

change or excretion by roots. The rate of nutrient uptake is subject to seasonal changes and some cycles. The maximum uptake of the main nutrients by oaks is usually recorded in June. Among forest stands of various age, 24-year-old trees have been found to take up the highest absolute amount of elements.

An insufficient supply of nutrients limits tree growth and development, and results in deficit symptoms characteristic of individual elements, usually visible on leaves. Nitrogen deficit in oaks is usually reflected in reduced leaf size and uniform yellow-green and later yellow discoloration of whole leaf blades. As a result of phosphorus deficit, the density of oak foliage is reduced and leaf blades turn dark green or reddish. Potassium deficit causes chlorotic-necrotic discoloration of oak leaves, i.e. leaf blades turn yellow starting from margins, which is followed by appearance of light brown, gradually coalescing necrotic lesions. Magnesium deficit results in yellowing of the leaf blade from the centre outward, followed by appearance of brown patches between veins. Characteristic symptoms reflect also excessive concentrations of various elements, usually due to environmental pollution with various chemicals, including some toxic compounds, like heavy metals or acid rain.

Rationally applied mineral fertilization makes a significant impact on the nutritional status of trees by improving the chemical composition of the soil, ensuring favourable proportions between elements in various organs, especially in leaves, and consequently leads to improving tree health, reducing the symptoms of deficits, and increasing wood production. In poorer sites, effects of fertilization are greater. Positive effects of liming on the nutritional status of trees may be also observed indirectly, thanks to an improvement in soil properties, especially if liming is combined with mechanical loosening of the soil. Besides increasing the total reserves of timber volume, mineral fertilization increases the durability of forest plantations, ensures natural regeneration under the canopy of trees assigned for felling, but also may increase the acorn yield of seed orchards and increase the yields of forest side products. An important objective of soil fertilization is also to increase the resistance of trees to unfavourable biotic and abiotic factors.

MARIA RUDAWSKA

## 4.5. MIKORYZA

### WSTĘP

Mikoryza jest najbardziej rozpowszechnionym w przyrodzie związkem symbiotycznym, tworzonym pomiędzy korzeniami ponad 90% roślin lądowych i przynajmniej 6000 gatunków grzybów należących do *Zygo-*, *Asco-* i *Basidiomycotina* (SMITH i READ 1997).

Wzajemne oddziaływania pomiędzy roślinami i grzybami rozpoczęły się w momencie wyjścia roślin na ląd (350 do 460 milionów lat temu) i odegrały decy-

dującą rolę w ewolucji roślin lądowych (SELOSSE i LE TACON 1998). Ze względu na kluczową rolę, jaką mikoryza odgrywa w rozwoju i stabilizacji zbiorowisk roślinnych, związek ten uważany jest za „ekologicznie obligatoryjny” (READ 1993). Symbioza mikoryzowa naszych najważniejszych drzew leśnych (sosny, świerka, jodły, modrzewia, buka), w tym także dębu, ma charakter ektomikoryzy, czyli mikoryzy zewnętrznej.

#### 4.5.1. HISTORIA BADAŃ NAD MIKORYZĄ DĘBU

Pośród wszystkich drzew leśnych dęby, obok sosny, świerka i buka, poddane zostały najliczniejszym badaniom, które wykazały stały związek ich korzeni z grzybami mikoryzowymi. Pierwsza na świecie wzmianka o możliwości funkcjonalnego kontaktu korzeni drzew z grzybami dotyczyła właśnie dębu i zawdzięczamy ją greckiemu przyrodnikowi i filozofowi, TEOFRASTOWI (ok. 370–287 p.n.e.), nazywanemu ojcem botaniki. KELLY (1950) powołując się na TEOFRASTA (THEOPHRASTE 1782) cytuje: „Jeśli chodzi o grzyby rosnące z korzeni (dębu) lub około nich, to występują one także w innych drzew”. BOULLARD (1968) również przytacza te interesujące obserwacje TEOFRASTA, dotyczące szczególnej dyspozycji niektórych gatunków grzybów do rozwijania się w sąsiedztwie drzew leśnych. Spostrzeżenia TEOFRASTA pozostały jednak aż na dwa tysiąclecia bez wpływu na zainteresowanie się późniejszych badaczy zjawiskiem mikoryzy, czyli obecnością grzybów wokół korzeni roślin (CZAJKOWSKA-STRZEMSKA 1988). Dopiero pod koniec XIX wieku nastąpił gwałtowny rozwój wiedzy o symbiozie mikoryzowej, który zaowocował także doniesieniami o związkach mikoryzowych u różnych gatunków dębów. Pionier badań nad mikoryzą drzew leśnych, badacz niemiecki ALBERT BERNHARD FRANK (1885), na podstawie obserwacji *Quercus robur* i *Q. petraea*, jako pierwszy zaliczył dęby do drzew ektomikoryzowych. Następne doniesienia o występowaniu mikoryzy u dębu zawdzięczamy badaniom STAHL (1900), MANGINA (1910), MELINA (1922) i MATIROLLO (1934). Autorzy ci zgodnie przyznają, że dla dębu typowa jest ektomikoryza. Jednocześnie już najwcześniejsze badania (MELIN 1922; KLEČKA i VUKOLOV 1935) wykazały, że przy dominacji ektomikoryzy możliwa jest także u dębu obecność strzępek grzybnionych wewnątrz komórek kory pierwotnej korzenia, co wskazywałoby na ektendomikoryzę. Jednak ENDRIGKEIT (1937) w swojej pracy nad występowaniem mikoryz u dębów w Prusach Wschodnich podkreśla, że sporadyczne wnikanie strzępek komórek grzybnionych do wnętrza komórek kory pierwotnej korzenia w trakcie ektomikoryzy nie upoważnia do wyodrębnienia tego zjawiska w osobny typ mikoryzy.

W latach czterdziestych i pięćdziesiątych, ze względu na duże znaczenie hodowlano-gospodarcze dębów przy zalesianiu stepów, liczne badania nad dębami, w tym także nad ich związkami mikoryzowymi, prowadzone były przez badaczy rosyjskich. Wykazali oni między innymi, że część nadziemna siewek dębu z obfitą i zróżnicowaną mikoryzą była nawet pięciokrotnie wyższa niż w przypadku siewek bez mikoryz (BARANEI 1939; KLYUSHNIK 1951). Badaczom rosyjskim zawdzięczamy także pierwsze opisy morfologiczne mikoryz u dębu, uwzględniające takie cechy, jak typ rozgałęzienia, kolor i struktura mufki, szczegóły budowy strzępek grzybni ekstramatrykalnej oraz struktury sznurów grzybniowych (LOBANOV 1971).

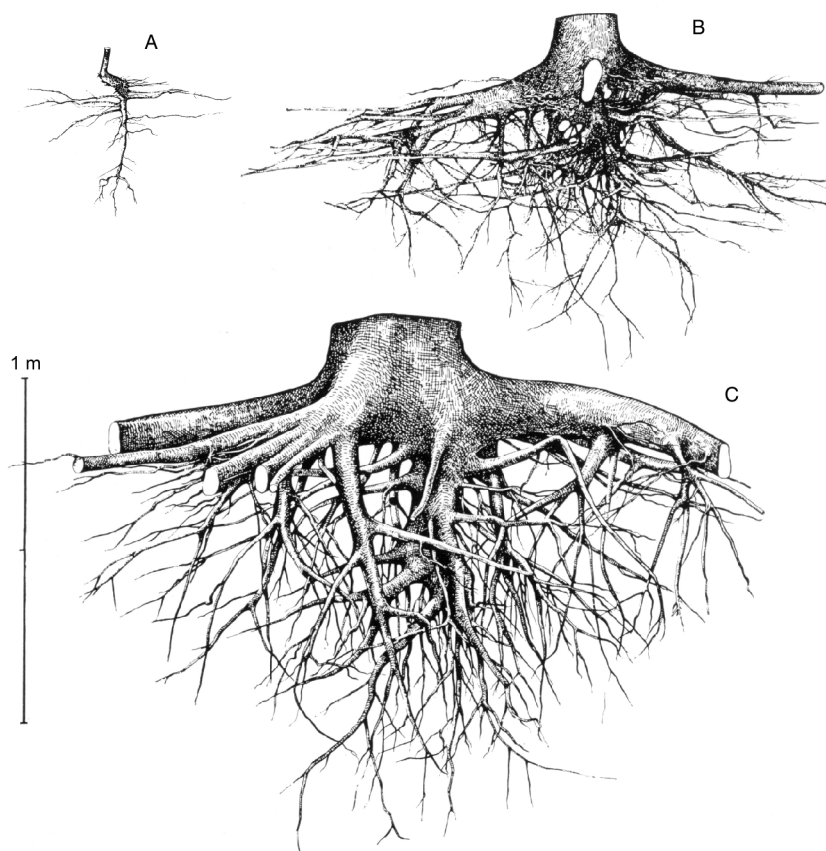
Pierwsze obserwacje nad mikoryzą dębów w Polsce zawdzięczamy badaniom DOMINIKA (1951). Wykazał on obecność mikoryz u dębów *Q. petraea* i *Q. robur* rosnących na wydmach nadmorskich w okolicach Łeby oraz wydmach śródłądowych w okolicach Miłosnej pod Warszawą. Autor podkreśla, że ektomikoryza dębu na ubogich piaskach wydmowych rozwija się bardzo słabo, mufka grzybniowa jest bardzo cienka, a zdarzają się powierzchnie korzeni, na których w ogóle nie występuje. Następne badania nad mikoryzą dębów w Polsce przeprowadzili PACHLEWSKI i GAŁAJSKA (1953), którzy analizowali przede wszystkim wpływ warunków biocenotycznych na kształtowanie się mikoryz u *Q. pedunculata* (*robur*). Nawiązując do badań DOMINIKA (1949–1950), który w swoich pracach sugerował wyraźny wpływ zespołu roślinnego na rozwój, a nawet typ symbiozy mikoryzowej, autorzy ci podali, że u dębów występuje wyłącznie ektomikoryza, bez względu na wiek i warunki ekologiczne.

#### 4.5.2. SYSTEM KORZENIOWY

BÜSGEN (1901) jako pierwszy wyróżnił intensywny i ekstensywny typ systemu korzeniowego. Z intensywnym systemem korzeniowym mamy do czynienia wówczas, kiedy stosunkowo niewielką objętość gleby przerasta wiele korzeni, natomiast ekstensywny system korzeniowy jest wtedy, gdy większą objętość gleby penetruje niewiele korzeni. KÖSTLER i wsp. (1968) zakładają, że drzewa iglaste mają na ogół ekstensywny system korzeniowy, natomiast liściaste – system intensywny. Jednakże podział ten nie zawsze odnosi się do wszystkich gatunków. Na przykład *Larix* i *Pseudotsuga* to drzewa iglaste o raczej intensywnym systemie korzeniowym, podczas gdy *Quercus* i *Ulmus* to drzewa liściaste o względnie ekstensywnym sposobie wzrostu korzenia. W zależności od siły wzrostu korzenia głównego i rozmieszczenia korzeni bocznych KÖSTLER i wsp. (1968) wyróżniają u europejskich drzew leśnych trzy zasadnicze typy systemów korzeniowych: palowy

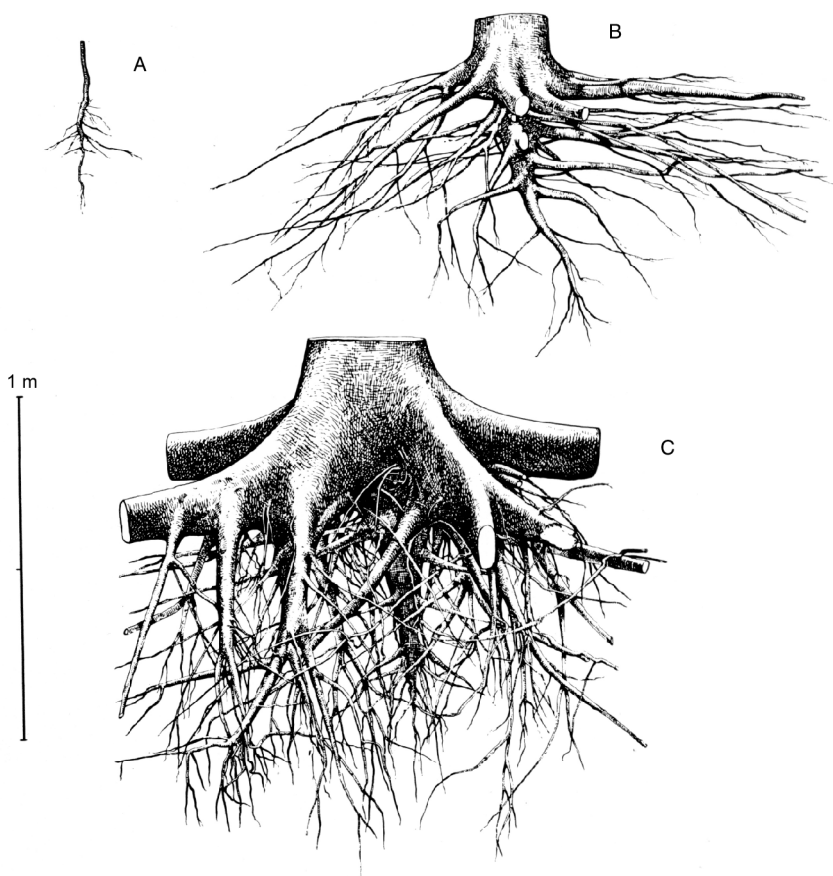
(taproot), sercowaty, czyli ukośny (heartroot), i poziomy lub płaski z licznymi korzeniami wgłębnymi (sinkerroot) (TOMANEK 1997). Na różnych etapach rozwoju spotykamy u obu dębów wszystkie trzy typy systemu korzeniowego. W okresie młodocianym zasadniczym elementem systemu korzeniowego jest korzeń palowy, który zwykle już w fazie drągowiny przekształca się w system korzeniowy sercowaty. W starszym wieku system o charakterze sercowatym przeobraża się na wielu siedliskach w system płaski, którego głównym filarem są korzenie wgłębne. Dąb szypułkowy i bezszypułkowy nie wykazują w budowie systemu korzeniowego istotnych różnic i korzenia się raczej ekstensywnie (ryc. 1 i 2).

Na wzrost i rozwój systemu korzeniowego u roślin wpływają zarówno czynniki genetyczne, jak i warunki środowiska. Podczas gdy początkowa faza wzrostu korzenia jest u większości drzew determinowana przede wszystkim przez czynniki genetyczne, to dalszy jego rozwój jest w mniejszym lub większym stopniu zdominowany przez środowisko (BILAN 1971). U obu naszych rodzimych dębów (*Q. robur* i *Q. petraea*) w okresie młodocianym istnieje genetycznie uwarunkowana skłonność do tworzenia korzenia palowego. Korzeń palowy (ryc. 1A i 2A) zakłada się w stadium siewki i jest u dębu silniejszy niż u innych gatunków drzew, w pełni zdrewniały, grubości ołówka. Korzeń ten osiąga w pierwszym roku głębokość średnio 27 cm, a w kolejnych latach wydłuża się jeszcze o 20–30 cm. W pierwszym roku rozwoju korzenia, poza licznymi drobnymi odgałęzieniami, nie tworzą się jeszcze korzenie poziome. HARTIG (1886) wykazał, że siewka dębu w pierwszych latach życia rozwija się silniej w swej części podziemnej niż nadziemnej. W wieku 5 lat korzenie osiągają głębokość średnio 1 m. Strefa intensywnego wzrostu przenosi się wtedy wyraźnie na korzenie poziome, które w czasie, gdy roślina osiąga wiek 10–12 lat, przewyższają już rozmiarami korzeń palowy. Gdy pęd ma grubość 5–8 cm, korzeń palowy wyróżnia się jeszcze wyraźnie, ale zanika już przy grubości pnia wynoszącej 12–15 cm. Ma to miejsce w wieku 30–50 lat. Wówczas „młodociany system palowy” dębu zastępowany jest na ogół przez „system sercowaty” (ryc. 1B i 1C; 2B i 2C). Początkowo korzeń palowy daje się jeszcze wyróżnić; z reguły przybiera on postać stożka (ryc. 2B) z licznymi poziomymi korzeniami bocznymi. Układ korzeni poziomych składa się w tym okresie z daleko sięgających, często deskowato spłaszczonych korzeni głównych (ryc. 1C i 2C) oraz ich bocznych, powrozowatych rozgałęzień. Główne korzenie boczne, co jest charakterystyczne dla dębu, biegną najpierw ukośnie w dół, a potem, na głębokości kilkudziesięciu centymetrów, kierują się poziomo na boki. Od głównych korzeni bocznych odchodzą liczne drobniejsze korzenie niższego rzędu, które biegną prosto w dół. Na najdrobniejszych odgałęzieniach systemu korzeniowego dębu występuje zjawisko heteroryzji, czyli morfologiczno-anatomiczne-



