

52. Lakówka pospolita *Laccaria laccata* (SCOP. ex FR.) BERK. et BR. (LE TACON 1986)

Rząd: *Aphylophorales*

Rodzina: *Cantharellaceae*

53. Pieprznik jadalny *Cantharellus cibarius* FR. (DANELL i FRIES 1990; PACHLEWSKI, STRZELCZYK, KERMELL 1996)

Rodzina: *Thelephoraceae*

54. Corticium croceum FR. (*C. sulphureum*); DOMINIK 1961; TRAPPE 1962

55. Chropiatka pospolita *Thelephora terrestris* (EHRH.) FR. (MARX i BRYAN 11970)

Rząd: *Sclerodermatales*

Rodzina: *Sclerodermataceae*

56. Tęgoskór pospolity *Scleroderma aurantium* (VAILL.) PERS. (MODESS 1939; FRIES 1942)

Klasa: *Ascomycetes*

Rząd: *Elaphomycetales*

Rodzina: *Elaphomycetaceae*

57. Jeleniak ziarnisty *Elaphomyces granulatus* FR. (= *E. cervinusa* Schlecht.) (DOMINIK i PACHLEWSKI 1956; DOMINIK 1961; TRAPPE 1962)

Fungi Imperfecti

Mycelia Sterilia

58. Czarniak pospolity *Cenococcum geophilum* FR. (*C. graniforme* SOW.) FERD. et WINGE (TRAPPE 1962)

8.2. Struktura i funkcja mikoryz (Maria Rudawska)

8.2.1. Wstęp

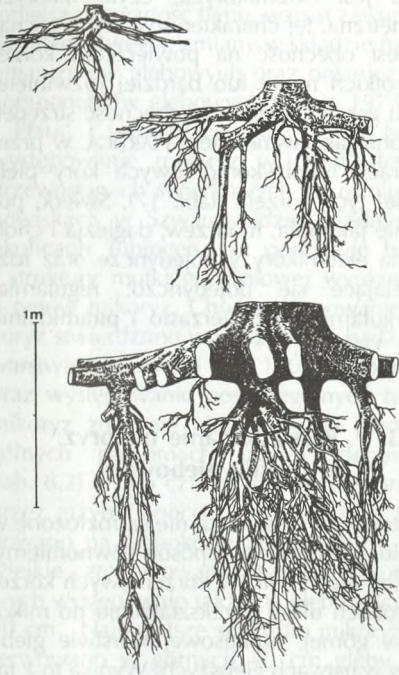
Świerk pospolity jest jednym z pierwszych gatunków, którego mikoryzy badano w zeszłym stuleciu. Między innymi u tego gatunku FRANK (1885) opisał po raz pierwszy ektomikoryzę. Kolejne badania nad mikoryzami świerka prowadzili STAHL (1900), MELIN (1922), JAČEWSKIJ (1933) i KELLEY (1950). Gruntowne badania nad mikoryzą świerka przeprowadziła utworzona przez MELINA szkoła badaczy szwedzkich, przede wszystkim sam MELIN (1923, 1924, 1925), a także ROMMELL (1938, 1939), MODESS (1939, 1941), LINDQUIST (1939), LIHNEL (1942) i BJÖRKMAN (1942). W Polsce badania nad mikoryzą świerka w naturalnych zespołach roślinnych regła górnego Tatr wykonywali DOMINIK, NESPIAK i PACHLEWSKI (1954) a regła dolnego Tatr DOMINIK i PACHLEWSKI (1956). WOJCIECHOWSKA (1960) przeprowadziła studia nad mikoryzą świerka w oparciu o zależności od zespołów roślinnych w różnych kompleksach leśnych Pojezierza Mazurskiego. W roku 1961 DOMINIK przedstawił szczegółowe studium mikoryzy świerka w Polsce.

Był to jeden z najobszerniejszych opisów zjawiska mikoryzy u jednego gatunku drzewa. PACHLEWSKI i PACHLEWSKA (1965) przeprowadzili badania w zakresie klasyfikacji, ekologii i rozwoju ektomikoryzy świerka w naturalnych zespołach leśnych o charakterze pierwotnym w Białowieckim Parku Narodowym.

8.2.2. System korzeniowy świerka i morfologia mikoryz

Wszystkie nasze rodzime drzewa, w tym i świerk, wykształcają w młodości palowy system korzeniowy. Polega on na tym, że korzeń główny przyrasta znacznie silniej na długość i na grubość niż korzenie boczne i jest skierowany pionowo w głąb gleby, a korzenie boczne wyrastają głównie u nasady korzenia głównego. W starszym wieku system korzeniowy świerka ulega przekształceniu: korzeń główny przestaje rosnąć, a korzenie boczne dość płytko, lecz silnie rozrastają się pod powierzchnią ziemi i od nich odgałęziają się korzenie mniej lub

więcej prostopadle do dołu i pionowo przenikają grunt – powstaje system korzeniowy poziomy lub płaski (ryc. 8.1), rozpościerający się niegłęboko w górnych warstwach gleby (TOMANEK 1994). ROKITA (1970) wykazała, że głębokość zakorzenienia u przebadanych okazów świerka w wieku 2 do 9 lat, zebranych na terenie Małych Pienin

