliniforme* (z sklerotami) na sośnie; C – *Tuber* sp. 5 na buku; D – *Suillus luteus* na sośnie; E – *S. bovinus* na sośnie; F – *S. grevillei* na modrzewiu; G – *Rhizopogon luteolus* na sośnie; H – *Scleroderma verrucosum* na dębie; I – *Xerocomus subtomentosus* na świerku; J – *Tomentella* sp. 2 na buku; K – *Laccaria proxima* na dębie; L – *Inocybe sabiniae* na dębie

A – *Thelephora terrestris* on spruce; B – *Hebeloma crustuliniforme* on pine; C – *Tuber* sp. 5 on beech; D – *Suillus luteus* on pine; E – *S. bovinus* on pine; F – *S. grevillei* on larch; G – *Rhizopogon luteolus* on pine; H – *Scleroderma verrucosum* on oak; I – *Xerocomus subtomentosus* on spruce; J – *Tomentella* sp. 2 on beech; K – *Laccaria proxima* on oak; L – *Inocybe sabiniae* on oak

fikacji gatunkowej mikoryz w oparciu o metody molekularne. Konsekwencją polimorfizmu genetycznego, występującego również w obrębie genów, jest wewnątrzgatunkowe zróżnicowanie fizjologiczne grzybów mikoryzowych. Wykazano istnienie wewnątrzgatunkowej zmienności w aktywności enzymów syntetyzujących auksynę IAA (kwas indoliloctowy) u grzyba *Paxillus involutus* [Rudawska, Kieliszewska-Rokicka 1997]. Poziom syntezy IAA przez grzyby mikoryzowe jest jednym z czynników decydujących o szybkości i obfitości zawiązywania nowych mikoryz. Wewnątrzgatunkowe zróżnicowanie grzybów mikoryzowych badano także w odniesieniu do reakcji grzybni hodowanej w warunkach *in vitro* na różne dawki azotu nieorganicznego [Rudawska i in. 2000], który jest kolejnym elementem regulującym tworzenie mikoryz (ryc. 2).



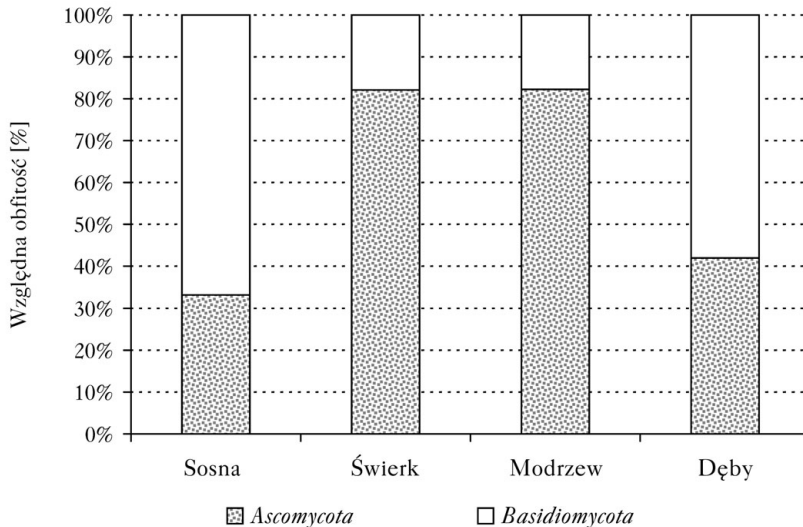
Ryc. 2.