Ryc. 1. Pokrój i rozwój systemu korzeniowego u dębu szypułkowego *Quercus robur*: A – młodycziany korzeń palowy, B – rozwój korzeni poziomych, C – korzeń sercowaty (wg KÖSTLERA i wsp. 1968)

go zróżnicowania na korzenie zgrubiałe oraz korzenie o ograniczonym wzroście. Heteroryzja korzeni drobnych u dębu wiąże się także z ich zróżnicowaniem funkcjonalnym (JENIK 1959). Korzenie zgrubiałe rozwijają się obficie w głębszych, często wilgotniejszych partiach profilu glebowego i charakteryzują się na ogół błękitno-czarnym odcieniem na skutek reakcji tanin korzeniowych z jonami żelaza zawartymi w glebie. Te korzenie wydają się zaadaptowane do intensywnego rozprzestrzeniania się w ryzosferze i znacznego wzrostu na długość. Korzenie o ograniczonym wzroście są na ogół cieńsze i krótsze, występują znacznie obficie i

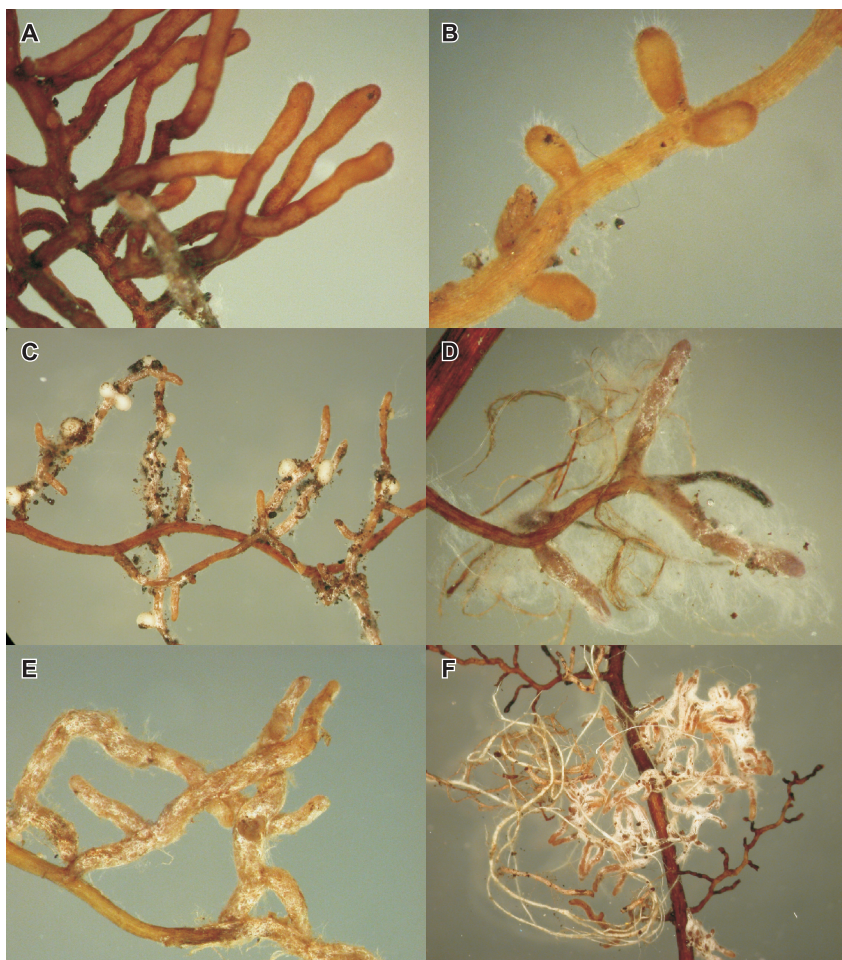


Ryc. 2. Pokrój i rozwój systemu korzeniowego u dębu bezszypułkowego *Quercus petraea*: A – młodociany korzeń palowy, B – rozwój korzeni poziomych, C – korzeń sercowaty (wg KÖSTLERA i wsp. 1968)

na ogół ulegają przekształceniu do mikoryz. Ich funkcją jest przede wszystkim pobieranie z gleby substancji organicznych, mineralnych oraz wody. Korzenie te obumierają po jakimś czasie, a na ich miejscu powstają nowe, które znów ulegają przekształceniu do mikoryz. Mikoryza u dębu rozwija się na najdrobniejszych odgałęzieniach systemu korzeniowego o przekroju poniżej 1 mm, szczególnie często w obrębie górnych, próchnicznych warstw gleby.

#### 4.5.3. STRUKTURA MORFOLOGICZNO-ANATOMICZNA MIKORYZY

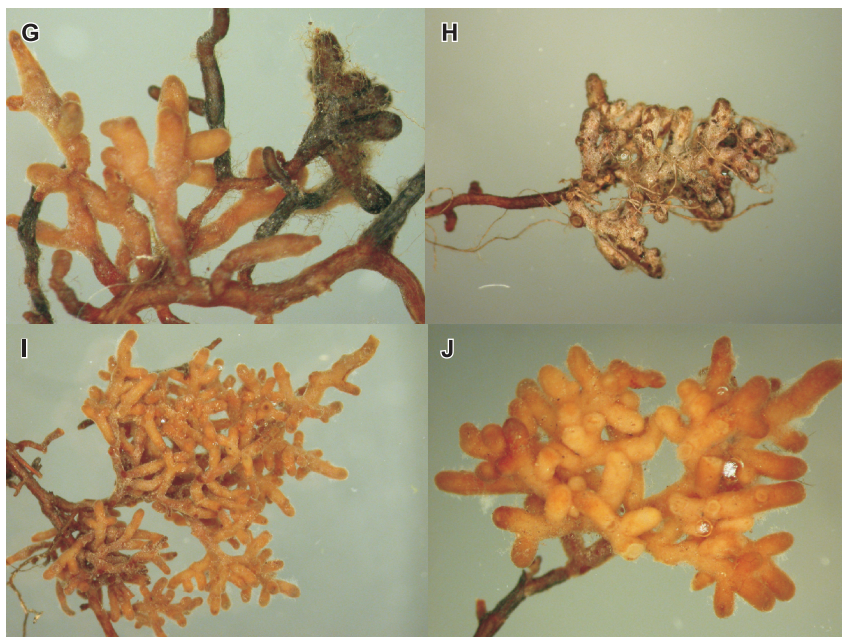
PACHLEWSKI i GĄGALSKA (1953) jako jedni z pierwszych przeprowadzili badania struktury morfologicznej mikoryz na dębach na przykładzie naturalnych zespołów leśnych Białowieży oraz starych zespołów parkowych w Wilanowie.



Ryc. 3. Różne formy morfologiczne (morfotypy) ektomikoryz, występujące na siewkach dębu *Quercus robur* i *Q. petraea* w szkółkach leśnych (fot. M. RUDAWSKA)

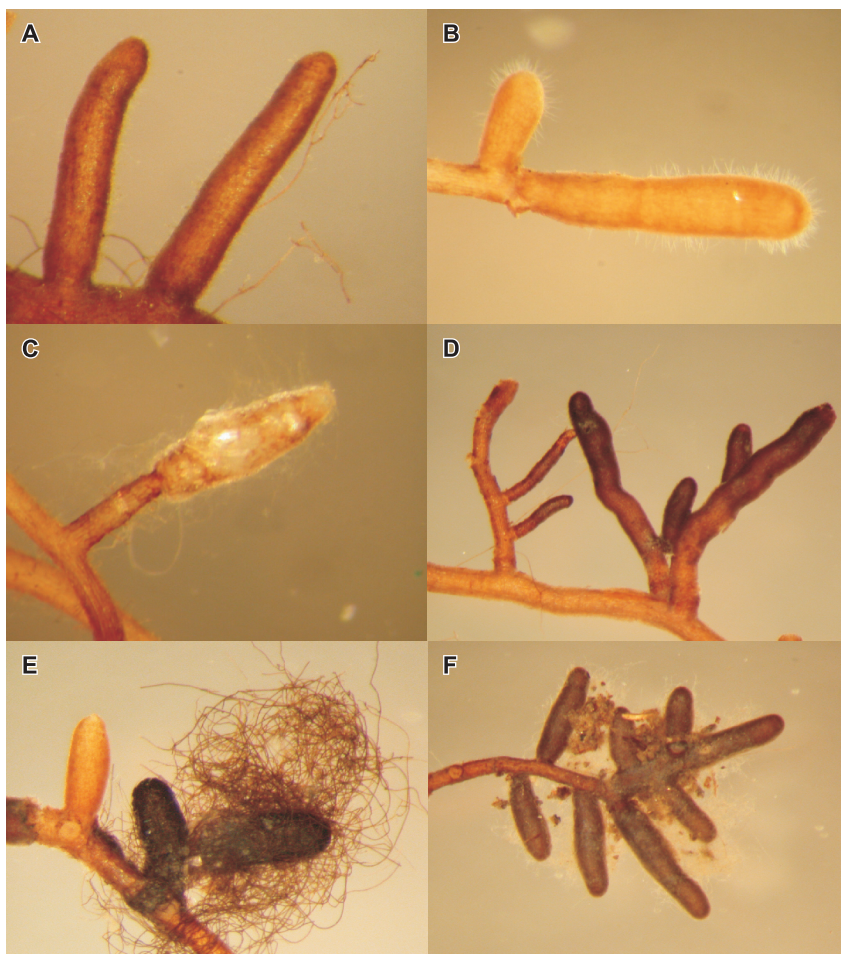
Wykazali oni, że dęby odznaczają się powszechnie występującą ektomikoryzą o zróżnicowanej morfologii i anatomii, z bardzo dobrze wykształconą mufką grzybniową i siecią HARTIGA. Nie obserwowano natomiast tego bogactwa form u dębów polnych, przydrożnych, albo występujących w sztucznych zespołach leśnych lub parkowych. Obserwacje te potwierdziły tezę DOMINIKA (1949–1950), że ektomikoryza u dębu, podobnie jak u innych gatunków, znajduje optymalne warunki dla swojego rozwoju w zespołach zbliżonych do zespołów naturalnych.

Ektomikoryzy dębu tworzone przez różne grzyby różnią się barwą i grubością mufki grzybniowej, charakterem jej powierzchni, która może być gładka lub włnistą, a także występowaniem różnego rodzaju struktur, takich jak włoski, szczecinki i sznury grzybniowe, a w końcu szczegółami budowy pojedynczych strzępek, z których zbudowana jest mufka grzybniowa. Strzępki te przyjmują często różną barwę, od białej do prawie czarnej, mogą wykazywać szczególny sposób rozgałęzienia i uorganizowania w obrębie mufki grzybniowej, a także odznaczać się występowaniem specyficznych szczegółów budowy, takich jak cystydy, sklerocja itp. Wszystkie te szczegóły decydują o wyróżnieniu tak zwanego morfotypu mikoryzowego (ryc. 3 i 4). Pierwsze, jeszcze bardzo niedoskonałe morfotypowanie mikoryz u dębu za-



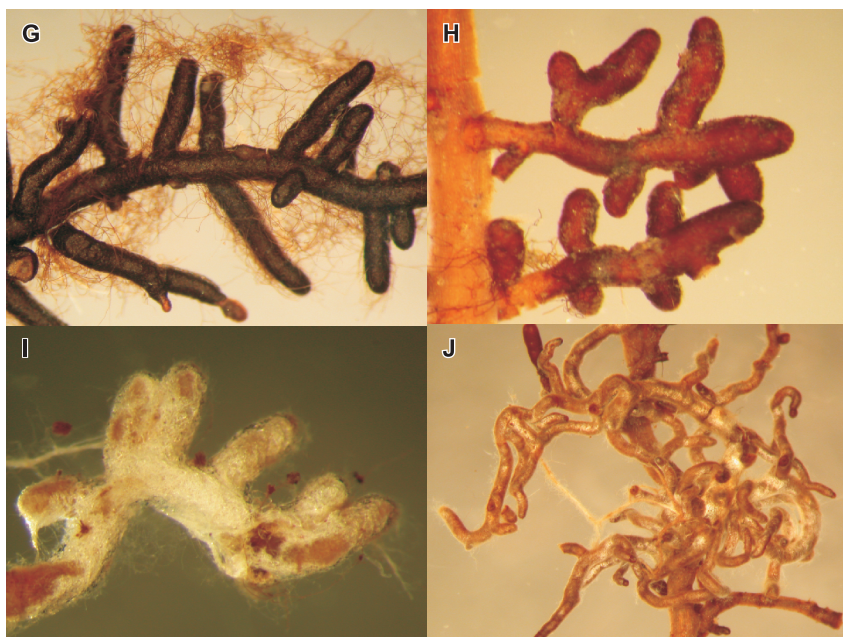
Ryc. 3. cd.





Ryc. 4. Różne formy morfologiczne (morfortypy) ektomikoryz, występujące na dębach *Quercus robur* i *Q. petraea* w dojrzałych drzewostanach (fot. T. LESKI)

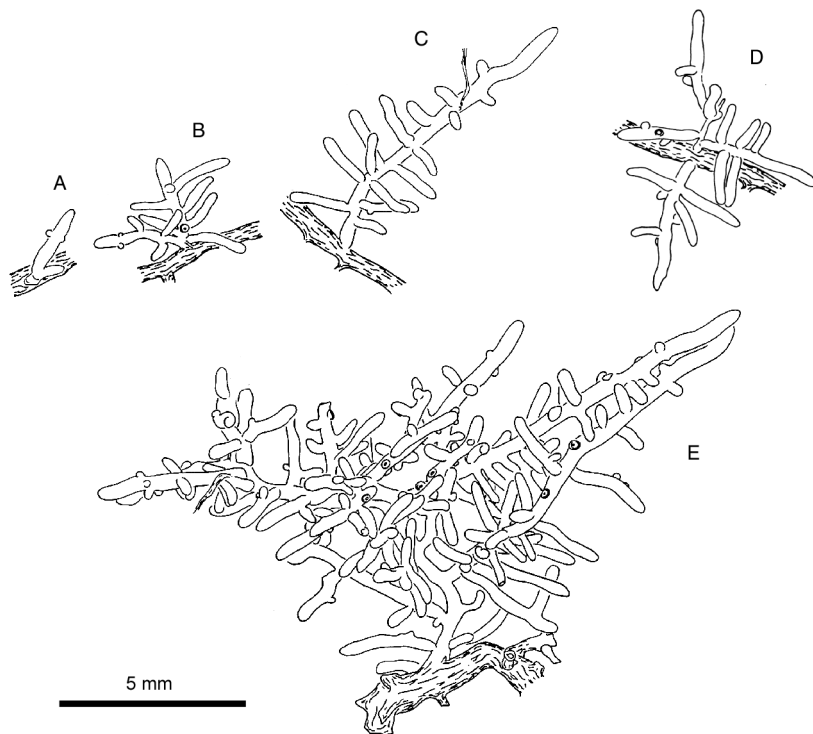
wdzięczamy badaczom rosyjskim (cyt. SEMAKHANOVA 1962). SHCHERBAKOVA (1955) i VLASOV (1956), łącząc cechy barwy mufki i specyfiki rozgałęzienia, zaproponowali sklasyfikowanie mikoryz u dębów w pięć głównych morfortypów: A, B, C, D i E. Przy okazji badań związków mikoryzowych występujących w zespołach leśnych, głównie z udziałem sosny, DOMINIK i WOJCIECHOWSKA (1961) oraz DOMINIK i MADEJ (1963) wskazali na wiele odmiennych morfologicznie typów miko-



Ryc. 4. cd.

ryzowych występujących na siewkach i młodych dębach *Quercus robur*. DOMINIK i WOJCIECHOWSKA (1963) wyróżnili dziesięć różnych typów mikoryzowych u dębów w różnym wieku, występujących w zespołach *Dicrano-Pinetum* i *Periclymeno-Quercetum* na terenie Wielkopolskiego Parku Narodowego. W sposób szczegółowy autorzy opisali dwa typy mikoryzy bardzo często występujące u dębu: mikoryzę nazwaną Ig, z charakterystycznymi szczeciniastymi wyrostkami komórek grzybniowych mufki, tak zwanymi cystydami, które w przypadku mikoryzy Ig były kulisto rozdęte na końcach, oraz czarne mikoryzy, tak zwane Ga i Kb, tworzone przez grzyb *Cenococcum geophilum* (patrz ryc. 5E). Masowe występowanie tych czarnych mikoryz na dębach autorzy tłumaczą wystąpieniem długiego okresu suszy, która zniszczyła lub osłabiła inne grzyby mikoryzowe.