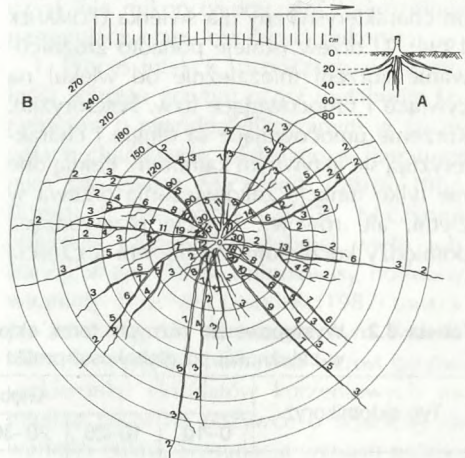


Ryc. 8.1. Pokrój i rozwój systemu korzeniowego u świerka *Picea abies* (wg KÖSTLER i wsp. 1968, rys. H. NAROŻNA)

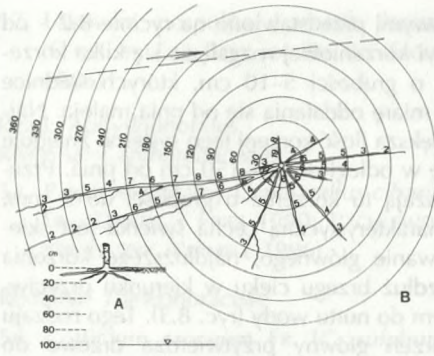
koło Jaworek oraz w paśmie Gorców, wynosiła jedynie 20 do 30 cm. Głębokość ta jest zależna od miąższości warstwy gleby pokrywającej kamieniste podłoże. U świerków rosnących na glebie o większej miąższości występuje tak zwany palikowy system korzeni. System palikowy oznacza układ z prostopadle wchodzącymi w glebę niezbyt długimi korzeniami (MELZER 1964). Narys systemu korzeniowego świerka wolno stojącego w swobodnych warunkach rozwoju, odznaczającego się korzeniami pali-

kowymi przedstawiono na rycinie 8.2 – od szyi korzeniowej rozgałęzia się kilka korzeni o grubości 5–10 cm, których średnice w miarę oddalania się od pnia maleją. Największa ilość korzeni tego systemu znajduje się w odległości 90–150 cm od pnia. Przeważają tu korzenie o grubości do 5 mm. Charakterystyczną cechą świerka jest skierowanie głównego, najdłuższego korzenia wzdłuż brzegu cieku w kierunku przeciwnym do nurtu wody (ryc. 8.3). Tego rodzaju korzeń główny przytwierdza drzewo do podłoża. Jego kierunek przeciwny do biegu wody zapewnia jednocześnie przeciwwagę jej prądowi w przypadku ulewnych deszczy lub powodzi. Natomiast korzenie świerka rosnącego w warunkach optymalnych, to jest przy odpowiednio dużej miąższości gleby i niewielkim spadku terenu, układają się koncentrycznie wokół pnia i rozchodzą równomiernie we wszystkich kierunkach (ryc. 8.2).

Przy ocenie i charakterystyce typu systemu korzeniowego drzewa, oprócz grubych korzeni, bierze się także pod uwagę kształt,



Ryc. 8.2. Układ pionowy (A) i poziomy (B) systemu korzeniowego świerka wolno stojącego w swobodnych warunkach rozwoju (na okręgach oznaczono odległość od pnia w cm; przy korzeniach podano ich średnicę w mm). Odległość od potoku 3 m, wzniesienie nad wodą 15 m (wg ROKITY 1970, rys. H. NAROŻNA)



Ryc. 8.3. Układ pionowy (A) i poziomy (B) systemu korzeniowego świerka, który stanowi jednostkę obudowy biologicznej potoku i dostosowuje swój system korzeniowy do warunków rozwoju (na okręgach oznaczono odległość od pnia w cm; przy korzeniach podano ich średnicę w mm). Odległość od potoku 1,5 m, wzniesienie nad wodą 1 m (wg ROKITY 1970, rys. H. NAROŻNA)

liczbę i rozkład drobnych korzeni. Jeśli drobne korzenie skupione w wiązkach rozrzucone są pojedynczo na całej przestrzeni korzenia powstaje tak zwany ekstensywny (rozwlekły) typ systemu korzeniowego. Jest on charakterystyczny dla świerka (TOMANEK 1994). U drzew istnieje ponadto różnicowanie korzeni (niezależnie od wieku) na żywiące i umocowujące (tzw. heteroryzja). Korzenie umocowujące są długie i charakteryzują się aktywnym kambium. Pełnią one nie tylko funkcję zakotwiczenia drzewa w ziemi, ale również funkcję przewodzącą pomiędzy korzeniami żywiącymi a częścią

nadziemną. Korzenie żywiące są krótkie, zawierają więcej tkanki miększowej i mają ograniczony przyrost wtórny. Ich boczne odgałęzienia pozostają również krótkie, ale rozgałęziają się dalej tak, że powstaje charakterystyczna gałąź korzeni krótkich (HEJNOWICZ 1973). Na tych korzeniach tworzą się mikoryzy. Dla świerka najbardziej typowym objawem współżycia mikoryzowego jest ektomikoryza, czyli mikoryza zewnętrzna. Jej charakterystycznymi cechami jest obecność na powierzchni korzeni krótkich mniej lub bardziej rozwiniętej mufki grzybniowej, oraz obecność strzępek grzybni, tak zwanej sieci HARTIGA, w przestrzeniach międzykomórkowych kory pierwotnej tych korzeni (tabl. 17). Świerk, podobnie jak jodła, modrzew, daglezja i chojna ma ektomikoryzy pojedyncze oraz rozgałęziające się pojedynczo: regularnie, nieregularnie oraz pierzasto i piramidalnie (tabl. 15 i 16).