Współczynnik tolerancji azotu mineralnego dla różnych szczepów *Suillus luteus*, *Laccaria laccata* i *Hebeloma crustuliniforme*

Tolerance coefficient of mineral nitrogen for various populations of *Suillus luteus*, *Laccaria laccata* and *Hebeloma crustuliniforme*

Wartości wyliczone na podstawie wzrostu radialnego grzywni w warunkach *in vitro*; wzrost w warunkach kontrolnych, przy dawce azotu odpowiadającej 40 kg/ha (dawka optymalna), przyjęto jako wartość 1 i zaznaczono na wykresie poziomą linią

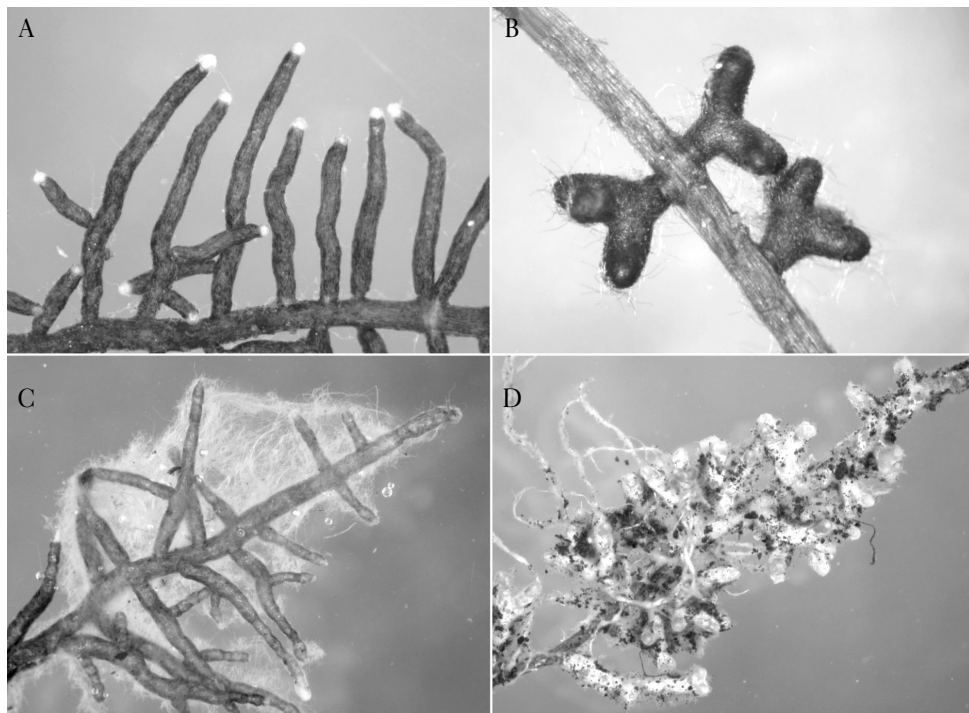
Values calculated basing on radial growth of mycelium in *in vitro* conditions; growth in control conditions with nitrogen dose of 40 kg/ha (optimal dose) was assumed to equal 1 and is indicated with horizontal line



Ryc. 3.

Względna obfitość mikoryz, tworzonych przez grzyby należące do *Ascomycota* i *Basidiomycota*, na sadzonkach sosny, świerka, modrzewia i dębów w szkółkach leśnych

Relative abundance of mycorrhizae established by *Ascomycota* and *Basidiomycota* fungi on seedlings of pine, spruce, larch, and oaks in forest nurseries



Ryc. 4.

Typy eksploracyjne mikoryz występujące na sadzonkach drzew w gruntowych szkółkach leśnych w Polsce
Exploration types of mycorrhizae present on seedlings in bare-root forest nurseries in Poland

A – typ kontaktowy (*Wilcoxina mikolae* na świerku); B – typ krótkodystansowy (*Cenococcum geophilum* na sośnie); C – typ średniodystansowy (*Amphinema byssoides* na świerku); D – typ długodystansowy (*Suillus variegatus* na sośnie)

A – contact type (*Wilcoxina mikolae* on spruce); B – short-distance type (*Cenococcum geophilum* on pine); C – medium-distance type (*Amphinema byssoides* on spruce); D – long-distance type (*Suillus variegatus* on pine)

Można zauważyć, że poszczególne gatunki i szczepy różnią się reakcją na podwyższoną zawartość azotu w pożywce. Jednocześnie wyniki te pokazują, że zarówno *L. laccata*, jak i *H. crustuliniforme* należą do gatunków o dużej tolerancyjności na zwiększone stężenie azotu.