VOIRY (1981), opierając się częściowo na kluczu do oznaczania mikoryz opublikowanym przez DOMINIKA (1961, 1969), wyróżnił na dębach występujących w naturalnych zespołach leśnych z udziałem *Q. robur* i *Q. petraea* w północno-wschodniej Francji 15 różnych morfotypów mikoryzowych. Po raz pierwszy przypisał też niektóre mikoryzy do określonych gatunków grzybów mikoryzowych, zapoczątkowując nowy sposób charakteryzowania mikoryz, rozwinięty



Ryc. 5. Kolejne stadia rozwojowe mikoryzy dębu (*Q. robur*) z grzybem *Lactarius chrysorrheus* (mleczaj żółty): od formy pojedynczej (A) do monopodialnie pierzasto (B, C D) i piramidalnie rozgałęzionej (E) (wg PALFNERA 1994)

w następnym latach przez AGERERA (1987–2002). VOIRY (1981) podał szczegółowy opis anatomiczny mikoryz tworzonych przez dęby z grzybami mikoryzowymi *Hebeloma crustuliniforme* (włośnianka rosista), *Cortinarius alboviolaceus* (zasłonak liliowy), *Scleroderma aurantium* (*S. vulgare*, *S. citrinum*, tęgoskór pospolity), *Xerocomus badius* (podgrzybek brunatny) i *Cenococcum geophilum* (czarniak pospolity). Autor uważa, że u dębów do najbardziej rozpowszechnionych należą białe mikoryzy *H. crustuliniforme* (ryc. 3C i D) i czarne *C. geophilum* (ryc. 4E) oraz żółte mikoryzy *Lactarius subdulcis* (mleczaj podrydyk). Te trzy gatunki grzybów tworzą podobne pod względem morfologiczno-anatomicznym mikoryzy także z bukiem *Fagus sylvatica*. W następnych latach mikoryzy dębu *Q. robur* i *Q. petraea* z różnymi grzybami opisało wielu autorów. Najnowsze wydanie

„Klucza do oznaczania mikoryz u dębu” (Key for Ectomycorrhizae on *Quercus*, AGERER 2002) uwzględnia mikoryzy tworzone przez *Q. robur* z grzybami: *Ramaria subbotrytis* (gałęziak groniasty) (AGERER 1996), *Russula virescens* (gołąbek zielonawy) (BEENKEN 2001a) i *R. vesca* (gołąbek jadalny) (BEENKEN 2001a), *Lactarius chrysorrheus* (mleczaj złocisty) i *L. seriffuus* (PALFNER i AGERER 1996a), *Cenococcum geophilum* (PALFNER 1994), *Xerocomus subtomentosus* (podgrzybek zajączek) i *X. armeniacus* (PALFNER i AGERER, 1995), *Lyophyllum decastes* (podblaszek gromadny) (AGERER i BEENKEN 1998), *Laccaria amethystina* (lakówka ametystowa) (PALFNER 1994) i *Russula ochroleuca* (gołąbek ochrowożółty) (PILLUKAT i AGERER 1992).

W kilku mikoryzach dębu *Q. robur*, które w Atlasie Agerera (1987–2002) posiadają bardzo szczegółowy opis anatomiczny, symbiont grzybowy nie został jak dotąd zidentyfikowany, dlatego mikoryzy te figurują pod nazwami wskazującymi gospodarza (*Quercirhiza*) oraz najbardziej charakterystyczną cechę danej mikoryzy. Do niezidentyfikowanych należą między innymi mikoryzy określone jako *Quercirhiza squamosa* (PALFNER i AGERER 1996b) i *Q. alboviolacea* (JAKUCS 2001). Na obu rodzimych dębach występuje oczywiście znacznie więcej różnych morfotypów mikoryzowych niż opisali wcześniej badacze lub scharakteryzowano szczegółowo w Atlasie AGERERA. Świadczy o tym choćby lista gatunków grzybów mikoryzowych, które na podstawie obserwacji występowania owocników oraz badań mikoryz, różni autorzy podają jako związane z *Q. robur* i *Q. petraea* (tab. 1 i 2). Mikosocjologiczne obserwacje na dwóch stanowiskach dębu w północno-wschodniej Austrii oraz w okolicach Wiednia wykazały, że przynajmniej 74 gatunki wielkoowocnikowych grzybów, potencjalnych symbiontów, towarzyszą dębowi w tych regionach, a liczba wyróżnionych morfotypów mikoryzowych na dwóch stanowiskach różniących się wiekiem i siedliskiem wynosiła odpowiednio 46 i 38 (KOVACS i in. 2000). CAUSIN i wsp. (1996) wyróżnili 43 morfotypy mikoryzowe u 50–55-letnich dębów (*Q. robur*) w północno-wschodnich Włoszech. W Belgii na jednym tylko stanowisku odnotowano u dębu jednoczesne występowanie 31 morfotypów mikoryzowych (VAN DRICHE i PIERART 1995).

Pod względem morfologicznym mikoryzy dębu nie są tak zróżnicowane, jak u roślin iglastych, w szczególności u sosny (RUDAWSKA 2000). Bardzo często mają one formę mikoryz prostych (ryc. 3A, B, C, D; ryc. 4A, B, C, E, G), chociaż w warunkach pełnego rozwoju oraz w zależności od grzyba tworzącego daną mikoryzę mogą być rozgałęzione nieregularnie (ryc. 3E, F, G), monopodialnie (ryc. 4D, H, I), pierzasto (ryc. 4F), piramidalnie (ryc. 3H), a niekiedy są nawet zebrane w grona (ryc. 3I, J). Mikoryzy tworzone przez niektóre grzyby, zanim osiągną swoją osta-

Tabela 1.

Symbionty mikoryzowe *Quercus robur*

Rodzaj	Gatunek
<i>Amanita</i> (muchomor)	<i>caesaria</i> <sup>1</sup> , <i>citrina</i> <sup>1</sup> , <i>pantherina</i> <sup>1</sup> , <i>phalloides</i> <sup>1,22</sup> , <i>rubescens</i> <sup>1,22</sup> , <i>strobiliformis</i> <sup>1</sup> , <i>vaginata</i> <sup>1</sup>
<i>Boletus</i> (borowik)	<i>edulis</i> <sup>1,2</sup>
<i>Cantharellus</i> (pieprznik)	<i>cibarius</i> <sup>1</sup>
<i>Cenococcum</i> (czarniak)	<i>geophilum</i> <sup>1,17,21</sup>
<i>Cortinarius</i> (zasłonak)	<i>alboviolaceus</i> <sup>17</sup> , <i>sericeus</i> <sup>1</sup>
<i>Entoloma</i> (wierzuszka)	<i>erophilum</i> , <i>sericeum</i>
<i>Hebeloma</i> (włośnianka)	<i>crustuliniforme</i> <sup>17,22</sup> , <i>mesopheum</i> <sup>22</sup> , <i>sacchariolens</i> <sup>22</sup>
<i>Hygrophorus</i> (wodniczka)	<i>penarius</i> <sup>1</sup>
<i>Inocybe</i> (strzępiak)	<i>boltoni varionipes</i> <sup>5</sup> , <i>decipiendoides</i> <sup>22</sup> , <i>lacera</i> <sup>22</sup> , <i>maculata</i> <sup>22</sup> , <i>rimosa</i> <sup>1</sup> , <i>umbrina</i> <sup>22</sup>
<i>Laccaria</i> (lakówka)	<i>amethystina</i> <sup>1,21,22</sup> , <i>laccata</i> <sup>22</sup>
<i>Lactarius</i> (mleczaj)	<i>chrysorrheus</i> <sup>10</sup> , <i>insulsus</i> <sup>1</sup> , <i>piperatus</i> <sup>1</sup> , <i>quietus</i> <sup>1</sup> , <i>serifluus</i> <sup>10</sup> , <i>subdulcis</i> <sup>1</sup> , <i>volemus</i> <sup>1</sup>
<i>Leccinum</i> (koźlarz)	<i>scabrum</i> <sup>1</sup>
<i>Lyophyllum</i> (podblaszek)	<i>decastes</i>
<i>Mycelium</i>	<i>radicis atrovirens</i> <sup>6,22</sup>
<i>Paxillus</i> (krowiak)	<i>involutus</i> <sup>22</sup> ,
<i>Ramaria</i> (gałęziak)	<i>subbotrytis</i> <sup>14</sup>
<i>Rhodophyllum</i>	<i>prunuloides</i> <sup>1</sup>
<i>Russula</i> (gołąbek)	<i>cyanoxantha</i> <sup>1</sup> , <i>fellea</i> <sup>1</sup> , <i>fragilis</i> <sup>22</sup> , <i>ochroleuca</i> <sup>15</sup> , <i>palludosa</i> <sup>1</sup> , <i>vesca</i> <sup>19</sup> , <i>virescens</i> <sup>18</sup>
<i>Scleroderma</i> (tęgoskór)	<i>aurantium</i> <sup>1,17</sup> , <i>areolatum</i> <sup>22</sup>
<i>Sphaerospora</i>	<i>brunnea</i> <sup>16</sup>
<i>Tuber</i> (trufła)	<i>albidum</i> <sup>22</sup> , <i>aestivum</i> <sup>7,8</sup> , <i>borchii</i> <sup>7</sup> , <i>macrosporium</i> <sup>13</sup> , <i>magnatum</i> <sup>1,7</sup> , <i>melanosporium</i> <sup>7</sup> , <i>mesentericum</i> <sup>7</sup>
<i>Thelephora</i> (chropiatka)	<i>terrestris</i> <sup>22</sup>
<i>Tylopilus</i> (goryczak)	<i>felleus</i> <sup>1</sup>
<i>Xerocomus</i> (podgrzybek)	<i>armeniacus</i> <sup>9</sup> , <i>badius</i> <sup>1,17</sup> , <i>subtomentosus</i> <sup>9</sup>

Odnośniki liczbowe do literatury jak w tabeli 2.

Tabela 2.

Symbionty mikoryzowe *Quercus petraea*

Rodzaj	Gatunek
<i>Amanita</i> (muchomor)	<i>caesaria</i> <sup>1</sup> , <i>phalloides</i> <sup>22</sup> , <i>rubescens</i> <sup>22</sup>
<i>Byssocorticium</i>	<i>atrovirens</i> <sup>2</sup>
<i>Cenococcum</i>	<i>geophilum</i> <sup>1,3,17,22</sup>
<i>Cortinarius</i> (zasłonak)	<i>alboviolaceus</i> <sup>17</sup> , <i>moenne-loccozii</i> <sup>12</sup> , <i>multiformis</i> <sup>2</sup>
<i>Genea</i>	<i>klotzschii</i> <sup>3</sup>
<i>Hebeloma</i> (włośnianka)	<i>crustuliniforme</i> <sup>17</sup> , <i>mesopheum</i> <sup>22</sup>
<i>Hymenogaster</i>	<i>tener</i> <sup>3</sup>
<i>Hysterangium</i> (korzeniak)	<i>clathroides</i> <sup>3</sup> ,
<i>Inocybe</i> (strzępiak)	<i>decipiendoides</i> <sup>22</sup> , <i>lacera</i> <sup>22</sup> , <i>maculata</i> <sup>22</sup> , <i>umbrina</i> <sup>22</sup>
<i>Laccaria</i> (lakówka)	<i>amethystina</i> <sup>22</sup> , <i>laccata</i> <sup>22</sup> , <i>proxima</i> <sup>22</sup> , <i>tortilis</i> <sup>22</sup>
<i>Lactarius</i> (mleczaj)	<i>chrysorrheus</i> <sup>2,10</sup> , <i>piperatus</i> <sup>2</sup> , <i>serifluus</i> <sup>12</sup>
<i>Mycelium</i>	<i>radicis atrovirens</i> <sup>22</sup>
<i>Paxillus</i> (krowiak)	<i>involutus</i> <sup>22</sup>
<i>Russula</i> (gołąbek)	<i>fragilis</i> <sup>22</sup>
<i>Scleroderma</i> (tęgoskór)	<i>aurantium</i> <sup>17</sup> , <i>areolatum</i> <sup>22</sup>
<i>Sphaerospora</i>	<i>brunnea</i> <sup>16</sup>
<i>Tricholoma</i> (gąska)	<i>albobrunneum</i> <sup>2</sup>
<i>Tuber</i> (trufła)	<i>albidum</i> <sup>22</sup> , <i>aestivum</i> <sup>7,12</sup> , <i>borchii</i> <sup>7</sup> , <i>magnatum</i> <sup>1,7</sup> , <i>melanosporum</i> <sup>7</sup> , <i>mesentericum</i> <sup>7</sup>
<i>Xerocomus</i> (podgrzybek)	<i>badius</i> <sup>17</sup>

<sup>1</sup>TRAPPE J. 1962; <sup>2</sup>LUPPI A.M., GAUTERO C. 1967; <sup>3</sup>FONTANA A., CENTRELLA E. 1967; <sup>4</sup>ZEROWA M. J., ROZENKO G. L. 1966; <sup>5</sup>ZEROWA M. J. 1966; <sup>6</sup>MAŃKA K. 1960; <sup>7</sup>BENCIVENGA M. 1999; <sup>8</sup>WEDEN i DANELL, 1998; <sup>9</sup>PALFNER G., AGERER R. 1995; <sup>10</sup>PALFNER G., AGERER R. 1996a; <sup>11</sup>GREGORI G., TOCCI A., BONI C., PUXEDDU M. 1995; <sup>12</sup>FRELECHOUX F. 1995; <sup>13</sup>GIOVANNETTI G.; FONTANA A. 1980; <sup>14</sup>AGERER R. 1996; <sup>15</sup>PILLUKAT A., AGERER R. 1992; <sup>16</sup>MEOTTO F., CARRATURO P. 1987–1988; <sup>17</sup>VOIRY H. 1981; <sup>18</sup>BEENKEN 2001a; <sup>19</sup>BEENKEN 2001b; <sup>20</sup>AGERER R., BEENKEN L. 1998; <sup>21</sup>PALFNER 1994; <sup>22</sup>GARBAYE i wsp. 1986

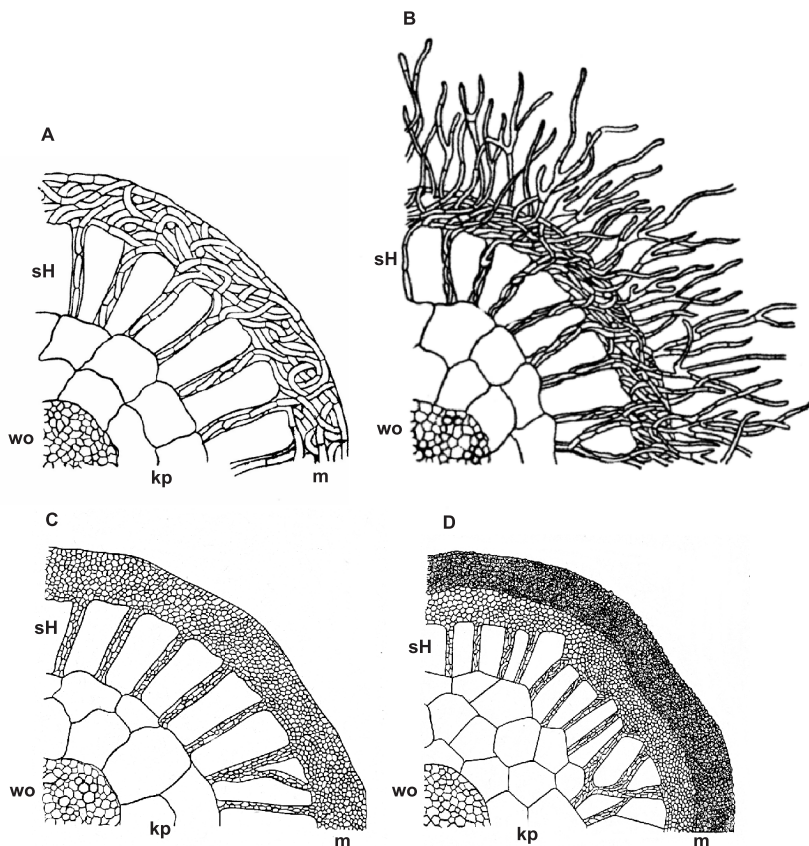
teczną złożoną formę morfologiczną, przechodzą często przez kolejne stadia rozwojowe. Stadia rozwoju mikoryzy u dębu od formy pojedynczej do groniastej na przykładzie grzyba *Lactarius chrysorrheus* (mleczaj złocisty) przedstawia rycina 5.

Podobnie jak w przypadku struktury morfologicznej mikoryz u dębu, jedne z pierwszych obserwacji dotyczących jej budowy anatomicznej zawdzięczamy także badaczom polskim (PACHLEWSKI i GAŁAŁSKA 1953; DOMINIK i WOJCIECHOWSKA 1961, 1963). Wykazali oni, że nasze krajowe dęby tworzą ektomikoryzę, czyli mikoryzę zewnętrzną. Podstawowymi elementami strukturalnymi mikoryzy tego typu są mufka grzybniowa oraz sieć HARTIGA. Mufka grzybniowa w ektomikoryzie dębu otacza zakończenia prawie wszystkich korzeni drobnych, które u tego gatunku są bardzo cienkie i delikatne i mają średnicę 0,5 mm. Grubość mufki grzybniowej waha się przeważnie w granicach od 10 do 60 mm. Strzępki grzybni mikoryzowej wnikają także pomiędzy komórki ryzodermy i kory pierwotnej korzenia, tworząc sieć HARTIGA, najważniejszy rys ektomikoryzy, będący podstawowym miejscem kontaktu pomiędzy grzybem i rośliną.