8.2.3. Występowanie mikoryz w profilu glebowym

Ektomikoryzy świerka nie są rozłożone w profilu glebowym w sposób równomierny. Więcej wierzchołków korzeniowych korzeni krótkich ulega przekształceniu do mikoryz w górnej, humusowej warstwie gleby niż w warstwach głębszych. Wynika to z faktu, że warunki dla formowania mikoryz są lepsze w humusie niż w głębszej, mineralnej warstwie gleby. Udział mikoryz zmniej-

Tabela 8.2. Występowanie różnych form ektomikoryz na korzeniach 80–90 letnich świerków w zależności od głębokości profilu glebowego (HAUG i wsp. 1986)

Typ ektomikoryz	Głębokość profilu glebowego [cm]							
	0–10	10–20	20–30	30–40	40–50	50–60	60–70	70–80
żółto-biała	+	–	–	–	–	–	–	–
srebrzysto-świecąca	+	(+)	–	–	–	–	–	–
pomarańczowo-żółta	+	(+)	–	–	–	–	–	–
ciemnobrązowa	+	+	–	–	–	–	–	–
żółto-zielona	+	+	(+)	–	–	–	–	–
brązowa	+	+	+	+	–	–	–	–
jasnobrązowa	+	+	+	+	+	+	–	–
<i>Cenococcum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+

sza się wraz z głębokością gleby. U świerka znaleziono mikoryzy na głębokości wynoszącej 1,25 m (SIRÉN i BERGMAN, 1951), u sosny na głębokości 1,50 m i 1,90 m, u buka 2,60 m, a u dębu nawet na głębokości 3 m. (GRUDZINSKAJA, 1955; WERLICH i LYR, 1957; LOBANOW 1960). Jedną z najważniejszych przyczyn zaniku mikoryz wraz ze wzrostem głębokości gleby jest coraz mniejsza zawartość tlenu, wzrost zawartości dwutlenku węgla, zmiany w składzie mikroorganizmów glebowych oraz organicznych komponentów glebowych (MEYER 1973).

HAUG i współpracownicy (1986) badali występowanie mikoryz w 60–80 letnich drzewostanach świerkowych na ośmiu stanowiskach w Szwarzwaldzie i jednym w okolicach Tübingen. Na podstawie barwy i struktury mufki grzybniowej wyróżniono 8 typów mikoryz. Choć występowanie mikoryz stwierdzono we wszystkich badanych warstwach gleby (od 0 do 100 cm), to liczba oraz występowanie poszczególnych typów mikoryz znacznie różniły się na poszczególnych poziomach profilu glebowego (tab. 8.2). Tylko czarne mikoryzy tworzone przez grzyb *Cenococcum graniforme* znajdowano na głębokości poniżej 1 m. Nie wielkie zróżnicowanie typów mikoryzowych występowało także na głębokości 50–90 cm. Najbogatsze spektrum mikoryz obserwowano w górnych 40 cm gleby. Nie stwierdzono istotnych korelacji pomiędzy występowaniem poszczególnych typów mikoryz, odczynem gleby oraz stosunkiem Ca/Al w glebie. Autorzy uważają, że wzrost grzybni mikoryzowej zależy w większym stopniu od napowietrzenia gleby i dobrego zaopatrzenia w próchnicę niż od pH oraz zawartości dostępnego glinu czy stosunku Ca/Al.

8.2.4. Przebieg infekcji mikoryzowej i struktura ektomikoryzy

Ektomikoryza rozwija się u świerka na korzeniach krótkich w tak zwanej strefie symbiozy mikoryzowej. Strefa ta rozciąga

się powyżej wierzchołka wzrostu i sięga do miejsca, gdzie rozpoczyna się przyrost wtórny. Symbioza ektomikoryzowa nie obejmuje tkanek merystematycznych oraz samego wierzchołka wzrostu. Na korzeniach mikoryzowych nie występują włośniki, a ich funkcje przejmują ektomikoryza.

W całej rodzinie *Pinaceae* obraz ultrastruktury ektomikoryz jest bardzo jednorodny. Nie ma także istotnych różnic pomiędzy mikoryzami naturalnymi a uzyskanymi w warunkach sterylnych. Przedstawiony poniżej opis ultrastruktury mikoryzy świerka zwyczajnego oparty jest na podstawie danych dotyczących symbiozy utworzonej metodą *in vitro* z grzybem *Piloderma croceum* (NYLUND 1981; NYLUND i UNESTAM, 1982) oraz *Amanita muscaria* (KOTTKE i OBERWINKLER 1986; 1987).