Powyższe przykłady zmienności wewnątrzgatunkowej grzybów mikoryzowych wskazują na konieczność prowadzenia prac selekcyjnych przy opracowywaniu szczepionek mikoryzowych.

SYMBIONTY MIKORYZOWE NALEŻĄ ZARÓWNO DO *BASIDIOMYCOTA*, JAK I DO *ASCOMYCOTA*. Spośród 57 gatunków grzybów mikoryzowych zidentyfikowanych w szkółkach leśnych, 26 należy do *Ascomycota* (workowce), a 31 – do *Basidiomycota* (podstawczaki) (tab.). Pod względem obfitości występowania, mikoryzy tworzone przez grzyby workowe wyraźnie dominują u modrzewia i świerka (ryc. 3). U sosny udział workowców wynosi ok. 33%, natomiast u dębów 42%. Duża liczba gatunków, jak i znaczny udział w tworzeniu mikoryz przez przedstawicieli *Ascomycota* wskazuje, że grzyby te bardzo dobrze przystosowały się do specyficznych warunków szkółki leśnej i pełnią istotną rolę w tym środowisku. Należą one najczęściej do gatunków pionierskich, o niewielkich wymaganiach ekologicznych, co znacznie ułatwia im kolonizowanie młodych siewek. Większość mikoryz tworzonych przez *Ascomycota* (18 z 26) nie została do tej pory zidentyfikowana do poziomu gatunku czy nawet rodzaju. Wynika to z faktu, że w przeciwieństwie do *Basidiomycota*, grzyby te są nadal niedostatecznie poznane, a liczba dostępnych w bazach danych (GenBank, UNITE) sekwencji DNA pozwalających na ich identyfikację gatunkową jest ograniczona.

SYMBIONTY GRZYBOWE REPREZENTUJĄ RÓŻNE TYPY EKSPLOKACYJNE. Mikoryzy tworzone przez różne gatunki grzybów charakteryzują się odmiennymi cechami morfologiczno-anatomicznymi. Pod względem zasięgu i stopnia zróżnicowania grzybni zewnętrznej (tzw. ekstramatrykalnej) można je zaliczyć do tzw. typów eksploracyjnych, reprezentujących odmienne strategie wykorzystania zasobów odżywczych, dostępnych w środowisku glebowym [Agerer 2001]. Spośród 5 typów eksploracyjnych zaproponowanych przez Agerera [2001], w szkółkach leśnych spotykamy mikoryzy reprezentujące cztery z nich: kontaktowy, krótko-, średnio- i długodystansowy (ryc. 4 A-D). Mikoryzy o typie kontaktowym (np. *W. mikolae*) nie tworzą rozległej sieci grzybniowej wokół mikoryz, a ich mułka jest zwarta i gładka (ryc. 4A). Typ krótkodystansowy charakterystyczny, np. dla mikoryz *C. geophilum* i *Hebeloma*, odznacza się obecnością grzybni ekstramatrykalnej otaczającej mikoryzy i rozprzestrzeniającej się od powierzchni mułki na niewielką odległość (ryc. 4B). Mikoryzy tworzone przez grzyba o nazwie strzępkobłonka włóknista (*Amphinema byssoides*) i występujące w szkółkach na świerku oraz dębach, reprezentują z kolei typ średniodystansowy. Typ ten odznacza się obfitą siecią grzybni ekstramatrykalnej i luźno zorganizowanymi sznurami grzybniowymi (ryc. 4C). Typ długodystansowy cechuje się bardzo silnie rozwiniętą grzybnią ekstramatrykalną oraz obecnością zróżnicowanych, długich i grubych sznurów grzybniowych. Typ ten jest specyficzny np. dla mikoryz suiloidalnych, występujących obficie w szkółkach leśnych na sadzonkach sosny (ryc. 4D). Bogaty system grzybni ekstramatrykalnej i sznurów grzybniowych charakteryzujący mikoryzy suiloidalne, jest znakomicie przystosowany do wychwytywania i transportu substancji odżywczych i wody ze znacznych objętości gleby. Zapewnia również łatwiejszy kontakt nowo powstałych korzeni drobnych z grzybnią przerastającą podłoże.