Na poziomie sieci HARTIGA odbywa się wymiana metabolitów obu symbiontów: roślina dostarcza grzybowi prostych węglowodanów, a grzyb zaopatruje roślinę w wodę i sole mineralne. U dębu sieć HARTIGA rzadko przenika przestrzenie międzykomórkowe całej kory pierwotnej, jak to ma miejsce u sosny i świerka, i z reguły ograniczona jest tylko do komórek ryzodermy, a niekiedy nawet tylko do ich zewnętrznych i stycznych ścian. Taki jednowarstwowy charakter sieci HARTIGA mają mikoryzy dębu utworzone z kilku najbardziej popularnymi symbiontami grzybowymi, takimi jak *Laccaria laccata* (lakówka pospolita), *Hebeloma crustuliniforme* (włośnianka rosista) czy *Paxillus involutus* (krowiak podwinięty) (LEI i DEXHEIMER 1987). Podobny charakter sieci HARTIGA, z promienistym wyciągnięciem komórek ryzodermy, spotykamy także w mikoryzie buka. LOBANOV (1971) uważa, że taki kształt sieci HARTIGA jest u dębu spotykany najczęściej. Jednocześnie podkreśla, że w pewnych warunkach u dębu może rozwinąć się także wielowarstwowa sieć HARTIGA, sięgająca aż do endodermy. Schematy poprzecznych przekrojów przez mikoryzy dębu o gładkiej oraz wełnistej strukturze mufki z charakterystycznymi wydłużonymi komórkami ryzodermy przedstawiono na rycinie 6.

Szczegółowy obraz mikroskopowy mikoryzy dębu *Q. robur*, zarówno z mikroskopu świetlnego, jak i elektronowego, zawdzięczamy pracy EDWARDS'A i GESSNER'A (1984). Nie odbiega on zasadniczo od schematu opisanego wcześniej dla buka, sosny, grabu czy świerka (RUDAWSKA 1990, 1993a,b, 1998). Mufka zbudowana jest ze strzępek mniej (plektenchyma) lub bardziej ściśle ze sobą powiązanych (psudoparenchyma) (ryc. 6 i 7).

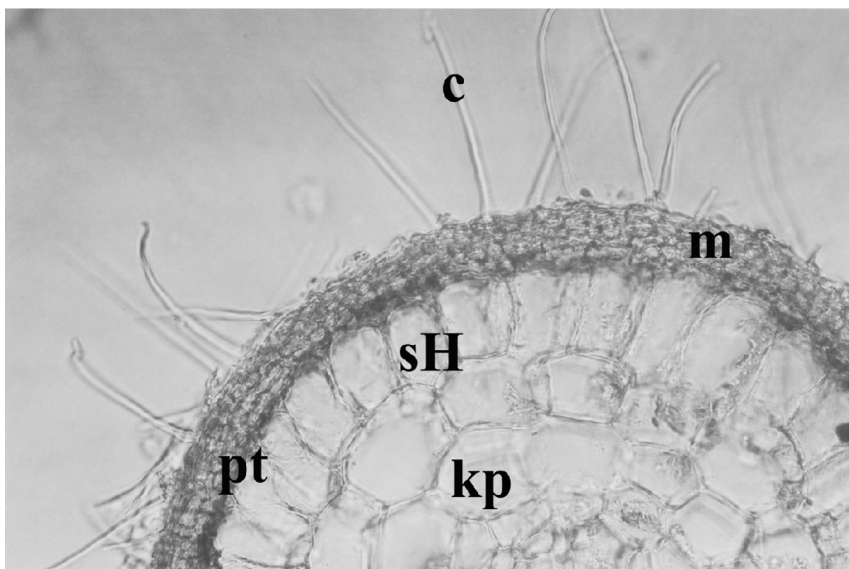
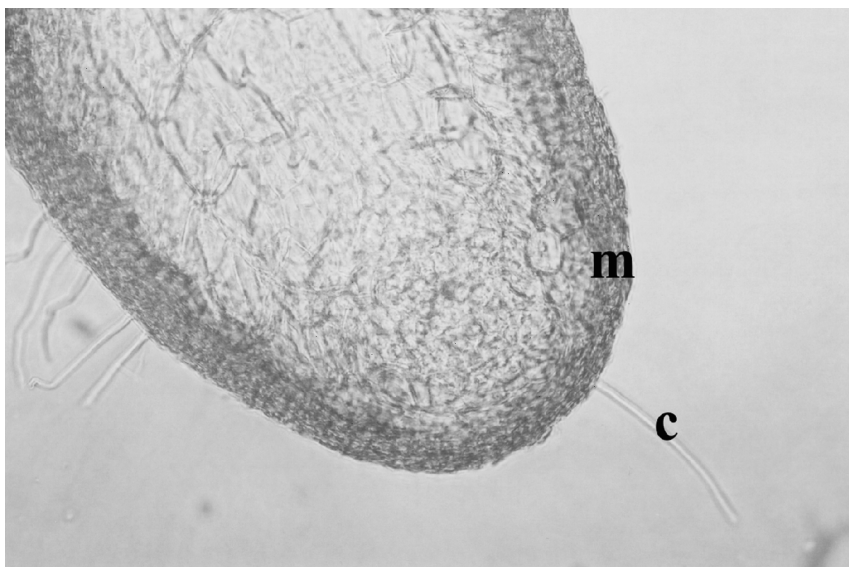
W mikoryzie dębu, na powierzchni mufki lub sznurów grzybniowych, występują bardzo często tak zwane cystydy, czyli terminalne komórki ze zgrubiałymi ścianami o różnych kształtach, niekiedy z kulistym zakończeniem na szczycie. Cy-



Ryc. 6. Schematy poprzecznych przekrojów ektomikoryz dębu: A, C, D – powierzchnia mufki gładka; B – powierzchnia mufki luźna, wełnista (wg LOBANOVA 1971), m – mufka grzybniowa o charakterze plektenchymatycznym (A i B) i pseudoparenchymatycznym (B i C); sH – sieć HARTIGA pomiędzy pierwszą warstwą komórek ryzodermy czyli skórki korzeniowej; kp – komórki kory pierwotnej korzenia; wo – walec osiowy

stydki zwykle promieniście rozchodzą się od powierzchni mufki (ryc. 7A i B). Komórki zewnętrznej warstwy mufki grzybniowej wypełnione są cytoplazmą oraz zawierają liczne organelle komórkowe (jądro, mitochondria, rybosomy), co wskazuje na ich wysoką aktywność metaboliczną. W wewnętrznej warstwie mufki grzybniowej, poza pojedynczymi ziarnistościami, komórki pozbawione są na ogół treści komórkowej, co wskazywałoby przede wszystkim na przewodzącą funkcję tych komórek.





Ryc. 7. Przekrój podłużny (A) i poprzeczny (B) przez ektomikoryzę dębu bezszypułkowego: c – cystydy; m – mufka grzybniowa; sH – sieć HARTIGA; pt – pierścień taninowy; kp – kora pierwotna (pow. 400 ×)

Strzępki, z których zbudowana jest mufka grzybniowa, powiązane są śluzowatą substancją będącą wytworem grzybni. W miejscu kontaktu wewnętrznej warstwy mufki grzybniowej z pierwszą warstwą komórek kory pierwotnej korzenia występuje u dębu bardzo wyraźny „pierścień taninowy” (ryc. 7B), wypełniony substancjami fenolowymi (taninami). Jest on reakcją komórek gospodarza na kolonizację przestworów komórkowych kory pierwotnej przez strzępki grzybni. Komórki grzybni w rejonie sieci HARTIGA rozgałęziają się nieregularnie i są ze sobą bardzo ściśle połączone ledwie dostrzegalną śluzowatą substancją, będącą wytworem tych komórek. Ich wnętrze wypełnione jest cytoplazmą i w dojrzałych mikoryzach zawiera liczne drobiny tłuszczowe. Ściany komórek grzybniowych budujących mufkę i sieć HARTIGA mają grubość 0,04  $\mu\text{m}$  i są dużo cieńsze od zgrubiałych ścian otaczających cystydy.

Podobnie jak u innych gatunków drzew, mikoryzom dębu towarzyszą także specyficzne bakterie, które wspomagają na ogół proces rozwoju symbiozy mikoryzowej. EGOROVA i STEPANOVA (1976) wykazały, że jakościowa i ilościowa struktura mikoryzosfery dębu *Quercus robur* była bogatsza i bardziej zróżnicowana niż rejon poza ryzosferą, co wiąże się zapewne z pozytywnym wpływem grzybni mikoryzowej na strukturę bakterii.

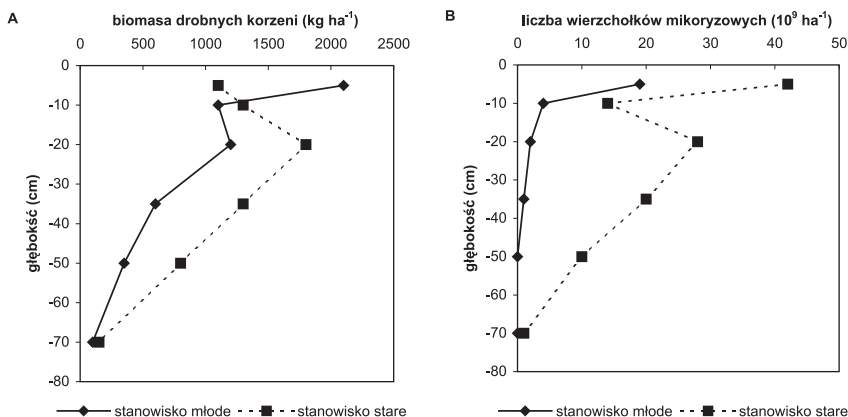
Kontrowersyjnym zagadnieniem pozostaje kwestia tworzenia przez dęby związków o charakterze ektendo- i endomikoryzowym. MEJSTRİK (1974) wspomina, że u dębu *Q. rubra* obecne były wszystkie trzy typy mikoryzy (ekto-, ektendo- i endomikoryza). WATSON i wsp. (1990) uważa, że mikoryza arbuskularna (endomikoryza) występuje powszechnie w obrębie rodzaju *Quercus* z sekcji *Lobatae*, (klasyfikacja wg NIXONA 1993), natomiast rodzaj *Quercus* z sekcji *Quercus* (do której należą oba polskie gatunki dębu *Q. robur* i *Q. petraea*) odznacza się tylko związkami o charakterze ektomikoryz. Pogląd o wyłączności ektomikoryz u *Q. robur* wyrażają także HARLEY i HARLEY (1987) NEWTON (1991) oraz NEWTON i PIGOTT (1991a, b). U dobrze zaaklimatyzowanego w Polsce gatunku *Q. robur* obecne są zarówno ektomikoryzy, jak i mikoryza arbuskularna (DICKIE i in. 2001).

#### 4.5.4. WYSTĘPOWANIE MIKORYZY W PROFILU GLEBOWYM

Mikoryzy nie są rozmieszczone w profilu glebowym w sposób równomierny. W górnych, próchnicznych warstwach gleby znacznie więcej wierzchołków korzeni ulega przekształceniu do mikoryz niż w głębszych warstwach gleby. Wiąże się to oczywiście ze znacznie korzystniejszymi warunkami rozwoju, jakie grzybni mikoryzowa i korzenie drobne napotyka w próchnicy niż w głębiej położonej glebie mineralnej. Najważniejszymi przyczynami zaniku mikoryz wraz ze wzro-

stem głębokości gleby są: zmniejszająca się zawartość tlenu, wzrost stężenia dwutlenku węgla, zmiany chemizmu gleby oraz składu mikroorganizmów glebowych (MEYER 1973).

Pośród wszystkich badanych drzew leśnych, mikoryzy u dębu stwierdzono najgłębiej, bo aż na głębokości 3 m (LOBANOV 1971). Występowanie mikoryz na tak znacznych głębokościach jest raczej wyjątkiem i było zapewne ograniczone do czarnych mikoryz *Cenococcum geophilum* (czarniak pospolity) (ryc. 4E), które jako jedyne są w stanie pokonać panujące tam ekstremalne warunki (HAUG i in. 1986). Ponieważ formowanie się mikoryz u dębu odbywa się tylko na korzeniach drobnych (o średnicy mniejszej niż 1 mm), stąd występowanie mikoryz ograniczone może być tylko do takiej głębokości profilu glebowego, do której sięga ta frakcja korzeni. Jak pokazują badania BAKKERA (1998), występowanie korzeni drobnych u dębu ograniczone jest przede wszystkim do górnych 70 cm profilu glebowego. Dotyczy to zarówno młodych (18 lat), jak i starszych (45 lat) drzewostanów *Quercus robur* (ryc. 8A). Występowanie mikoryz jest ściśle skorelowane z biomasą korzeni drobnych. Najwięcej wierzchołków mikoryzowych znajduje się w warstwie 0–10 cm i wynosi od  $20 \times 10^9 \text{ ha}^{-1}$  w młodych drzewostanach do  $40 \times 10^9 \text{ ha}^{-1}$  w drzewostanach starszych (ryc. 8B). Szczegółowe badania nad występowaniem mikoryzy dębu w profilu glebowym, uwzględniające udział różnych morfotypów, prowadził EGLI (1981) na 30-, 60- i 100-letnich dębach *Q. robur* w Szwajcarii. Autor wyróżnił jedynie 8 różnych typów mikoryzowych, co wskazuje na znaczne niedoszacowanie struktury mikoryz w badanych drzewostanach i na



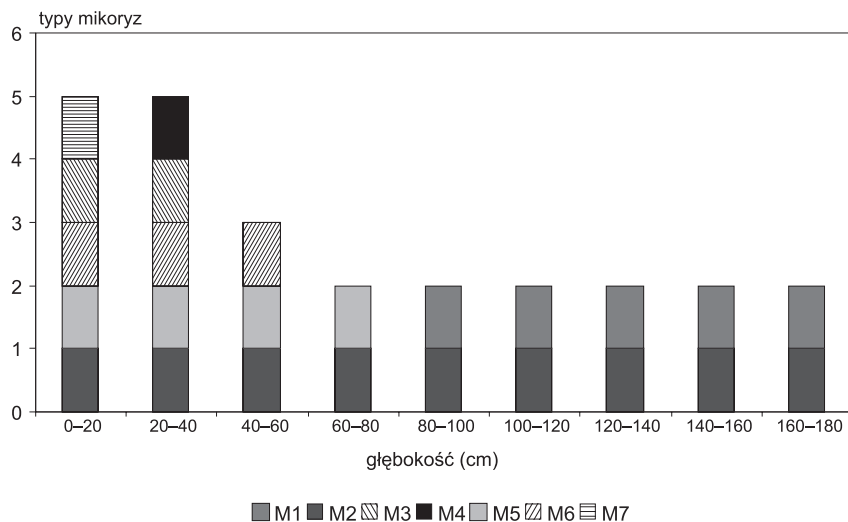
Ryc. 8. Biomasa korzeni drobnych (A) oraz liczba wierzchołków mikoryzowych (B) w młodych (18 lat) i starszych (45 lat) drzewostanach dębu szypułkowego (*Q. robur*) na różnych głębokościach profilu glebowego (wg BAKKERA 1998)

suwa przypuszczenie, że w obrębie poszczególnych typów obecnych było wiele morfotypów mikoryzowych, reprezentowanych przez różne gatunki grzybów. Mikoryzy obecne były aż do 180 cm głębokości profilu glebowego, a poszczególne typy były związane z określonymi, pionowymi strefami profilu glebowego (ryc. 9). Tylko jeden z morfotypów mikoryzowych obecny był w całym pionowym zasięgu korzeni. Pozostałych 5 morfotypów związanych było z górną częścią profilu glebowego i docierało jedynie do 40 cm głębokości. Poniżej 40 cm obecne były tylko 2 morfotypy mikoryzowe, przy czym na 80 cm pojawiał się morfotyp nieobecny w górnych partiach gleby. Autor pracy dodaje interesującą uwagę na temat długości funkcjonowania pojedynczych mikoryz i uważa, że mikoryzy u badanych przez niego dębów są krótkowieczne to znaczy, że mufka jest sprawna sorpcyjnie tylko przez jeden rok od momentu wykształcenia (EGLI 1981).

#### 4.5.5. GRZYBY TWORZĄCE MIKORYZĘ Z *QUERCUS ROBUR* I *QUERCUS PETRAEA*

Dęby szypułkowy i bezszypułkowy tworzą wyłącznie związki ektomikoryzowe o charakterze obligatoryjnym z grzybami wyższymi z grupy *Basidio-* i *Ascomycotina*. Dokładna lista symbiontów mikoryzowych naszych dębów nie jest znana. TRAPPE (1962) podaje aż 124 gatunki grzybów, które mogą być powiązane z rodzajem *Quercus*. W tabelach 1 i 2 podano tylko te gatunki grzybów, które na podstawie obserwacji występowania owocników oraz badań mikoryz można z dużym prawdopodobieństwem zaliczyć do symbiontów *Q. robur* i *Q. petraea*. Lista ta jest zapewne znacznie bogatsza i w najbliższym czasie, w związku z rozwojem nowoczesnych metod molekularnych, może zostać istotnie zweryfikowana i poszerzona.