NYLUND (1981) i NYLUND i UNESTAM (1982) przedstawili proces formowania się ektomikoryz u świerka w systemie *de novo*, a więc wtedy, kiedy infekcji mikoryzowej ulegają nowo powstające korzenie. Daje to możliwość obserwacji poszczególnych etapów rozwoju organów mikoryzowych, aż do uzyskania mikoryzy dojrzałej. Wyróżniono następujące etapy tworzenia mikoryz:

1. Proces infekcji rozpoczyna się stymulacją wzrostu grzybni przez metabolity korzeniowe o niezidentyfikowanym w szczególności charakterze, określane w literaturze jako tak zwany M-czynnik (MELIN 1963; BOWEN i THEODOROU 1973). M-czynnik obejmuje najprawdopodobniej wiele substancji, w tym cukry, aminokwasy, hormony, witaminy. NYLUND i UNESTAM (1982) uważają, że cukry nie są zasadniczym składnikiem M-czynnika, ponieważ wzrost grzybni w kierunku eksudatów korzeniowych ma miejsce także na pożywce o wysokiej zawartości cukru. Stymulacja wzrostu grzybni przez eksudaty korzeniowe siewek świerka ma miejsce tylko na odległość kilku milimetrów od powierzchni korzenia. Tempo wzrostu grzybni pod wpływem eksudatów korzeniowych świerka było 2–3 razy szybsze niż wówczas, gdy grzybnia znalazła się poza zasięgiem wpływu korzenia (NYLUND

i UNESTAM 1982). Mechanizm stymulacji wzrostu grzybni przez eksudaty korzeniowe jest specyficzny dla grzybów symbiotycznych (mikoryzowych). Żaden z pospolitych pasożytów korzeniowych, jak i grzybów saprofitycznych (*Heterobasidion annosum*, *Trichoderma viride*, *Mycelium radices atrovirens*, *Penicillium* spp., *Mortierella* sp.) nie wykazywał objawów stymulacji wzrostu na powierzchni lub w bezpośrednim sąsiedztwie korzeni.

2. Z chwilą wejścia w kontakt z powierzchnią korzenia strzępki grzyba tworzą wokół niego gęstą otoczkę grzybniową czyli muflę. Ta otoczka różni się od muflki grzybniowej dojrzałej mikoryzy luźnym ułożeniem strzępek, brakiem zróżnicowania na warstwę zewnętrzną i wewnętrzną, a w szczególności brakiem wewnętrzną, gęsto upakowanej warstwy grzybniowej, często o specyficznej strukturze (patrz ryc. 8.4).

3. Kolejnym etapem tworzenia mikoryzy u świerka jest moment, kiedy pojedyncza strzępka grzybniowa przenika pomiędzy komórkami ryzodermi, osiągając korę pierwotną korzenia. NYLUND (1981) uważa, że jest to proces o charakterze głównie mechanicznym, polegający na przeciskaniu się strzępek grzybni pomiędzy blaszkami środkowymi, łączącymi poszczególne ściany komórek kory pierwotnej korzenia. NYLUND (1981) nie stwierdził enzymatycznej degradacji struktury ściany komórkowej gospodarza, choć niektórzy autorzy zakładają istnienie takich mechanizmów, stymulowanych działaniem hormonów produkowanych przez symbionta grzybowego (TOMASZEWSKI i WOJCIECHOWSKA 1974).

4. Po wstępnym okresie penetracji przestworów komórkowych kory pierwotnej korzenia przez pojedyncze strzępki grzybni następuje zmiana morfologii grzybni, która ulega wielokrotnemu rozgałęzieniu w kierunku, który określan jest jako typ wzrostu labiryntowego (NYLUND 1981; NYLUND i UNESTAM 1982). W miarę rozwoju grzybni w korzeniu, labiryntowo ukształtowana rzekoma tkanka grzybniowa (plektenchyma)



A



B



C



D



E



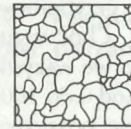
F



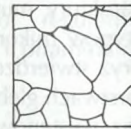
G



H



I



J

Ryc. 8.4. Różne typy proenchymy i synenchymy w muflce grzybniowej dojrzałej mikoryzy świerka na przekroju podłużnym (wg HAUG i OBERWINKLER 1987, rys. H. NAROŻNA):

A – luźna proenchyma o dużych przestrzeniach międzystrzępkowych;

B, C, D – luźna proenchyma, której przestrzenie międzystrzępkowe wypełnione są mniej lub bardziej gęstą matrix pochodzącą z zeszluzowiałych strzępek grzyba;

E, F, G – zwarta proenchyma, której strzępki grzybniowe mają nieco większą średnicę i stosunkowo niewielkie przestrzenie międzystrzępkowe;

H – nieregularna synenchyma o komórkach owalnych;

I – nieregularna synenchyma o komórkach wydłużonych i zaokrąglonych ścianach, sinusoidalnie powyginanych tak zwana synenchyma pułzowata;

J – synenchyma regularna albo synenchyma równoboczna o komórki prawie isodiametrycznych (równobocznych) i prawie prostych ścianach

zaczyna otaczać wszystkie komórki kory pierwotnej korzenia w strefie infekcji mikoryzowej. Podczas gdy strzępki grzybni w rozwijającej się ektomikoryzie świerka i niejako w odpowiedzi na ten rozwój, ulegają przekształceniu w kierunku labiryntowego typu wzrostu, komórki gospodarza nie wykazują w zasadzie żadnych zmian morfologicznych (tworzenia kalozy, reakcji nadwrażliwości itd.).

Podstawowymi elementami dojrzałej ektomikoryzy, są mufka, często ze sznurami grzybnowymi, warstwa taninowa i sieć HARTIGA (tabl. 17).