CZYNNIKI EDAFICZNE NIE BIORĄ BEZPOŚREDNIEGO UDZIAŁU W KSZTAŁTOWANIU ZBIOROWISK MIKORYZOWYCH W SZKÓLKACH LEŚNYCH. W naszych obserwacjach mikoryz na sadzonkach drzew produkowanych w szkółkach leśnych braliśmy także pod uwagę analizy mineralne aparatu asymilacyjnego oraz podłoża szkółkowego z uwzględnieniem pH. Powszechnie przyjmuje się, że poziom nawożenia, zwłaszcza azotowego, jest jednym z podstawowych czynników ograniczających nawiązywanie i funkcjonowanie mikoryz. Uzyskane wyniki nie pozwalają jednak jednoznacznie stwierdzić, jaki jest wpływ nawożenia i odżywienia sadzonek na zbiorowiska mikoryzowe. Nie wykazano bowiem istotnego statystycznie wpływu zawartości azotu na badane parametry zbiorowisk mikoryzowych. Duża liczba przebadanych prób wskazuje jednak na znaczące tendencje do kształtowania struktury mikoryz w szkółkach leśnych przez nawozy mineralne, głównie azotowe. Nadmierne dawki azotu powodują często zmniejszenie bogactwa gatunkowego grzybów mikoryzowych, a u iglastych dominację *W. mikolae*. Również gatunki grzybów z rodzaju *Hebeloma* wykazują skłonność do obfitszego występowania w szkółkach o wyższym poziomie azotu. Z kolei grzyby z rodzaju *Tuber* związane są najczęściej z kwaterami o podwyższonym pH, natomiast *T. terrestris* preferuje miejsca o niskim pH.

Ze względu na specyfikę każdej szkółki wynikającą z okresu jej użytkowania, bezpośredniego otoczenia czy stosowanych zabiegów mechanicznych i chemicznych, trudno jest wypracować jeden uniwersalny wzorzec reakcji zbiorowisk mikoryzowych na poziom nawożenia czy odczyn gleby. Odpowiedź na pytanie, jaki jest wpływ poziomu i rodzaju nawożenia na grzyby mikoryzowe w szkółce leśnej, mogą dać tylko doświadczenia terenowe. Badania takie prowadzone są właśnie na terenie szkółki Białe Błota w Nadleśnictwie Susz.

WIEK DRZEWA WPLYWA NA STRUKTURĘ ZBIOROWISK MIKORYZOWYCH. W przypadku szkółek leśnych trudno jest mówić, w dosłownym tego słowa znaczeniu, o sukcesji grzybów mikoryzowych

związanych z wiekiem drzew, tak jak ma to miejsce w naturalnych ekosystemach leśnych, gdzie wyróżnia się grzyby wczesnego i późnego stadium rozwoju drzewostanów oraz symbionty tworzące mikoryzy niezależnie od wieku drzewa (symbionty wielu stadiów). Niemniej jednak także w szkółce, gdzie siewki i sadzonki pozostają zaledwie kilka lat, można zaobserwować zmiany w zbiorowiskach mikoryzowych wynikające z wieku sadzonek. Stwierdziliśmy, że wraz z wiekiem sadzonek zwiększa się bogactwo gatunkowe grzybów mikoryzowych. Istotne różnice obserwowane są pod tym względem u wszystkich gatunków drzew. Wraz z wiekiem następuje również często zmiana obfitości występowania poszczególnych gatunków grzybów. Jest to szczególnie widoczne w przypadku sosny i modrzewia. U sosny, na sadzonkach dwuletnich, zaczynają dominować mikoryzy suiloidalne, które wypierają mikoryzy tworzone na sadzonkach jednorocznych przez *W. mikolae* i *T. terrestris*. Podobnie u modrzewia wraz z wiekiem rośnie liczba mikoryz *S. grevillei*, zmniejsza się natomiast obfitość mikoryz *W. mikolae*. Powyższe zmiany mogą być związane z relacją pomiędzy energetycznymi wymaganiami grzybów mikoryzowych (cukry) a możliwościami ich zaspokojenia przez rozwijające się sadzonki. Wraz z wiekiem zwiększa się potencjał odżywczy sadzonek, co jest związane z rozwojem ich aparatu asymilacyjnego.