Mikosocjologiczne obserwacje na dwóch stanowiskach dębu w północno-wschodniej Austrii oraz w okolicach Wiednia wykazały, że przynajmniej 74 gatunki wielkoowocnikowych grzybów, potencjalnych symbiontów, towarzyszą dojrzałym drzewostanom dębowym (KOVACS i in. 2000). GARBAYE i wsp. (1986) podają, że we Francji, w czystych dąbrowach Lotaryngii, występuje na korzeniach ogromna różnorodność morfotypów mikoryzowych, objawiająca się masowym występowaniem owocników przynajmniej 50 gatunków grzybów nadziemnych (epigeicznych). W tej liczbie nie ma częstych u dębu symbiontów mikoryzowych, tworzących owocniki podziemne (hypogeiczne) (*Tuber*-trufla, *Elaphomyces*-jelelniak), które są trudne do obserwacji, lecz prawdopodobnie bardzo liczne (FROIDEVAUX 1977). W zbiorowiskach leśnych *Potentillo albae-Quercetum* z Gór Świętokrzyskich ŁUSZCZYŃSKI (1998) odnotował 58 gatunków grzybów mikoryzowych.



Ryc. 9. Występowanie poszczególnych morfotypów mikoryzowych w dojrzałych drzewostanach dębowych *Q. robur* na różnych głębokościach profilu glebowego (wg EGLI 1981)

Wśród symbiontów mikoryzowych dębów są zarówno gatunki uniwersalne, takie jak na przykład *Laccaria laccata* (lakówka pospolita), *L. amethystina* (lakówka ametystowa), *Paxillus involutus* (krowiak podwinięty) czy *Cenococcum geophilum* (czarniak pospolity), tworzące mikoryzy także z wieloma innymi gatunkami drzew iglastych i liściastych, jak również gatunki o dość wysokim stopniu specyficzności w stosunku do rodzaju *Quercus*. Grzyby *Lactarius chrysorrheus* (mleczaj złocisty), *L. seriffuus* i w mniejszym stopniu *Xerocomus armeniacus* (podgrzybek brzoskwinowy) należą do gatunków specyficznych, tworzących mikoryzy niemal wyłącznie z dębem (PALFNER i AGERER 1995).

Podobnie jak u innych drzew, także u dębu występuje charakterystyczna sukcesja symbiontów mikoryzowych, czyli następstwo różnych gatunków grzybów, związane przede wszystkim ze stadium rozwojowym drzewa. Już na najwcześniejszych etapach rozwoju siewki, zarówno w szkółce, jak i w odnowieniu naturalnym, towarzyszą dębom symbionty mikoryzowe. Trzy tygodnie po wysadzeniu skielkowanych roślin, jeszcze przed pełnym wykształceniem liści, siewki dębu *Q. robur* były już zmikoryzowane niemal w 30%, a po 16tygodniach osiągnęły stopień zmikoryzowania wynoszący około 70% (NEWTON i PIGOTT 1991a). Większość morfotypów mikoryzowych pojawia się na młodych siewkach dębu stopniowo i w niewielkim procencie (%), podczas gdy kilka grzybów zwiększa swoją frekwencję bardzo gwałtownie i dominuje na systemie korzeniowym. Na młodych

siewkach dębu mikoryzę może tworzyć 5–8 różnych gatunków grzybów. Najobficiej występują żółte mikoryzy *Scleroderma citrinum* (ok. 57%) oraz beżowo-brązowe mikoryzy grzyba *Paxillus involutus* (30%) (ryc. 3H). Regularnie obecne też są czarne mikoryzy *Cenococcum geophilum* (ryc. 4E), które rozwijają się jednak powoli i nigdy nie stanowią więcej niż 10% (NEWTON 1991). Zdominowanie systemu korzeniowego młodych siewek dębu rosnących w warunkach naturalnych przez mikoryzy tworzone przez *S. citrinum* wskazuje na wyraźną preferencję gospodarza (dębu) do tworzenia mikoryz właśnie z tym symbiontem mikoryzowym. Struktura mikoryz na siewkach dębu uzależniona jest w dużym stopniu od warunków glebowych, w których wysiane zostały żołądździe. Nieco inaczej przebiega więc rozwój mikoryz w szkółkach, inaczej w kontenerach wypełnionych glebą leśną, a jeszcze inaczej na naturalnym siedlisku pod okapem drzewostanu. Te ostatnie warunki są oczywiście najbardziej korzystne dla rozwoju mikoryz, bowiem niezniszczona sieć grzybni ekstramatrykalnej rozprzestrzeniająca się od mikoryz utworzonych na dojrzałych drzewach, stanowi najlepsze i najskuteczniejsze źródło inokulum. Pod okapem starych drzew i przy ich „wspomaganiu energetycznym” w formie prostych węglowodanów, siewki dębu są w stanie nawiązać mikoryzę z grzybami późnego stadium rozwojowego (np. *Russula*-gołąbek, *Tricholoma*-gąska, *Boletus*-borowik). Nawiązanie mikoryz z tymi grzybami w innych warunkach, na przykład w szkółce czy na uprawie, napotyka na ogół na barierę o charakterze fizjologicznym, wynikającą między innymi z niedostatecznego zapotrzebowania w cukry proste, niezbędne do rozwoju grzybni mikoryzowej. Mamy wówczas do czynienia z typową sukcesją poszczególnych gatunków (tab. 3).

#### 4.5.6. TRUFLE I INNE GRZYBY PODZIEMNE TOWARZYSZĄCE DĘBOM

Grzyby podziemne, czyli hypogeiczne, obejmują ponad 200 gatunków szeroko rozprzestrzenionych na kuli ziemskiej. Cały ich cykl życiowy, łącznie z powstaniem i rozpadem owocników, przebiega pod powierzchnią gleby. Zasadniczy trzon tej grupy stanowią workowce (*Ascomycotina*). Dęby są partnerami mikoryzowymi niektórych grzybów podziemnych, spośród których do najbardziej znanych należy rodzaj *Tuber*, czyli trufla. Grzyby te ze względu na swoje walory smakowe mają w Europie wyjątkowe znaczenie ekonomiczne. Oba gatunki dębów występujące w Polsce mogą być potencjalnymi gospodarzami trufl. Ze względu jednak na warunki klimatyczne oraz specyficzne wymagania glebowe (gleby bogate w wapń i materię organiczną) w Polsce nie występują gatunki trufl najbardziej poszukiwane przez smakoszy. We Włoszech i Francji, obok *Q. cerris*, *Q. pu-*

Tabela 3.

Zależność pomiędzy wiekiem dębu a pojawianiem się poszczególnych morfotypów i owocników grzybów mikoryzowych (wg GARBAYE i in. 1986)

Wiek drzewa	Morfotyp mikoryzowy	Owocnik – gatunek grzyba
1 rok	M 1 ( <i>Hebeloma</i> sp. i/lub <i>Inocybe</i> sp.)	<i>Hebeloma crustuliniforme</i>
	M 2 ( <i>Hebeloma sacchariolum</i> )	<i>Hebeloma sacchariolum</i>
	M 3 ( <i>Thelephora terrestris</i> )	<i>Thelephora terrestris</i>
	M 4 ( <i>Laccaria</i> sp.)	<i>Laccaria laccata</i>
2 lata	M 5 ( <i>Scleroderma</i> sp.)	<i>Scleroderma areolatum</i>
	M 6	<i>Inocybe umbrina</i>
	M 7	<i>Inocybe decipienda</i>
	M 8 ( <i>Tuber albidum</i> )	<i>Inocybe</i> sp.
3 lata	M 9	<i>Laccaria tortilis</i>
	M10	<i>Laccaria proxima</i>
	M11 ( <i>Paxillus involutus</i> )	<i>Paxillus involutus</i>
	M12	<i>Tuber albidum</i>
	M13	<i>Paxillus involutus</i>
	M14	<i>Scleroderma aurantium</i>
	M15	<i>Inocybe maculata</i>
	M16	<i>Hebeloma mesophaeum</i>
	M17	
	M18	
	M19 ( <i>Mycelium radicis atrovirens</i> )	
M20 ( <i>Cenococcum geophilum</i> )		
4 lata	M21	<i>Scleroderma</i> sp.
	M22	<i>Elaphomyces</i> sp.
5 lat i więcej	M23	<i>Inocybe</i> sp.
		<i>Amanita phalloides</i>
		<i>Amanita rubescens</i>
		<i>Russula</i> sp.
		<i>Russula fragilis</i>
		<i>Cortinarius</i> sp.
	<i>Inocybe lacera</i>	
	<i>Laccaria amethystina</i>	

*bescens* i *Q. ilex*, oba gatunki dębów występujące w Polsce (*Q. petraea* i *Q. robur*) podawane są jako symbiotyczni partnerzy takich ważnych z ekonomicznego punktu widzenia gatunków trufli, jak *Tuber magnatum* (trufła biała) i *T. melano-*

*sporum* (trufła perigordzka) oraz nieco mniej poszukiwanych gatunków, jak *T. aestivum* (trufła letnia) i *T. borchii* (BENCIVENGA 1999; CHEVALIER i in. 1978). Występowanie *T. aestivum* w towarzystwie *Q. robur* i *Corylus avellana* w Szwecji na wyspie Gotlandia stwierdzili WEDEN i DANELL (1998). Jeden z owocników ważył aż 225 g. Autorzy podają, że trufła ta należy do grzybów wyjątkowo rzadkich i znajduje się na czerwonej liście gatunków zanikających. Warunki klimatyczne i glebowe wyspy wydają się być wyjątkowo sprzyjające i dlatego rozważana jest możliwość zwiększania produkcji *T. aestivum* dla celów komercyjnych. Występowanie trufli *T. aestivum* na Gotlandii nie wyklucza możliwości wystąpienia tych grzybów także w Polsce. ŁAWRYNOWCZ (1988) podaje, że jest to gatunek znany z całej Europy, towarzyszący różnym drzewom, w tym także dębom. W Polsce był podawany z kilku stanowisk zestawionych przez LUBELSKĄ (1953). Doniesienia te pochodzą z lat 1886–1908 i ze względu na brak materiałów zielnikowych nie mogą być potwierdzone. Spośród trufli, które mogłyby mieć pewne znaczenie gospodarcze w Polsce wymienić należy jedynie *T. mesentericum*, czyli trufłę wgłębną. Jest to grzyb o dużej wartości kulinarnej, dzięki walorom smakowym i aromatycznym, ceniony w handlu na równi z trufłą letnią (*T. aestivum*). W Polsce występuje bardzo rzadko, wyłącznie na jednym stanowisku Wyżyny Krakowsko-Częstochowskiej (ŁAWRYNOWICZ 1988).

We Francji prowadzi się szeroko zakrojone badania nad zwiększeniem produkcji trufli. Od 1971 roku INRA (Państwowy Instytut Badań Rolniczych) zajmuje się hodowlą siewek dębu mikoryzowanych odpowiednimi gatunkami trufli. Jedno- i dwuletnie siewki są sprzedawane indywidualnym odbiorcom z perspektywą uzyskania pierwszych owocników trufli po około 7 latach (LARKCOM 1977). CHEVALIER i wsp. (1978) uzyskali obiecujące wyniki w mikoryzacji pędów dębu *Q. petraea* jednym z najbardziej poszukiwanych gatunków trufli *T. melanosporum*.

#### 4.5.7. FUNKCJONOWANIE MIKORYZ DĘBU

Mikoryza pełni u drzew, podobnie jak u innych roślin, dwie podstawowe funkcje: zwiększa powierzchnię chłonną systemu korzeniowego, a tym samym poprawia zaopatrzenie rośliny w wodę i sole mineralne, oraz chroni system korzeniowy przed czynnikami biotycznymi, głównie atakiem patogenów korzeniowych oraz czynnikami abiotycznymi takimi jak susza, wysokie i niskie temperatury czy skażenie przez czynniki antropogeniczne. Ze względu na duże znaczenie hodowlano-gospodarcze dębów przy zalesianiu stepów, liczne badania nad dębami prowadzili w latach czterdziestych i pięćdziesiątych XX wieku badacze rosyjscy



(SEMAKHANOVA 1962; LOBANOW 1971). Wykazali oni, że zarówno w szkółkach, jak i na uprawach, dęby z obfitą i zróżnicowaną mikoryzą odznaczają się znacznie lepszymi parametrami wzrostowymi niż drzewa bez mikoryz (BARANEI 1939; KLYUSHNIK 1951; ZHEREBTSOV i PETRENKO 1974). Warto podkreślić, że efekt mikoryzacji nie zawsze musi przejawiać się silną stymulacją wzrostu siewek. W pierwszym okresie nawiązywania symbiozy mikoryzowej roślina często ponosi pewne koszty związane z kształtowaniem się mikoryz, co w przypadku niektórych grzybów może objawiać się czasowym zahamowaniem wzrostu siewki. GARBAYE (1983) podaje, że mikoryza siewek dębu z grzybem *Hebeloma crustuliniforme* spowodowała po pierwszych 5 miesiącach wzrostu zmniejszenie wysokości siewek oraz grubości szyjki korzeniowej w stosunku do nieinokulowanych roślin, ale po 10 miesiącach nie było już większych różnic pomiędzy siewkami inokulowanymi i bez mikoryz. Takie wyniki zasugerowały badaczom poszukiwanie grzybów mikoryzowych o najbardziej korzystnych właściwościach w stosunku do rośliny gospodarza, z możliwością zastosowania wyselekcjonowanych szczepów do inokulacji siewek w kontenerach i szkółkach leśnych. Wpływ różnych grzybów mikoryzowych na wzrost siewek *Q. robur* w kontenerach przedstawiono w tabeli 4. W stosunku do siewek bez mikoryz wszystkie badane grzyby – *Pisolithus tinctorius* (purchatnica piaskowa), *Suillus granulatus* (maślak ziarnisty), *Thelephora terrestris* (chropiatka pospolita), *S. luteus* (maślak zwyczajny) i *Cenococcum geophilum* (czarniak pospolity) – zwiększały wysokość części nadziemnej, grubość szyi korzeniowej, suchą masę pędu i korzenia oraz powierzchnię liści (DIXON i in. 1984). Jednocześnie ze stymulacją wzrostu siewek poszczególne symbionty miko-

Tabela 4.

Wpływ różnych grzybów mikoryzowych na wzrost 20–tygodniowych siewek *Quercus robur* (wg DIXONA i in. 1984)

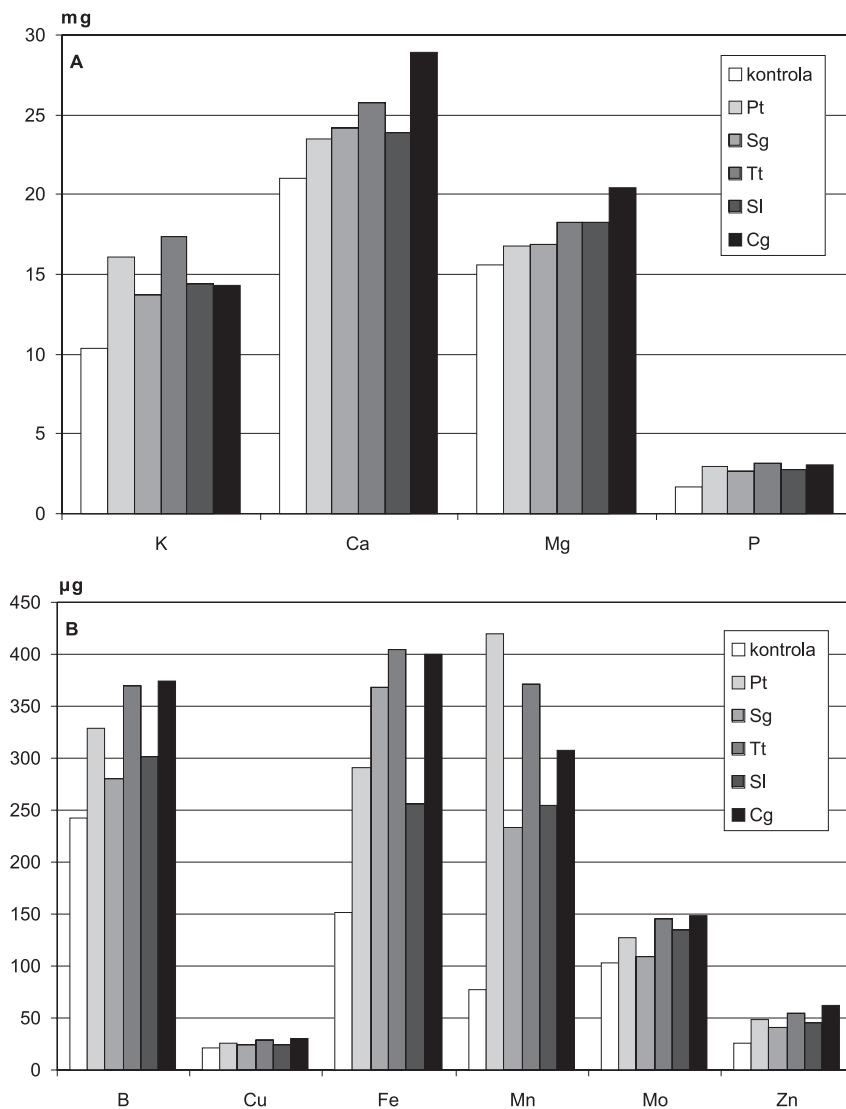
Analizowane cechy	Kontrola	Wariant inokulacji				
		Pt	Sg	Tt	Sl	Cg
Wysokość części nadziemnej (cm)	22,8c*	35,8a	31,5ab	34,7ab	31,0b	34,4ab
Średnica szyi korzeniowej (mm)	6,3c	8,5a	7,4b	8,1ab	7,6ab	7,9ab
Sucha masa części nadziemnej (g)	1,9b	2,8a	2,3ab	2,6ab	2,6ab	2,8a
Sucha masa korzenia (g)	6,6c	13,6a	7,9c	12,9ab	11,1b	12,7ab
Powierzchnia liści (cm <sup>2</sup> )	271,9b	368,6a	294,6ab	437,2a	355,9a	301,7ab