Mufka. Mufka w mikoryzie świerka utworzona jest ze strzępek grzybnowych, które zbudowane są z wielu komórek, ułożonych w szereg. U grzybów wyższych, tych które tworzą związki mikoryzowe, strzępki grzybni tworzące mufkę są ze sobą posplatane i częściowo pozrastane, wskutek czego dochodzi do wytworzenia tak zwanej tkanki rzekomej czyli plektenchymy. W mikoryzie świerka plektenchyma mufki grzybniowej może mieć charakter prozenchymatyczny, to jest składać się ze strzępek różnej długości, luźno splecionych ze sobą, kiedy to struktura strzępki jest nadal zachowana, a pomiędzy poszczególnymi strzępkami istnieją mniejsze lub większe przestrzenie międzistrzępkowe. Plektenchyma może mieć jednak budowę bardziej złożoną i składać się z komórek owalnych lub izodiametrycznych (równobocznych) bardzo ściśle ze sobą połączonych, kiedy to poszczególne strzępki tracą swą indywidualność i zrastają się ze sobą. Taka struktura mufki grzybniowej nosi nazwę pseudoparenchymy lub synenchymy (DOMINIK 1969; KOTTKE i OBERWINKLER 1986). Ułożenie strzępek w mufce, czyli struktura mufki grzybniowej jest ważnym rysem diagnostycznym, pozwalającym określić mikoryzę u świerka niekiedy nawet do gatunku. Służą temu obrazy mufki grzybniowej wykonane ze stycznych, podłużnych przekrojów korzeni mikoryzowych (HAUG i OBERWINKLER 1987). Terminy prozenchyma i synenchyma nie wystarczają do dokładnego opisanie wszystkich szczegó-

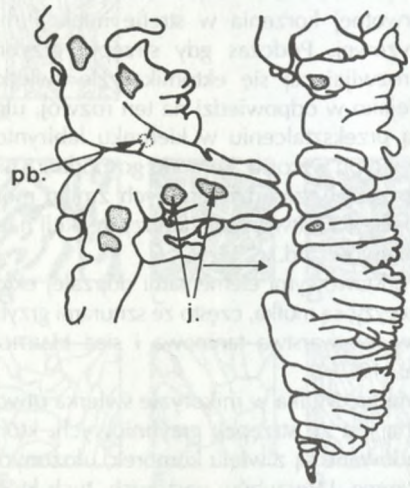
łów budowy mufki grzybniowej. U świerka, ze względu na znaczne zróżnicowanie w strukturze oraz istnienie licznych stadiów przejściowych i pośrednich, wyróżniono jeszcze kilka podtypów prozenchymy i synenchymy (ryc. 8.4). Strzępki grzybni w prozenchymie mufki grzybniowej mogą być ułożone bardzo luźno (tzw. luźna prozenchyma), z licznymi, wolnymi przestrzeniami międzistrzępkowymi (ryc. 8.4a), albo też przestrzenie międzistrzępkowe mogą być wypełnione przez mniej lub bardziej gęstą matrix, pochodzącą z zeszluzowatych ścian grzybni (ryc. 8.4b, c, d). Niekiedy strzępki w prozenchymatycznej mufce grzybniowej mogą mieć nieco większą średnicę i stosunkowo niewielkie przestrzenie międzistrzępkowe, tworząc tak zwaną zwartą prozenchymę (ryc. 8.4e, f, g). Synenchymatyczna struktura mufki odnosi się przede wszystkim do kształtu komórek grzybni. W nieregularnej synenchymie komórki są owalne (ryc. 8.4h) lub wydłużone (ryc. 8.4i) o zaokrąglonych ścianach, które niekiedy mogą być sinusoidalnie powyginane, dając tak zwaną synenchymę puzłowatą. W synenchymie regularnej, zwanej też synenchymą równoboczną, komórki są prawie izodiametryczne (równoboczne) o prawie prostych ścianach (ryc. 8.4j). HAUG i współpracownicy (1986) wykazali, że w dojrzałej mikoryzie świerka może istnieć istotna różnica pomiędzy zewnętrzną a wewnętrzną warstwą mufki grzybniowej. Na ogół zewnętrzna, kontaktująca się bezpośrednio ze środowiskiem glebowym warstwa mufki ma charakter luźnej prozenchymy, podczas gdy warstwa wewnętrzna, przylegająca do powierzchni korzenia ma puzłowatą strukturę synenchymatyczną.

Sieć HARTIGA. Początek rozwoju sieci HARTIGA ma miejsce wówczas, gdy strzępka grzybniowa wchodzi w kontakt z niezsuberyzowaną, żywą komórką epidermy (ryzodermy) lub kory pierwotnej korzenia. Następują wtedy istotne zmiany we wzroście i morfologii strzępek grzybniowych. Przekrój strzępek grzybniowych tworzących sieć HARTIGA może być większy lub mniej-