Podsumowanie

W Lasach Państwowych od 10 lat z powodzeniem realizowany jest program kontrolowanej mikoryzacji sadzonek drzew leśnych produkowanych w szkółkach kontenerowych. W chwili obecnej w procesie tym stosowany jest biopreparat z grzybem *Hebeloma crustuliniforme* opracowany przez prof. Stefana Kowalskiego z Uniwersytetu Rolniczego im. H. Kołłątaja w Krakowie. Analiza stanu zbiorowisk grzybów mikoryzowych w polskich szkółkach leśnych, produkujących sadzonki z odkrytym systemem korzeniowym, przeprowadzona w ciągu ostatnich lat wskazuje, że wybór grzyba *H. crustuliniforme* do produkcji biopreparatu był ze wszech miar słuszny. Mikoryzy tworzone przez grzyby z rodzaju *Hebeloma* występują bowiem na sadzonkach niemal wszystkich gatunków drzew (z wyjątkiem modrzewia), co wskazuje na ich wysoką uniwersalność w doborze partnera roślinnego. U gatunków liściastych mikoryzy *Hebeloma* należą ponadto do grupy mikoryz dominujących.

Uzyskane wyniki pozwalają na zaproponowanie kilku wskazówek, które powinny być brane pod uwagę przy pracach związanych z rozwojem kontrolowanej mikoryzacji i przy opracowywaniu nowych biopreparatów. Podstawowym mankamentem większości szczepionek mikoryzowych, stosowanych nie tylko w Polsce, jest oparcie ich o jeden gatunek grzyba mikoryzowego. Tymczasem w klasycznych szkółkach leśnych niezwykle rzadko spotykamy sytuacje, gdy sadzonki skolonizowane są tylko przez jeden gatunek grzyba. Regułą jest natomiast występowanie mikoryz tworzonych przez kilka gatunków. Dlatego też podjęte powinny być prace mające na celu opracowanie i wdrożenie do produkcji biopreparatu wielogatunkowego. Dobór gatunków do takiej szczepionki pozostaje kwestią otwartą, jednak niewątpliwie powinny to być grzyby, które nie są istotnie związane z gatunkiem i wiekiem gospodarza, czy też kompleksem czynników glebowych. Wydaje się, że słuszne byłoby preferowanie gatunków reprezentujących typ eksploracyjny średnio- i długodystansowy, co pozwoliłoby na efektywniejsze pobieranie przez sadzonki wody z solami mineralnymi. Otwartą kwestią pozostaje natomiast zastosowanie grzybów należących do *Ascomycota*, które stanowią znaczący komponent zbiorowisk mikoryzowych szkółek leśnych. Ich rola i znaczenie fizjologiczne nie są jednak jeszcze wystarczająco poznane.

Prace zmierzające do opracowania nowych szczepionek mikoryzowych wymagają niewątpliwie szeregu dalszych badań i współpracy wielu zespołów naukowych. W pierwszym rzędzie

nacisk położony powinien być na prace selekcyjne, mające na celu znalezienie gatunków i szczepów jak najbardziej uniwersalnych względem wielu czynników biotycznych i abiotycznych.

Podziękowania

Prezentowane w powyższym artykule badania były przeprowadzone częściowo w ramach projektów badawczych KBN nr 3 PO6L 027 22 i PO6L 043 26 oraz projektu badawczego NFOŚiGW nr 409/97/W-50/NE-PO-TX/D. Serdecznie dziękujemy szerokiemu gronu leśników, bez których prowadzenie naszych prac byłoby niemożliwe.