Pt – *Pisolithus tinctorius*; Sg – *Suillus granulatus*; Tt – *Thelephora terrestris*; Sl – *Suillus luteus*; Cg – *Cenococcum geophilum*

\* Wartości z tymi samymi literami nie różnią się istotnie.

ryzowe w różnym stopniu podnosiły zawartość w liściach takich pierwiastków, jak K, Ca, Mg (ryc. 10A) i Fe, B, Mn, Zn, Cu i Mo (ryc. 10B) (MITCHELL i in. 1984). W opisywanym doświadczeniu mikoryzacja nie powodowała istotnego wzrostu zawartości fosforu (P), choć na ogół przyjmuje się, że mikoryzy odgrywają pierwszorzędą rolę w uruchamianiu tego pierwiastka z roztworu glebowego. Jednak już w warunkach naturalnych TARABRIN (1961) wykazał, że spontanicznie zmikoryzowane siewki dębu absorbowaly i przekazywały do liści znacznie więcej znakowanego P 32 niż siewki bez mikoryz. Spośród stosowanych do inokulacji grzybów mikoryzowych, najskuteczniejszymi symbiontami w zakresie zwiększania absorpcji pierwiastków u dębu *Q. robur*, hodowanego w kontenerach, okazały się szczepy *Cenococcum geophilum* i *Thelephora terrestris*. Autorzy podkreślają, że aby osiągnąć pozytywny efekt mikoryzacji w postaci stymulacji wzrostu siewki, stopień zmikoryzowania korzeni powinien osiągnąć 30–50%. Z wyjątkiem opisanego wcześniej przypadku z grzybem *Hebeloma crustuliniforme* (GARBYE 1983) pozytywna korelacja pomiędzy stopniem rozwoju mikoryz i stymulacją wzrostu siewki na jej wczesnych etapach rozwoju jest u dębu niemal regułą (NEWTON 1991). Wynika to ze znacznych rezerw węglowodanowych, jakie zgromadzone są w liścieniach młodych dębów. Redukują one pewien drenaż energetyczny, na jaki narażone są siewki w pierwszych etapach ich intensywnego wzrostu i rozwoju, połączonego z jednoczesnym nawiązywaniem symbiozy mikoryzowej (SEMAKHANOVA 1962; DIXON i in. 1981). Jak wiadomo, w procesie nawiązywania i funkcjonowania symbiozy mikoryzowej grzyby symbiotyczne uzależnione są niemal całkowicie od źródła węgla pochodzącego od rośliny–gospodarza (HARLEY i SMITH 1983). Znaczne rezerwy energetyczne kryjące się w dużych liścieniach żołędzi dębu powodują, że wyjątkowo u tego drzewa możliwa jest kolonizacja mikoryzowa przed pojawieniem się liści, rozpoczęciem procesu fotosyntezy i zgromadzeniem pewnego nadmiaru węglowodanów. Sytuacja taka nie jest możliwa na przykład u sosny czy buka, u których mikoryzacja na wczesnym etapie rozwoju często powoduje zahamowanie wzrostu siewki.

Do ważnych czynników regulujących tworzenie mikoryz należy nawożenie mineralne i organiczne. U roślin iglastych nawożenie, zwłaszcza mineralne, na ogół powoduje ograniczenie tworzenia mikoryz. U liściastych sytuacja jest bardziej skomplikowana i słabiej zbadana. Nawożenie organiczne złożone z odpadów pościekowych, trocin i pozostałości z fabryki nawozów fosforowych, zastosowane w szkółce leśnej przed wysiewem żołędzi *Quercus robur* w dawkach 60, 120 i 180 t/ha, wpływało korzystnie na wzrost jednorocznych i dwuletnich siewek, a w szczególności na wzrost korzeni i rozwój mikoryzy (VEDMED' i in. 1993). NEWTON i PIGOTT (1991b) wskazują jednak na negatywny wpływ nawożenia



Ryc. 10. Zawartość makro- (A) i mikroelementów (B) w liściach 20-tygodniowych siewek *Quercus robur* zmikoryzowanych różnymi grzybami (wg MITCHELLA i wsp. 1984)

Pt – *Pisolithus tinctorius*; Sg – *Suillus granulatus*; Tt – *Thelephora terrestris*; Sl – *Suillus luteus*; Cg – *Cenococcium geophilum*

NPK na rozwój mikoryz na siewkach *Q. robur*. Zagadnienie wpływu nawożenia na rozwój mikoryz u dębu wymaga dalszych badań, choć dąb, podobnie jak inne liściaste, nie wykazuje tak wyraźnej negatywnej korelacji pomiędzy tworzeniem mikoryz i poziomem nawożenia mineralnego, jak to ma miejsce u iglastych. Nie zaobserwowano negatywnego wpływu nawożenia mineralnego na tworzenie mikoryz na siewkach dębu w polskich szkółkach leśnych (RUDAWSKA, dane niepublikowane).

W praktyce leśnej dość często stosuje się wapnowanie w celu skorygowania nadmiernej kwasowości gleby oraz niedoborów wapnia i magnezu i w konsekwencji poprawy stanu zdrowotnego drzewostanów (HÜTTL i ZÖTTL 1993). Wapnowanie, podobnie jak nawożenie czy każde inne działanie mające na celu poprawę jakości gleby, działa kompleksowo zarówno na jej fizyczne, jak i chemiczne właściwości, a także wpływa pośrednio poprzez zmiany w morfologii korzeni na absorpcję wody i pokarmów oraz status symbiozy mikoryzowej. Badania nad wpływem wapnowania w dawce 1,6t/ha CaO w młodych (18 lat) i starszych (45 lat) drzewostanach *Q. robur* w południowo-wschodniej Holandii w 7 lat po zastosowaniu tego zabiegu przeprowadził BAKKER (1998). Wapnowanie poprawiło nie tylko parametry fizyczne i chemiczne gleby, ale także zwiększyło liczbę wierzchołków mikoryzowych, przede wszystkim w młodych drzewostanach.

Pozytywny wpływ wapnowania na strukturę mikoryz został potwierdzony badaniami na stanowiskach *Q. robur* i *Q. petraea* we Francji (BAKKER i in. 2000). Wapnowanie w sposób niewielki, ale istotny, statystycznie zwiększyło całkowitą liczbę mikoryz na badanych dębach z  $58 \times 10^9$  ha<sup>-1</sup> na poletkach kontrolnych do  $68 \times 10^9$  ha<sup>-1</sup> na poletkach wapnowanych. Ponadto autorzy zaobserwowali wyraźne zmiany w strukturze mikoryz polegające na zwiększonym udziale morfotypów z obfitą wełnistą mufką i zmniejszaniu się liczby mikoryz gładkich.

Wzrost stężenia CO<sub>2</sub> oraz innych antropogenicznych gazów cieplarnianych, takich jak CH<sub>4</sub> i N<sub>2</sub>O, a także stałe ocieplanie klimatu, zwróciły uwagę badaczy na ewentualną rolę grzybów mikoryzowych i mikoryz w tych przemianach. Zakłada się, że wzrastające stężenie CO<sub>2</sub> w atmosferze może spowodować zwiększone wiązanie CO<sub>2</sub> w procesie fotosyntezy i w efekcie zwiększony wzrost roślin oraz produkcję biomasy (por. podrozdz. 6.1). Badania przeprowadzone na drzewach sugerują, że zwiększona akumulacja biomasy wywołana rosnącym stężeniem CO<sub>2</sub> może być procesem długotrwałym. SEEGMÜLLER i RENNENBERG (1994) wykazali, że zarówno podwyższone stężenie CO<sub>2</sub> (650 ppmv), jak i mikoryza z grzybem *Laccaria laccata* stymulują wzrost siewek dębu *Q. robur* oraz akumulację suchej masy i rozwój korzeni bocznych. Oba te czynniki, zastosowane wspólnie, zwielokrotniły dodatni wpływ każdego z nich. Autorzy uważają, że w warunkach stale

ocieplającego się klimatu i wzrostu stężenia CO<sub>2</sub> w atmosferze można oczekiwać zwiększonego przemieszczania produktów fotosyntezy do korzeni, co z kolei może pozytywnie wpływać na funkcjonowanie mikoryz i tym samym stymulować wzrost dębów, a zapewne także innych drzew.

#### 4.5.8. ZAMIERANIE DĘBÓW A MIKORYZA

Zamieranie dębów jest zjawiskiem, w którym bierze udział wiele czynników. Przyczyny, rozmiary oraz prognozy związane z zamieraniem drzewostanów dębowych omówiono w rozdziale 8. Istnieje hipoteza, zgodnie z którą zamieranie drzew ma ścisły związek ze zmniejszaniem się liczby mikoryz (MEYER 1984). Podaje ją także RAGAZZI (1999) jako jedną z przyczyn zamierania dębów. Istnieje bardzo wiele czynników, które wpływając na strukturę i kondycję mikoryz mogą być przyczyną osłabienia, a nawet zamierania drzewostanów dębowych. Wśród czynników najbardziej ogólnych wymienić należy błędy w gospodarce leśnej, obniżanie się poziomu wód gruntowych, zaawansowany wiek drzew, skażenie środowiska, a w niektórych rejonach nawet infiltrację do korzeni wody morskiej. Czynniki bardziej szczegółowe o charakterze bodźcowym to długotrwałe susze, wysokie temperatury, mróz, defoliacja wywołana przez grzyby i owady oraz wpływ czynników antropogenicznych (patrz podrozdz. 6.1). Na tym etapie już bardzo wyraźnie zaznacza się obniżenie ilości i jakości mikoryz, a osłabione dęby atakowane są przez grzyby patogeniczne (np. *Phytophthora* sp., patrz podrozdz. 8.2) oraz owady zjadające liście (*Lepidoptera*) i atakujące drewno (*Coleoptera*) (patrz podrozdz. 8.3).

FELLNER i PESKOVA (1995) odnotowali zmniejszanie się liczby gatunków grzybów mikoryzowych i związany z tym mniejszy udział żywych mikoryz na korzeniach dębu pod wpływem takich czynników antropogenicznych, jak skażenie powietrza, zakwaszenie gleby czy nawożenie. Badania przeprowadzone we Włoszech na 50–55-letnich dębach (*Q. robur*), z których wiele wykazywało mniej lub bardziej widoczne objawy zamierania, pokazały znaczne zmniejszenie w proporcji mikoryz pomiędzy drzewami zdrowymi i zamierającymi (CAUSIN i in. 1996). Większość z 43 wyróżnionych morfotypów mikoryzowych była obecna zarówno na zdrowych drzewach, jak i na zamierających. Niektóre morfotypy były jednak częściej obecne na zdrowych drzewach, a z kolei inne towarzyszyły raczej drzewom zamierającym.

KOVACS i wsp. (2000) także stwierdzili zmniejszanie się różnorodności mikoryz w zamierających drzewostanach dębowych na terenie Austrii. Występowanie pewnych morfotypów mikoryzowych skorelowane było bardzo wyraźnie ze stopniem obumierania korony drzewa. Badania te zgodne są z hipotezą, że zamiera-

nie drzew jest powiązane ze zmniejszaniem się liczby i różnorodności mikoryz (MEYER 1984; BLASCHKE 1994).

Dotychczasowe badania na dębach dość fragmentarycznie zajmują się zależnością zachodzącą pomiędzy kondycją mikoryz i zamieraniem drzewostanów dębowych i oparte są raczej na przypuszczeniach niż systematycznych badaniach. JÖNSON (2004) sugeruje, że mechaniczna i chemiczna ochrona muffki grzybniowej oraz grzybni ekstrapatrykalnej może być bardzo istotna w ograniczaniu choroby wywołanej przez groźnego patogena korzeni dębu (a w szczególności *Q. robur*) *Phytophthora quercina*.

#### 4.5.9. MIKORYZA SIEWEK W SZKÓLKACH LEŚNYCH

*Quercus robur* i *Q. petraea* są gatunkami powszechnie sadzonymi, a ich produkcja w polskich szkółkach leśnych ma poważny udział w całej produkcji szkółkarskiej Lasów Państwowych. W roku 2002 produkcja szkółkarska wynosiła w sumie 1257 mln sadzonek drzew, z tego 365 mln dębu (Leśny Rocznik Statystyczny 2003). Wydajność w produkcji siewek dębu w szkółkach jest wysoka, a produkowany materiał jest bardzo dobrej jakości. Jedną z przyczyn takiego stanu rzeczy jest bardzo wysoki poziom zmikoryzowania siewek dębów, począwszy od pierwszego roku ich rozwoju w szkółkach leśnych (RUDAWSKA, dane niepublikowane). Już pod koniec pierwszego sezonu wegetacyjnego kilkumiesięczne siewki dębu są zmikoryzowane w 100%. Do najczęstszych symbiontów w tym okresie należy grzyb *Hebeloma* sp. (włośnianka), który tworzy białe, wydłużone mikoryzy pokryte białymi welonami grzybni zewnętrznej, ekstrapatrykalnej (ryc. 3C i D). Pojawiają się także mikoryzy utworzone przez *Laccaria laccata* (lakówka, ryc. 3G) i wszędobylski symbiont naszych szkółek i młodych upraw, grzyb *Thelephora terrestris* (chropiatka, ryc. 3A). W następnych latach spektrum symbiontów mikoryzowych na dębach w szkółce ulega wzbogaceniu i na 2–3-letnich siewkach w dobrze prowadzonych szkółkach leśnych może być obecnych do 10 symbiontów mikoryzowych (GARBYE i in. 1986; RUDAWSKA, dane niepublikowane) (ryc. 4; tab. 3).

Zestaw mikoryz, jaki siewki wynoszą ze szkółki leśnej ulega na uprawie różnorodnym przekształceniom, zależnym przede wszystkim od właściwości siedliska, na które dęby zostały wysadzone. Rozwój, przetrwanie, wyrównanie i regres to różne strategie zachowań grzybów mikoryzowych na siewkach dębów, które ze szkółek leśnych zostały przeniesione na uprawę. Ze względu na strategię rozwoju do najbardziej polecanych w szkółkach leśnych należą mikoryzy tworzone przez

grzyby *Scleroderma aurantium* (tęguskór pospolity) lub *Hebeloma* sp. (włośnianka) (GARBAYE i WILHELM 1984).

#### 4.5.10. SZCZEPNIENIE SIEWEK GRZYBAMI MIKORYZOWYMI – HISTORIA I WSPÓŁCZESNOŚĆ

Nieodzowność symbiozy mikoryzowej dla prawidłowego wzrostu i rozwoju dębów doceniona została już w latach czterdziestych XX wieku. W roku 1949 ukazała się praca VANINA pt. „Mikoryza i jej znaczenie w zalesianiu stepów”, będąca przeglądem prac, głównie badaczy rosyjskich. Autor podkreśla w niej potrzebę inokulacji plantacji dębowych zakładanych na stepach przy zastosowaniu gleby ze starych, dobrze zmikoryzowanych drzewostanów. FEDOTOVA (1956) prowadziła doświadczenia nad inokulacją siewek dębu przeznaczonych na pasy ochronne w okolicach Stavropola. Były to jedne z pierwszych doświadczeń, które wykazały, że siewki wyprodukowane z żołądźmi traktowanych glebą pobraną ze stanowisk dębu lub czystymi kulturami grzybów mikoryzowych lepiej rosły i rozwijały bogato rozgałęziony, zmikoryzowany system korzeniowy. Gleba pobrana z miejsc, gdzie dęby wykazywały obfite, a także zróżnicowane zmikoryzowanie i zastosowana w trakcie siewu lub kielkowania żołądźmi (jako podsypka w międzyrzędzia lub domieszka do substratu, w którym kielkowały żołądźmi po stratyfikacji) wpływała stymulująco na wzrost siewek *Q. robur* (MOJKO 1966).