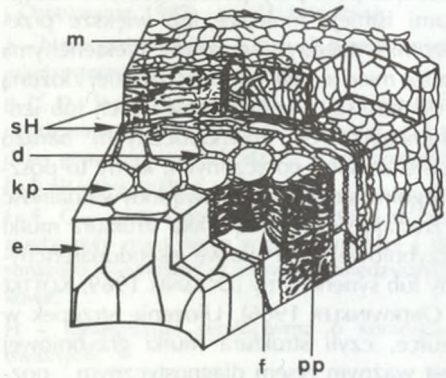
szy niż w mufce otaczającej korzeń (KOTKE i OBERWINKLER 1986). Podczas formowania się sieci HARTIGA strzępki grzybni układają się w kierunku poprzecznym do osi korzenia i rozgałęziając się nieregularnie palczasto (ryc. 8.5), rozpoczynają tak zwany labiryntowy typ wzrostu. Tworzenie przegród w strzępkach grzybniowych zachodzi bardzo rzadko (BLASIUS i wsp. 1986). Palczasto rozgałęziona grzybnia rozprzestrzenia się w kierunku poprzecznym do osi korzenia i otacza komórki kory pierwotnej. Grzybnia kieruje się ku endodermie, nigdy jej jednak nie przekracza. Poprzeczny w stosunku do osi korzenia kierunek wzrostu strzępek grzybniowych w sieci HARTIGA jest formą wykorzystania najkrótszej drogi w transporcie pokarmów pomiędzy endodermą i mufką grzybniową. Wzrost grzybni w kierunku podłużnym, zgodnym z osią wzrostu korzenia jest raczej ograniczony.

Obraz struktury sieci HARTIGA zależy od rodzaju dokonanego przekroju. Przekrój promienisty (ryc. 8.6pp) ukazuje grzybnię w formie silnie palczasto porożgałęzianych strzępek, penetrujących szeroko-płatowatym frontem przez przestrzenie międzykomórkowe kory pierwotnej korzenia. Z kolei przekrój wykonany wzdłuż ściany bocznej komórki kory pierwotnej pokazuje typowy obraz miejsca kontaktu dwóch strzępek, które rozdzielając się tworzą wzór przypominający fontannę (ryc. 8.6f), a przekrój przez strzępki ma często strukturę typu puzzle. Na przekroju poprzecznym strzępki penetrujące przestrzenie międzykomórkowe kory pierwotnej korzenia dają tak zwany drabinkowy wzór wzrostu grzybni (ryc. 8.6d).

Wierzchołkowa część strzępki grzybniowej, penetrującej jako sieć HARTIGA przestrzenie międzykomórkowe kory pierwotnej korzenia, zawiera gęstą cytoplazmę z wieloma rybosomami i dużą liczbą mitochondriów najczęściej przylegających do ściany komórkowej strzępki. W kierunku wzrostu strzępek grzybniowych rozciągnięte jest wyraźne, szorstkie retikulum endoplazmatyczne. W tym rejonie strzępki grzybniowej brak większych wakuoli. Oddalona od wie-



Ryc. 8.5. Podłużny, boczny przekrój przez przestrzeń międzykomórkową kory pierwotnej korzenia obrazujący dojrzałe stadium sieci HARTIGA (wg KOTKE i OBERWINKLER 1987, rys. H. NAROŻNA). Strzałka pokazuje główny kierunek wzrostu grzybni w kierunku poprzecznym do osi korzenia. Widoczny niemal całkowity brak przegród pomiędzy strzępkami oraz palczaste rozgałęzienie grzybni, której starsze części są silnie rozszerzone (j – jądro, pb – przegroda beczułkowatkształtna)



Ryc. 8.6. Fragment korzenia mikoryzowego z widoczną mufką i siecią HARTIGA na przekroju podłużnym (promienistym i bocznym) oraz na przekroju poprzecznym (wg BLASIUS i wsp. 1986, rys. H. NAROŻNA). m – mufka; sH – sieć HARTIGA; kp – komórki kory pierwotnej; e – komórki endodermi (patrz także opisy w tekście)

rzchołka część strzępki grzybniowej wypełniona jest gęstą cytoplazmą, zawiera liczne wakuole i często może mieć średnicę do dziesięciu razy większą (około 5 μm) niż część szczytowa (0,5 μm). Grzybnia tworząca mufkę i sieć HARTIGA jest dwujądrowa, a zanik przegród pomiędzy poszczególnymi komórkami tworzy często strukturę wielojądrową. Zanik lub ograniczenie przegród w strzępkach grzybniowych oraz ich ściśle przyleganie do siebie składają się na najważniejsze elementy specjalnego uorganizowania grzybni w rejonie sieci HARTIGA, pozwalające na dwukierunkowy przepływ jonów i cząsteczek, od grzyba do komórek korzenia i z komórek korzenia do strzępek grzyba. Powstaje w ten sposób tzw. struktura cenocytyczna, która odpowiada systemowi przewodzącemu roślin wyższych (KOTTKE i OBERWINKLER 1987).

8.2.5. Funkcjonowanie ektomikoryz

FRANK (1885), pionier w badaniach mikoryzowych, także nad świerkiem, pierwszy zasugerował, że rozwój grzybów mikoryzowych zależy od węglowodanów pochodzących od drzewa. ROMMELL (1938) wykazał to doświadczalnie na stanowisku świerka, przerywając łączność części korzeni z drzewem przy pomocy płyt blaszanych. Doświadczenie to wykazało, że tworzenie owocników grzybów mikoryzowych, po przerwaniu łączności z drzewem uległo natychmiastowemu wstrzymaniu. Wysznuo na tej podstawie wnioski, że grzyby mikoryzowe wymagają węglowodanów rośliny-gospodarza aby przejść cały cykl życiowy i wytworzyć owocniki, oraz że różnią się