Literatura

- Agerer R. 2001. Exploration types of ectomycorrhizae: A proposal to classify ectomycorrhizal mycelial systems according to their patterns of differentiation and putative ecological importance. *Mycorrhiza* 11: 107-114.
- Gorzelać A. 1998. Mikroklimat – środowisko glebowe – roślinność chwastowa szkółek leśnych. *Sylwan* 2: 15-33.
- Iwański M., Rudawska M., Leski T. 2006. Mycorrhizal associations of nursery grown Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings in Poland. *Annals of Forest Science* 63: 715-723.
- Leski T., Aucina A., Rudawska M. 2008. The ectomycorrhizal status of European larch (*Larix decidua* Mill.) seedlings from bare-root forest nurseries. *Forest Ecology and Management* 256: 2136-2144.
- Pietras M. 2008. Struktura zbiorowisk grzybów mikoryzowych na sadzonkach dębu szypułkowego i bezszypułkowego w warunkach szkółki leśnej. Praca magisterska. Wydział Leśny, Uniwersytet Przyrodniczy, Poznań.
- Rudawska M., Sierota Z., Leski T., Aleksandrowicz-Trzczińska M., Hilszczańska D. 2000. Zagrożenia dla układów mikoryzowych ze strony czynników biotycznych i abiotycznych. W: Rudawska M. [red.]. *Ektomikoryza, jej znaczenie i zastosowanie w leśnictwie*. Kórnik-Poznań. 33-60.
- Rudawska M., Kieliszewska-Rokićka B. 1997. Mycorrhizal ability of *Paxillus involutus* (Batch.) Fr. strains in relation to their IAA-synthesizing activity. *New Phytologist* 137: 509-517.
- Rudawska M., Leski T., Gornowicz R. 2001. Mycorrhizal status of *Pinus sylvestris* L. nursery stock in Poland as influenced by nitrogen fertilization. *Dendrobiology* 46: 49-58.
- Rudawska M., Leski T., Trocha L. 2006. Ectomycorrhizal status of Norway spruce seedlings from bare-root forest nurseries. *Forest Ecology and Management* 236: 375-384.
- Trocha L., Rudawska M., Leski T., Dabert M. 2006. Genetic diversity of ectomycorrhizal fungi naturally established on Norway spruce seedlings under nursery conditions. *Microbial Ecology* 52: 418-425.
- Zajączkowski P. 2008. Duże wypierają małe. *Las Polski* 7: 14-15.

SUMMARY

The significance of knowledge about ectomycorrhizal fungal community in bare-root nurseries for artificial inoculation

It is well known that well developed mycorrhiza can significantly improve outplanting performance of nursery stock. Methods are now available in Poland for artificially inoculating forest seedlings. Inoculation program with use of *Hebeloma crustuliniforme* is successfully carry out in containerised seedling production. This review is based on our observations and detailed studies conducted in more than 100 bare-root forest nurseries from the whole Polish area. We concentrated on recent work on ectomycorrhizal community structure of most common forest trees (pine, spruce, larch, oaks, beech and birch). New knowledge arising from studies of ectomycorrhizal communities in natural stands and bare-root forest nurseries may improve effectiveness of artificial inoculation.

The following important rationales that should be considered in development of new directions in inoculation program are presented:

- Each host tree harbours a variety of mycorrhizal fungi.
- Each nursery is characterised by its own, specific mycorrhizal community

- Some ectomycorrhizal symbionts have a very narrow host range.
- Genetic and physiological inter- and intra-specific variability among ectomycorrhizal fungi may be of importance when selecting targeted strain for new directions of inoculation program.
- A wide range of ascomycetes and basidiomycetes are involved in ectomycorrhizal community of forest nurseries.
- Different symbionts represent different so-called exploration types.
- Edaphic factors are not directly involved in structuring ectomycorrhizal community in forest nurseries.
- Ectomycorrhizal community structure depends on the age of the host plant, even on the stage of nursery.