MISUSTIN i SEMAKHANOVA (1964) podkreślają, że pozytywne działanie takiej naturalnej inokulacji mikoryzowej, wykonanej zarówno na etapie wzrostu w szkółce leśnej, jak i już na uprawie, może trwać wiele lat. Najlepsze wyniki uzyskano na terenach suchych stepów lub w regionach półpustynnych. Zastosowanie gleby zawierającej propagule grzybów mikoryzowych obniżało znacznie śmiertelność siewek. Autorzy podają, że na każdą siewkę dębu należałoby zastosować 30 g podsypki z gleby zawierającej grzybnię mikoryzową na czarnoziemach, a 50 g na glebach uboższych (to jest odpowiednio 100 i 170 kg/ha). PUSKINSKAJA i MISUSTIN (1963) podkreślają, że jednoczesne dodanie nawozów wzmacniało proces kolonizacji mikoryzowej i wzrost drzew. MIHOVIC (1963) pisze, że nawet znacznie oddalone od kompleksów leśnych uprawy, zakładane na terenach półpustynnych i stepowych, nie były całkowicie pozbawione grzybów mikoryzowych, które w formie przenoszonych przez wiatr zarodników mogą stosunkowo szybko pojawiać się na bezleśnych dotąd obszarach.

Typ gleby, sposób jej przygotowania oraz warunki pogodowe mogą istotnie wpływać na proces naturalnej kolonizacji dębów. SOBOTKA (1963) uważa, że proces naturalnej kolonizacji mikoryzowej dębów zachodzi szybko i w leśnictwie powi-

nien być regulowany raczej poprzez stwarzanie warunków do spontanicznego rozwoju mikoryz niż w drodze kosztownej i pracochłonnej mikoryzacji sterowanej przy zastosowaniu naturalnej szczepionki glebowej czy wyselekcjonowanych kultur sterylnych. Przykładem skutecznej i stosunkowo prostej mikoryzacji, możliwej do zastosowania nawet na małą skalę w szkółkach leśnych czy niewielkich uprawach, może być zastosowanie owocników pewnych grzybów mikoryzowych. VESELKOV (1975) zaleca do inokulacji siewek dębu owocniki prawdziwka, *Boletus edulis*. Część hymenoforu zawierającą zarodniki należy odciąć od reszty owocnika, pociąć na kawałki wielkości 1–2 cm<sup>3</sup> i lekko przesuszyć przez około 1,5 godziny. Takie podsuszone kawałki grzybni należy następnie zmieszać z glebą i umieścić na głębokości 1,5 cm. Według autora tej metody jest to bardzo skuteczny sposób na zwiększenie produktywności siewek dębu w szkółkach leśnych czy też wprowadzenie odpowiednich symbiontów na stanowiska, na których dotąd nie było dębu.

Jedne z pierwszych doświadczeń nad identyfikacją i selekcją symbiontów mikoryzowych dębu a następnie sterowaną mikoryzacją siewek przeprowadził BOKOR (1958) w drzewostanach dębowych na Węgrzech. Spośród 23 gatunków grzybów mikoryzowych, uzyskanych ze skielkowanych zarodników i testowanych na sterylnych siewkach, efektywne mikoryzy uzyskał BOKOR aż z 15 gatunkami. Jako najbardziej polecane w inokulacji siewek dębu uznał gatunki *Boletus edulis* (borowik szlachetny), *B. scaber*, *B. subtomentosus* (*Xerocomus subtomentosus*, podgrzybek zajączek), *Amanita vaginata* (muchomor mglejarka), *Russula cyanoxantha* (gołąbek modrożółty), *R. alutacea* (gołąbek cukrówka), *R. fragilis* (gołąbek kruchy), *Scleroderma vulgare* (*S. citrinum*, tęgoskór popolity) i *H. crustuliniforme* (włośnianka rosista). Siewki dębu inokulowane wymienionymi powyżej gatunkami grzybów wykazywały jesienią, po dwóch latach wzrostu w szkółce, niemal czterokrotny wzrost suchej masy. BOKOR był jednym z prekursorów nowoczesnej mikoryzacji, która tak prężnie rozwija się w chwili obecnej w Polsce dzięki metodzie opracowanej przez profesora STEFANA KOWALSKIEGO. Do inokulacji siewek dębu BOKOR (1958) zalecał 20 g inokulum (w formie podłoża torfowego przerośniętego grzybnią odpowiedniego symbionta mikoryzowego) w połączeniu z niewielką ilością sproszkowanej kory lub taniny w celu ograniczenia rozwoju bakterii i stymulowania rozwoju grzybni mikoryzowej.

SEMAKHANOVA (1961) także prowadziła doświadczenia nad wpływem czystych kultur grzybów mikoryzowych na wzrost siewek dębu. Kultury grzybów *Amanita rubescens* (muchomor czerwony), *A. muscaria* (muchomor czerwony), *Boletus subtomentosus* (podgrzybek zajączek) i niezidentyfikowany grzyb wyizolowany z mikoryzy dębu wywierały pozytywny wpływ na rozwój siewek dębu. Autorka wykonywała swoje doświadczenia z myślą o zastosowaniu wyselekcjo-



wanych grzybów mikoryzowych w produkcji szczepionki mikoryzowej i wykazała, że grzybnia dodana do sterylnej gleby z dodatkiem glukozy i witaminy B<sub>1</sub> przeżywa w niej do 20 miesięcy. Prace SEMAKHANOWEJ nie były niestety kontynuowane, ale w owych czasach prowadzono je na bardzo wysokim poziomie i stanowią do dziś podwalinę wiedzy o produkcji szczepionek mikoryzowych (SEMAKHANOVA 1962; MISUSTIN i SEMAKHANOVA 1964).

Szeroko zakrojone prace nad sterowaną mikoryzacją siewek dębu i ich zastosowaniem w leśnictwie kontynuowano we Francji, gdzie podobnie jak w Polsce *Q. petraea* i *Q. robur* są powszechnie sadzone i mają duży udział wśród siewek produkowanych w szkółkach leśnych. GARBAYE (1984) wykazał, że do inokulacji siewek dębu najbardziej nadają się takie symbionty, jak *H. crustuliniforme* (włośnianka rosista), *H. cylindrosporum*, *Scleroderma aurantium* (*S. citrinum*, tęgoskór pospolity), *Paxillus involutus* (krowiak podwinięty) i *Pisolithus tinctorius* oraz kilka innych niezidentyfikowanych grzybów mikoryzowych. Badania wykazały, że mikoryzy *Scleroderma aurantium* są najbardziej konkurencyjne w stosunku do innych symbiontów i powodują ograniczenie rozwoju innych naturalnych mikoryz, a nawet całkowicie je wypierają. Z kolei mikoryzy *H. crustuliniforme* mają właściwość jednoczesnego rozwoju obok innych symbiontów.

Francuskie doświadczenia nad kontrolowaną mikoryzacją dębu mają już dość długą tradycję i pozwalają ocenić jej efekty z perspektywy kilkunastu lat od jej wykonania. Wyszadzone w północno-wschodniej Francji siewki *Q. robur*, inokulowane grzybnią *P. involutus* jeszcze po 16 latach wykazywały istotne różnice w stosunku do drzew nieinokulowanych. Były zdecydowanie wyższe, choć wykazywały tendencje do tworzenia większej liczby pędów świętojańskich. Pędy te były jednak niewielkie i stosunkowo szybko zamierały. Autorzy konkludują, że przyspieszony wzrost części nadziemnej badanych dębów, jako efekt mikoryzacji dokonanej na kilkumiesięcznych siewkach, nie przekłada się na żadne niekorzystne skutki na dalszych etapach wzrostu drzew (FOURNIER i in. 2003).

Polska Akademia Nauk,  
Instytut Dendrologii  
ul. Parkowa 5  
62-035 Kórnik

## LITERATURA

AGERER R. 2002. Key for Ectomycorrhizae on *Quercus*. W: Colour Atlas of Ectomycorrhizae. Einhorn-Verlag Eduard Dietenberger, Schwäbisch Gmünd, Germany.

- AGERER R. 1987–2002. Colour Atlas of Ectomycorrhizae. Einhorn-Verlag Eduard Dietenberger, Schwäbisch Gmünd, Germany.
- AGERER R. 1996. *Ramaria subbotrytis* (COKER) CORNER + *Quercus robur* L. W: AGERER R., DANIELSON R. M., EGLI S., INGLEBY K., LUOMA D., TREU R. (red.). Descr. Ectomyc. 1: 125–130.
- AGERER R., BEENKEN L. 1998. *Lyophyllum decastes* (FR.) SING. + *Quercus robur* L. Descr. Ectomyc. 3: 43–47.
- BAKKER M. R. 1998. Fine roots of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) in the Netherlands seven years after liming. Netherl. J. Agricult. Sci. 46: 209–222.
- BAKKER M. R., GARBAYE J., NYS C. 2000. Effect of liming on the ectomycorrhizal status of oak. Forest Ecol. Manage. 126: 121–131.
- BARANEI A. V. 1939. Vliyanie mikoryzy na rost i sostoyanie duba. Les. Khoz. (6): 31–36.
- BEENKEN L. 2001a. *Russula virescens* (SCHAEFF.) FR. + *Quercus robur* L. Descr. Ectomyc. 5: 199–203.
- BEENKEN L. 2001b. *Russula vesca* FR. + *Quercus robur* L. Descr. Ectomyc. 5: 187–192.
- BENCIVENGA M. 1999. La produzione dei tartufi nei boschi di querce caducifoglie. Monti-e-Boschi 50(2): 32–34.
- BILAN M. V. 1971. Some aspects of tree root distribution. Proc. first American Conference Mycorrhizae. 04.1969. Misc. Publication 1189, U.S. Department Agriculture, Forest Service: 69–80.
- BLASCHKE H. 1994. Veränderungen durch Pilzbefall an Wurzeln geschädigter Stieleichen. Allg. Forst Ztschr. 49: 775–777.
- BOKOR R. 1958. The true mycorrhizae of oak and inducement of artificial symbiosis. Erde-zeitung. Kozl. 1: 93–118.
- BOULLARD B. 1968. Les Mycorrhizes. Monographie. Masson et Cie Editeurs, Paris: 135 ss.
- BÜSGEN M. 1901. Einiges über Gestalt und Wachstumsweise der Baumwurzeln. Alg. Frst-Jgdztg 77: 273–278.
- CAUSIN R., MONTECCHIO L., ACCORDI S. M. 1996. Probability of ectomycorrhizal infection in a declining stand of common oak. Ann. Sci. For. 53(2–3): 743–752.
- CHEVALIER G., GREUTE J., GARBAYE J., FERRAPY I., RODARY C., RIEDACKER A. 1978. Mycorrhization par la truffe (*Tuber melanosporum* VITT.) de boutures racinees de che-ne rouvre (*Quercus petraea* (MATT.) LIEBL.). Proc. Symposium: physiologie des racines et symbioses. Nancy, 11–15.09.1978. Comptes-rendus: 476 ss.
- CZAJKOWSKA-STRZEMSKA J. 1988. Mikoryza roślin użytkowych. PWN, Warszawa: 331 ss.
- DICKIE I. A., KOIDE R. T., FAYISH A. C. 2001. Vesicular-arbuscular mycorrhizal infection of *Quercus rubra* seedlings. New Phytol. 151: 257–264.
- DIXON R. K., GARRETT H. E., COX G. S., JOHNSON P. S., SANDER I. L. 1981. Growth, ectomycorrhizal development, and root soluble carbohydrates of black oak seedlings fertilized by two methods. Forest Sci. 27: 617–624.
- DIXON R. K., GARRETT H. E., COX G. S., MARX D. H., SANDER I. L. 1984. Inoculation of three *Quercus* species with eleven isolates of ectomycorrhizal fungi. I. Inoculation success and seedling growth relationships. Forest Sci. 30: 364–372.
- DOMINIK T. 1951. Badanie mykotrofizmu roślinności wydym nadmorskich i śródładowych. Acta Soc. Bot. Pol. 21: 125–164.
- DOMINIK T. 1949–1950. Badana mykotrofizmu dzikich grusz na terenie Polski z uwzględnieniem warunków bioekologicznych. Acta Soc. Bot. Pol. 20: 255–303.

- DOMINIK T. 1961. Key to mycorrhizae. *Zeszyty Nauk. WSR, Szczecin* 5: 63–104.
- DOMINIK T. 1969. Key to ectotrophic mycorrhizae. *Folia Forest. Pol.* 15:309–328.
- DOMINIK T., MADEJ 1963. Badanie mikotrofizmu zespołu sosnowego w leśnictwie Starzenia. *Prace IBL* 259: 62–69.
- DOMINIK T., WOJCIECHOWSKA H. 1961. Badanie mikotrofizmu zespołów roślinnych rezerwatu „Sosny Taborskiej” w Taborzu. *Prace IBL* 228: 39–55.
- DOMINIK T., WOJCIECHOWSKA H. 1963. Investigations on the mycotrophy of two Pine forest communities in the Wielkopolski National Park: *Dicrano-Pinetum* and *Periclymeno-Quercetum*. *Prace IBL* 253: 55–74.
- DRICHE I. VAN, PIERART P. 1995. Ectomycorrhization and health of beeches and oaks in the forest of Soignes. *Belgian J. Bot.*, 128: 58–70.
- EDWARDS H. H., GESSNER R. V. 1984. Light and transmission electron microscopy of English oak ectomycorrhiza short roots. *Can. J. Bot.* 62: 1327–1335.
- EGLI S. 1981. Die Mykorrhiza und ihre vertikale Verteilung in Eichenbeständen. *Schweiz. Ztschr. Forstwesen* 132(5): 345–353.
- EGOROVA S. V., STEPANOVA M. F. 1976. Species composition of the bacterial flora of the rhizosphere of Oak and Ash. *Lesoved.* (4): 38–44.
- ENDRIGKEIT A. 1937. Beiträge zum ernährungsphysiologischen Problem der Mykorrhiza unter besonderer Berücksichtigung des Baues und der Funktion der Wurzel- und Pilzmembranen. *Bot. Arch.* 39: 1–87.
- FEDOTOVA N. I. 1956. The infection of acorns with mycorrhiza for shelterbelt sowings near Stavropol. *Bjull. Nauchno-Issled. Inst. Sel'skogo Khoz.* (1/2): 13–14.
- FELLNER R., PESKOVA V. 1995. Effects of industrial pollutants on ectomycorrhizal relationships in temperate forests. Fifth International Mycological Congress, Vancouver, BC, 14–21.08.1994. *Can. J. Bot.*, 73: Suppl. 1, sections E-H: 1310–1315.
- FONTANA A., CENTRELLA E. 1967. Cytomycorrhizae produced by hypogeous fungi in Piedmont. *Allionia* 13: 149–176.
- FRANK A. B. 1885. Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. *Ber. Deutsche Bot. Ges.* 3: 128–145.
- FRELECHOUX F. 1995. *Cortinarius moenne-locozii* Bidaud. Première recolte pour la Suisse - description de l'habitat - comparaison des caractéristiques sporales chez des espèces de la stirpe *Volvatus*. *Mycol. Helvetica* 7(2): 83–96.
- FROIDEVAUX L. 1977. Aspects qualitatifs et quantitatifs des champignons hypogées truffoïdes mycorrhiziques en forêt. *Schweiz. Ztschr. Forstwesen* 128(10): 800–813.
- FOURNIER M., CHURIN J. L., FONTAINE F., COLIN F., GARBAYE J. 2003. Bilan croissance-qualité d'un essai de mycorrhization contrôlée sur *Chêne pédoncule*, 16 ans après plantation. *Rev. For. Franc.* 55: 25–33.
- GARBAYE J. 1983. Effet du champignon mycorrhizien *Hebeloma crustuliniforme* sur la croissance du chêne et du hêtre. *Rev. For. Franc.* 35(1): 21–26.
- GARBAYE J. 1984. Compétitivité des champignons ectomycorhiziens. Premiers résultats et application à la sélection de souches pour la mycorrhization contrôlée du hêtre et du chêne rouvre dans le nord-est de la France. *Rev. For. Franc.* 36: 33–43.
- GARBAYE J., WILHELM M. E. 1984. Influence de la mycorrhization acquise en pépinière sur la mycorrhization de jeunes plantations de chêne. *Acta Oecol.-Oecol. Plant.* 5: 151–161.