od grzybów saprofitycznych brakiem możliwości rozkładu polimerów węglowych (celuloza, lignina) zawartych w ściółce. Sieć HARTIGA stanowi ważną powierzchnię kontaktową (tzw. interface) pomiędzy grzybnią mikoryzową a komórkami kory pierwotnej korzenia. Na powierzchni plazmalemmy obu partnerów w rejonie sieci HARTIGA wykazano aktywność enzymu ATP-azy, co wskazuje na aktywny, dwukierunkowy transport metabolitów pomiędzy grzybnią i korzeniem (KOTTKE i OBERWINKLER 1986). Grzyby zaopatrują roślinę w pokarmy mineralne, szczególnie fosfor i azot, a roślina zaopatruje partnera grzybowego w węglowodany (FRANCE i REID 1983). Jak już wspomniano wcześniej, rozwój ektomikoryz powoduje zanik włosników, a mufka grzybniowa pokrywa wierzchołek korzenia oraz znajdującą się nad nim delikatną strefę infekcji mikoryzowej. W tej sytuacji woda i sole mineralne pobierane są przez korzenie świerka poprzez partnera grzybowego. Grzyby mikoryzowe wytwarzają w glebie gęstą sieć tak zwaną grzybni ekstramatrykalnej, zwiększając tym samym powierzchnię chłonną drzewa i pozwalając na penetrację gleby na znaczne odległości (CHALOT i wsp. 1988). HARLEY (1969) ocenił, że mikoryzy mają powierzchnię 1000 razy większą niż niemikoryzowe korzenie krótkie. Według LOBANOWA (1960) stosunek powierzchni absorpcyjnej korzeni do powierzchni transpirującej części nadziemnych wynosi na przykład u żyta ozimego 140:1, podczas gdy u świerka tylko 0,58:1. Widać z tego, że strzępki grzybów mikoryzowych muszą bardzo przyczyniać się do powiększenia powierzchni chłonnej korzeni. Stwierdzono, że siewki świerka z mikoryzą *Paxillus involutus* rosły

Tabela 8.3. Wpływ mikoryzy na wzrost i zawartość azotu i fosforu w siewkach *Picea sitchensis* (wg READ 1991)

	Całkowita sucha masa [mg]	Azot	Fosfor
		całkowita zawartość [%]	
Kontrola (siewki bez mikoryz)	29,11 + 11	0,9	0,05
Siewki z mikoryzą	91 + 13	1,8	0,34

lepiej niż te bez mikoryz (tab. 8.3), a poza tym zawierały dwa razy więcej azotu i prawie siedem razy więcej fosforu (READ 1991).

W badaniach z zastosowaniem pierwiastków znakowanych wykazano doświadczalnie, że węgiel zasymilowany przez roślinę w procesie fotosyntezy dostarczany jest do grzyba za pośrednictwem rośliny gospodarza (HARLEY i SMITH 1983). U iglastych, w tym także świerka, sacharoza jest tym fotosymilowanym cukrem, który poprzez rurki sitowe jest transportowany do miejsca konsumpcji. Miejszem tym jest strefa kontaktowa grzybni i komórek gospodarza w rejonie sieci HARTIGA, gdzie następuje rozładowanie floemu, czyli pasywne uwolnienie sacharozy. U świerka stwierdzono eksudację sacharozy do przestrzeni apoplastycznej korzenia, a także na zewnątrz korzenia do ryzosfery i mikoryzosfery (SALZER i HAGER 1991). Wiele grzybów (drożdże, saprofity, pasożyty) posiada w apoplaście enzym inwertazę zdolny rozkładać sacharozę. Enzymu takiego nie posiadają jednak grzyby mikoryzowe, takie jak *Pisolithus tinctorius*, *Hebeloma crustuliniforme* czy *Amanita muscaria* i stąd nie są one w stanie wykorzystywać bezpośrednio sacharozy jako źródła węgla (SALZER i HAGER 1993a; SCHAEFFER i wsp. 1995). Sacharoza może być jednak wykorzystywana przez symbionty świerka jako źródło energii, jeśli poddana zostanie hydrolizie przez inwertazę zlokalizowaną w ścianach komórkowych korzenia (SALZER i HAGER 1991). Produkty hydrolizy – glukoza i fruktoza są następnie łatwo pobierane przez grzyby i wykorzystywane do wzrostu i rozwoju, a także przekształcane w materiały zapasowe, takie jak trehaloza i mannitol (SÖDERSTRÖM i wsp. 1988). W mikoryzie świerka z grzybem *A. muscaria* i *Cenococcum geophilum* stwierdzono niższą zawartość glukozy i fruktozy w porównaniu z korzeniami niemikoryzowymi (SCHAEFFER i wsp. 1995). Enzym o aktywności inwertazy zlokalizowano w zawieszinie komórkowej uzyskanej z tkanek *P. abies*. Enzym ten działa w wąskim zakresie pH (4,5–6,0), i wykazuje najwyższą aktywność przy pH