- GARBAYE J., MENEZ J., WILHELM M. E. 1986. Les mycorrhizes des jeunes chenes dans les pepinieres et les regenerations naturelles du Nord-Est de la France. *Acta Oecol. Plant.* 7: 87–96.
- GIOVANNETTI G., FONTANA A. 1980. Simbiosi micorrizica di *Tuber macrosporum* VITT. con alcune Fagales. *Allionia* 24: 13–17.
- GREGORI G., TOCCI A., BONI C., PUXEDDU M. 1995. *Tuber aestivum* VITT. in Sardegna: ecologia e prospettive colturali. *Econ. Motana, Linea Ecol.* 27(4): 41–47.
- HARLEY J. L., HARLEY E. L. 1987. A checklist of mycorrhiza in the British flora. *New Phytol.* 105, Suppl. 2: 1–102.
- HARLEY J. L., SMITH S. 1983. *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press, London, New York. 483 ss.
- HARTIG R. 1886. Über die symbiotischen Erscheinungen im Pflanzenleben. *Bot. Cbl.* 25: 350–352.
- HAUG I., KOTTKE I., OBERWINKLER F. 1986. Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen von Mykorrhizen der Fichte (*Picea abies* L. (KARST.)) in Vertikalprofilen. *Ztschr. Mykol.* 52: 373–391.
- HÜTTL R. F., ZÖTTL H. W. 1993. Liming as a mitigation tool in Germany's declining forests – reviewing results from former and recent trials. *For. Ecol. Manage.* 61: 325–338.
- JAKUCS E. 2001. „*Querciriza alboviolacea*” + *Quercus robur* L. *Descr. Ectomyc.* 5: 61–65.
- JENIK J. 1959. Beitrag zur Kenntnis der Heterorrhizie dikotyler Holzpflanzen. *Phyton* 8(1/2): 1–9.
- JÖNSSON U. 2004. *Phytophthora* species and oak decline – can a weak competitor cause significant root damage in a nonsterilized acidic forest soil? *New Phytol.* 162: 211–222.
- KELLY A. P. 1950. Mycotrophy in plants. *Chronica Bot.*: 223 ss.
- KOVACS G., PAUSCH M., URBAN A. 2000. Diversity of ectomycorrhizal morphotypes and oak decline. *Phyton* 40: 109–116.
- KLEČKA A., VUKOLOV V. 1935. Srovnováci studie o mykorrhize dřevin. *Sbornik Českoslov. Akad. Zeměd.* 10: 443–457.
- KLYUSHNIK P. I. 1951. O mykorizie duba. *Les. Khoz.* (4): 81–84.
- KÖSTLER J. N., BRÜCKNER E., BIBELRIETHER H. 1968. *Die Wurzeln der Waldbäume*. Paul Parey, Hamburg und Berlin. 284 ss.
- LARKCOM J. 1977. French trufficulture and Hazel nuts. *GC and HTJ* 181(11): 22–23.
- LEI J., DEXHEIMER J. 1987. Resultats preliminaires concernant la mycorrhization controlee de vitroplants de chene (*Quercus robur* L.). *Ann. Sci. For.* 44: 315–323.
- LUBELSKA B. 1953. O występowaniu trufli (*Tuber* MICH. i *Choiromyces* VITT.) w Polsce. *Fragm. Flor. Geobot.* 1: 87–96.
- Leśny Rocznik Statystyczny 2003. GUS, Warszawa.
- LUPPI A. M., GAUTERO C. 1967. Investigations into the mycorrhiza of *Quercus robur*, *Q. sessiliflora* and *Q. pubescens* in Piedmont. *Allionia* 13: 129–148.
- ŁAWRYNOWICZ M. 1988. W: *Flora Polska. Rośliny zarodnikowe Polski i ziem ościennych. Grzyby (Mycota)*. Tom XVIII, Instytut Botaniki PAN, PWN, Warszawa–Kraków: 161 ss.
- LOBANOV N. V. 1971. Mikotrofnost' drevesnykh rastenij. *Sovetskaja Nauka, Moskwa*: 216ss.
- ŁUSZCZYŃSKI J. 1998. Macromycetes of the *Potentillo albae-Quercetum* in the Swietokrzyskie Mts. – monitoring studies. *Acta Mycol.* 33: 231–245.
- MANGIN L. 1910. Introduction à l'étude des mycorrhizes des arbres forestiers. *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat., Paris, ser. 5, 2*: 243–278.

- MAŃKA K. 1960. O grzybie korzeniowym *Mycelium radices atrovirens* MELIN. Monogr. Bot. 10(2):147–158.
- MATIROLLO O. 1934. Rapporti simbiotici sviluppatasi il tartufo “bianchetto” (*Tuber borchii vittadini*) et pioppi americana detti canadesi. Ann. R. Accad. Agr. Torino. 76: 3–10.
- MEJŠTRÍK V. 1974. Ecology of mycorrhizae of tree species applied in reclamation of lignit spoil banks. Nova Hedwigia 22(3–4): 675–698.
- MEOTTO F., CARRATURO P. 1987–1988. Ectomicorrizia di 'Sphaerosporella brunnea' (A. & S.) SVRCEK & KUBICKA in piantine tartufigene. Allionia 28: 109–116.
- MELIN E. 1922. *Boletus*-Arten als Mykorrhizenpilze der Waldbaums. Ber. Deut. Bot. Gesell. 40: 94–97.
- MEYER F. H. 1973. Distribution of ectomycorrhizae in native and man-made forests. W: Ectomycorrhizae – their ecology and physiology. Academic Press, New York and London: 79–106.
- MEYER F. H. 1984. Mycologische Beobachtungen zum Baumsterben. Allg. Comm. Inst. For. Fenniae 69: 4–48.
- MIHOVIC A. I. 1963. Study on inoculating Oak with mycorrhizal fungi in the forest-steppe and semi-desert. W: Mykorrhiza: Internationales Mykorrhiza-symposium, Weimar 1960. Gustav Fischer, Jena: 441–459.
- MISUSTIN E. N., SEMAKHANOVA N. M. 1964. Effectiveness of mycorrhizal inoculation in practical forestry. Izv. Akad. Nauk SSSR (Ser. biol.) 29: 57–71.
- MITCHELL R. J., COX G. S., DIXON R. K., GARRETT H. E., SANDER I. L. 1984. Inoculation of three *Quercus* species with eleven isolates of ectomycorrhizal fungi. II. Foliar nutrient content and isolate effectiveness. Forest Sci. 30: 563–572.
- MOJKO M. F. 1966. Factors affecting the growth of *Quercus robur* seedlings. Lesn. Zh. 9(3): 46–47.
- NEWTON A. C. 1991. Mineral nutrition and mycorrhizal infection of seedling oak and birch. III. Epidemiological aspects of ectomycorrhizal infection, and the relationship to seedling growth. New Phytol. 117: 53–60.
- NEWTON A. C., PIGOTT C. D. 1991a. Mineral nutrition and mycorrhizal infection of seedling oak and birch. I. Nutrient uptake and development of mycorrhizal infection during seedling establishment. New Phytol. 117: 37–44.
- NEWTON A. C., PIGOTT C. D. 1991b. Mineral nutrition and mycorrhizal infection of seedling oak and birch. II. The effect of fertilizers on growth, nutrient uptake and ectomycorrhizal infection. New Phytol. 117: 45–52.
- NIXON K. C. 1993. Infrageneric classification of *Quercus* (Fagaceae) and typification of sectional names. Ann. Sci. For. 50 suppl. 1: 25–34.
- PACHLEWSKI R., GAŁAŁSKA J. 1953. Badania mykotrofizmu dębów na terenie Polski z uwzględnieniem warunków bioekologicznych. Acta Soc. Bot. Polon. 22 (3): 561–576.
- PALFNER G. 1994. Charakterisierung und Identifizierung einiger Ektomykorrhizen an Eiche (*Quercus robur* L.) in Slowenien. Diplomaarbeit, Univ. München. 91 ss.
- PALFNER G., AGERER R. 1995. Sind die Ektomykorrhizen von *Xerocomus subtmentosus* und *X. armeniacus* anatomisch unterscheidbar? Z. Mykol., 61: 45–58.
- PALFNER G., AGERER R. 1996a. Die Ektomykorrhizen von *Lactarius chrysorrheus* und *L. seriffuus* an *Quercus robur*. Sendtnera 3: 119–136.
- PALFNER G., AGERER R. 1996b. „*Quercirhiza squamosa*” eine nichtidentifizierte Ektomykorrhiza an *Quercus robur*. Sendtnera 3: 137–145.

- PILLUKAT A., AGERER R. 1992. Studien an Ektomykorrhizen XL. Vergleichende Untersuchungen zur baumbezogenen Variabilität der Ektomykorrhizen von *Russula ochroleuca*. Z. Mykol. 58: 211–242.
- PUSKINSKAJA O. I., MISUSTIN E. N. 1963. Methods of promoting growth and mycorrhiza formation in *Pinus* and *Quercus* in the forest-steppe zone of USSR. W: Mycorrhiza, Internationales Mykorrhizasymposium, Weimar 1960. Gustaw Fischer, Jena: 469–479.
- RAGAZZI A. 1999. Il deperimento dei querceti Italiani: considerazioni su un fenomeno in evoluzione. Ann. Accad. Italiana Sci. Forest. 48: 3–23.
- READ D. J. 1993. Mycorrhiza in plant community. W: INGRAM D. S., WILIAM P. H., TOMMERUP I. C (red.). Advances in Plant Pathology 9, Mycorrhiza synthesis: 1–31. Academic Press, London.
- RUDAWSKA M. 1990. Mikoryza. W: BIAŁOBOK S. (red.). Buk zwyczajny, *Fagus sylvatica* L., Nasze drzewa leśne 10. PWN, Warszawa–Poznań: 159–184.
- RUDAWSKA M. 1993a. Mikoryza. W: BUGAŁA W. (red.). Grab zwyczajny, *Carpinus betulus* L., Nasze drzewa leśne. Sorus, Poznań–Kórnik: 135–143.
- RUDAWSKA M. 1993b. Mikoryza. W: BIAŁOBOK S., BORATYŃSKI A., BUGAŁA W. (red.). Biologia sosny zwyczajnej. Sorus, Poznań–Kórnik: 137–182.
- RUDAWSKA M. 1998. Struktura i funkcja mikoryz. W: BORATYŃSKI A., BUGAŁA W. (red.). Biologia świerka pospolitego. Bogucki Wydawnictwo Naukowe, Poznań: 276–287.
- RUDAWSKA M. 2000. Ektomikoryza, jej znaczenie i zastosowanie w leśnictwie. Kórnik–Poznań: 102 ss.
- SEEGMULLER S., RENNENERG H. 1994. Interactive effects of mycorrhization and elevated carbon dioxide on growth of young pedunculate oak (*Quercus robur* L.) trees. Plant and Soil 167: 325–329.
- SELOSSE M. A., LE TACON F. 1998. The land flora: a phototroph-fungus partnership? Trees 13: 15–20.
- SEMAKHANOVA N. M. 1961. Dejstvie cistyh kul'tur gribov-mikorizoobrazovatelej na razvitie sejancev sosny i duba. Izv. Akad. Nauk SSSR (Ser. biol.) (3): 363–376.
- SEMAKHANOVA N. M. 1962. Mycotrophy of woody plants. US Dept. Commerce, Transl. TT 66–51073 (1967). Washington, DC: 329 ss.
- SHCHERBAKOVA T. A. 1955. Nablyudenie za razvitiem i sezonnym poyavleniem mikoriz duba. Izv. Akad. Nauk SSSR Belorusskoi SSR. 4.
- SMITH S. E., READ D. J. 1997. Mycorrhizal symbiosis. Second Edition, Academic Press, London: 605 ss.
- SOBOTKA A. 1963. The practical use of mycorrhizae in artificial regeneration. W: Mycorrhiza: Internationales Mykorrhizasymposium, Weimar 1960. Gustav Fischer, Jena: 461–466.
- STAHL E. 1900. Der Sinn der Mycorrhizenbildung. Jahrb. Wissenschaftl. Bot. 34: 539–668.
- TARABRIN A. D. 1961. Pogloszenie fosfora P32 mikoriznymi i bezmikoriznymi dubkami v zavisimosti ot prevaritel'nogo fosfornogo pitanija. Lesn. Zh., Arhangel'sk 4: 37–39.
- THEOPHRASTE 1782a. Histoire des Plantes. Lesveque.
- THEOPHRASTE 1782b. Causes des Plantes. Lesveque.
- TOMANEK J. 1997. Botanika leśna. PWRiL, Warszawa: 507 ss.
- TRAPPE J. M. 1962. Fungus associates of ectotrophic mycorrhizae. Bot. Rev. 28: 538–606.
- VANIN S. I. 1949. Mikoriza i ee znaczenie dlya stepnogo lesorazvedeniya (Mycorrhiza and its importance of steppe afforestation). Priroda, Moskva. 38(8): 32–37.

- VEDMED' N. M., UGAROV V. N., GAVRILENKO A. P. 1993. Use of organic/mineral fertilizer based on sewage sludge. *Les. Khoz.* (5): 29–31.
- VESELKOV I. M. 1975. Artificial propagation of *Boletus edulis* in forests. *Rastitel'nye Resursy*. 11(4): 574–578.
- VLASOV A. A. 1956. Obespechenie mikoriznosti seyantsev duba I sosny v stepi. *Sbornik rabot po lesnomu khozyaistvu VNILKh*. 32, Leningrad.
- VOIRY H. 1981. Classification morphologique des ectomycorrhizes du chene et du hetre dans le nord-est de la France. *Eur. J. For. Pathol.* 11(5–6): 284–299.
- WATSON G. W., HEIDE-SPAVKA K. G. VON DER, HOWE V. K. 1990. Ecological significance of endo-/ectomycorrhiza in the oak sub-genus *Erythrobalanus*. *Arboricult. J.* 14: 107–116.
- WEDEN C., DANELL E. 1998. Sommartryffel, *Tuber aestivum*, och andra tryfflar i Sverige. *Svensk Bot. Tidskrift*. 92(2): 65–80.
- ZHEREBTSOV V. G., PETRENKO V. A. 1974. The effect of mycorrhizae on the growth of Scots Pine and Pedunculate Oak seedlings. *Lesoved.* (3): 80–85.
- ZEROVA M. J. 1966. *Inocybe boltoni varionipes*, a mycorrhizal symbiont of *Quercus robur* and *Populus nigra*. *Ukr. Bot. Zh.* 23(5): 62–66.
- ZEROVA M. J., ROZENKO G. L. 1966. *Entoloma erophilum* and *E. sericeum*: mycorrhizal symbionts of Oak. *Ukr. Bot. Zh.* 23(4): 87–90.

## MYCORRHIZAL SYMBIOSIS

### Summary

Roots of the oak trees are generally heavy mycorrhizal and symbiosis in this genus has obligatory character independent on the site and age of the tree. The end-roots of *Quercus* sp. are characterized by a well differentiated heterorrhizis, which manifests by the simultaneous occurrence of end-roots of restricted growth and thickened end-roots. Mycorrhizal symbiosis develops exclusively on end-roots of restricted growth with diameter lower than 1 mm, and is especially abundant in the upper layers of soil horizon (0–10 cm). Mycorrhizal association on roots of two native to Poland oak trees (*Quercus robur* and *Q. petraea*) has an ectomycorrhizal features. Morphological structure of oak ectomycorrhizas is characterized by single, unramified ends through monopodial-pinnate to pyramidal, sometimes very densely ramifying system. Classification of oak mycorrhizas may be based on macroscopic (mainly the aspect of mantle appearance and attached mycelium) and on microscopic (essentially the mantle structures) features. Fruiting bodies appearance significantly supplement ectomycorrhizal community structure. The detailed list of mycorrhizal symbionts of oak trees is unknown but more than 70 species is noted as mycorrhizal partners of *Q. robur* and *Q. petraea*. Around 50 different fungal species may be hosted by mature oak tree. The fungal partners in mycorrhizal symbiosis of oak trees are placed in the *Basidio-* and *Ascomycotina*. Along with epigeous fungi, oak trees may be a mycorrhizal partners of many hypogeous fungi, among them truffles (*Tuber* sp.) are the most common and of essential economical importance. The anatomical structure of oak mycorrhiza is characterized by the occurrence typical multicellular mantle, Hartig net and emanating elements like rhizo-

morphs and extramatrical mycelium. The mantle completely surrounds the root tip and is made up of two layers: The outer layer consists of loosely woven hyphae and the inner layer is more compact. Single-celled cystidia are often protruding from the outer mantle layer of oak mycorrhizas. The Hartig net radiates inward from the mantle and occupies the outer half of the cortex with fungal cells surrounding cells of the outer half of the cortex. The cell layers of the root which are surrounded by the Hartig net are in the oak often composed of radially elongated cells. The Hartig net is the interface region between the both mycorrhizal partners where exchanging of metabolites between two partners of symbiosis take place (sugars, water, mineral compounds). Ectomycorrhiza are important to oak growth and fitness as they increase water and nutrient uptake, drought tolerance and pathogen resistance. Ectomycorrhizas of oak differ in their sensitivities to anthropogenic impacts, such as nitrogen deposition, liming, acid rains, heavy metals deposition etc. Soil acidification induced by air pollutants and disappearance of mycorrhizal fungi, which promote water and nutrient absorption, have been considered and identified as primary causes of the dieback of the oak stands. Ectomycorrhiza may appear on oak since the very early steps of seedling development, even in the stage of cotyledons, before first leaves are fully established. In forest nurseries oak seedlings are colonized by a group of 3-8 early-stage fungi, well adapted to nursery-condition (e.g. *Hebeloma* spp., *Paxillus involutus*, *Laccaria laccata*, *Scleroderma* sp., *Thelephora terrestris*, *Tuber* sp., *Xerocomus* sp). The early experiments of Russian scientists with artificial mycorrhizal inoculation of oak seedlings used in steppe afforestation and the latest data from France about successful inoculation of oak with vegetative mycelium of different mycorrhizal species indicate the potential of using inoculation with selected fungi to improve oak seedling quality in containerized forest nurseries and plantations.