4,5 i temperaturze 33°C (SALZER i HAGER 1993a). W mikoryzie świerka uwalnianie się sacharozy z komórek gospodarza do apoplastycznej przestrzeni sieci HARTIGA zależy od tempa hydrolizy sacharozy przez inwertazę związaną ze ścianą komórkową komórek korzenia. Regulacja tego enzymu w warunkach *in vivo* odbywać się może poprzez niewielkie zmiany pH w przestrzeni kontaktowej grzyb-gospodarz. Wynikają one ze zmian w aktywności H^+ – ATP-az na membranach plazmatycznych obu symbiontów, a także zależą od ilości CO_2 , będącego wynikiem aktywności oddechowej grzyba. Kwaśna inwertaza, regulująca w mikoryzie świerka dostępność wolnych cukrów dla grzybni mikoryzowej, jest w warunkach *in vivo* hamowana przez fruktozę, jeden z enzymatycznych produktów jej aktywności. Glukoza natomiast nie hamuje aktywności tego enzymu. Ponieważ grzyb mikoryzowy pobiera w pierwszym rzędzie glukozę, w związku z tym drugi produkt hydrolizy sacharozy – fruktoza gromadzi się w apoplaście przestrzeni kontaktowej grzyb-korzeń i obniża siłę przepływu sacharozy z miejsca jej powstawania (organy asymilacyjne gospodarza) do korzenia. Na podstawie badań na świerku SALZER i HAGER (1993a) uważają, że taka, oparta na sprzężeniu zwrotnym, regulacja może zapobiegać nadmiernemu rozrostowi grzyba wewnątrz organu mikoryzowego. Choć kwaśna inwertaza jest enzymem konstytutywnym, związanym ze ścianami komórek gospodarza, to grzyb, poprzez działanie auksyny, zdolny jest modyfikować aktywność tego enzymu wewnątrz mikoryz poprzez obniżenie pH przestrzeni kontaktowej grzyb-gospodarz w kierunku pH optymalnego dla tego enzymu (SALZER i HAGER 1993b).

Auksyna (kwas indoliloctowy, IAA) jest hormonem powszechnie produkowanym przez grzyby mikoryzowe i uważanym za ważny związek regulatorowy w mikoryzie (RUDAWSKA 1993). IAA zwiększa uwalnianie H^+ przez komórki gospodarza poprzez aktywność związanych z membraną plazmaty-

czą H^+ -ATP-az oraz innych enzymów pompujących protony (H^+). Dalszym efektem regulującej roli auksyny pochodzenia grzybowego jest zahamowanie pobierania glukozy przez komórki kory pierwotnej korzenia, co może powodować lepsze zaopatrzenie grzyba w ten cukier (SALZER i HAGER 1993b).

Hormonalna teoria regulacji symbiozy mikoryzowej zakłada udział metabolitów produkowanych przez grzyby mikoryzowe w inicjowaniu a następnie funkcjonowaniu symbiozy mikoryzowej. Do substancji tych, poza auksyną, należą też cytokinina, gibbereliny i etylen. Rola tych hormonów w mikoryzie badana była głównie w odniesieniu do mikoryzy sosny, ale istnieje także kilka doniesień dla świerka, które pokazują, że mechanizm działania wymienionych związków w mikoryzie jest uniwersalny (RUDAWSKA 1993).

Na tkankach świerka wykazano, że fitohormony uwalniane przez grzyby mikoryzowe pomagają likwidować część mechanizmów obronnych, jakie roślina-gospodarz wytwarza w kontakcie z grzybem, a polegających między innymi na wzroście aktywności enzymu chitynazy. Wzrost aktywności tego enzymu wykazano w zawieszinie komórkowej świerka, poddanej działaniu frakcji komórkowej grzyba *A. muscaria*. Sugeruje się, że ten, indukowany obecnością grzyba, wzrost aktywności chitynazy gospodarza może w systemie ektomikoryzowym powodować pewną, ograniczoną degradację grzybowych ścian komórkowych (zbudowanych z chityny), ułatwiając w ten sposób wymianę metabolitów pomiędzy symbiontami. Wydaje się, że za pomocą produkowanych przez siebie hormonów grzyby mikoryzowe kontrolują aktywność tego enzymu. SAUTER i HAGER (1989) wykazali, że u świerka traktowanie hormonami (auksyną i cytokinina) spowodowało wielokrotne obniżenie aktywności enzymu chitynazy.

Jednym z najbardziej charakterystycznych efektów obserwowanych w układzie grzyb-gospodarz, zarówno w patogenezie,

jak i w symbiozie, jest produkcja przez roślinę aktywnego tlenu (DOKE 1985; SCHWACKE i HAGER 1992). W zawieszinie komórek świerka pod wpływem składników ścian komórkowych grzybów ektomikoryzowych *A. muscaria* i *H. crustuliniforme* następuje przejściowe tworzenie aktywnego tlenu. Jednocześnie stwierdzono, że auksyna grzybowa może zapobiegać indukowanemu przez fragmenty grzybowych ścian komórkowych (działające jak elicitory) tworzeniu w tkankach gospodarza enzymów obronnych, takich jak peroksydaza. Jest interesujące, że elicitory produkcji aktywnego tlenu z grzybów mikoryzowych mają dużo mniejsze możliwości indukcji, niż podobnej natury i stężenia substancje z patogena *Heterobasidion annosum*. Aktywne formy tlenu produkowane przez roślinę gospodarza w odpowiedzi na kontakt z grzybem symbiotycznym, czy patogenicznym, ograniczają nadmierny rozrost grzybni (w mniejszym stopniu mikoryzowej, w większym patogenicznej) poprzez utlenianie lipidów i w ten sposób niszczenie membran plazmatycznych komórek grzybowych (SCHWACKE i HAGER 1992).

8.2.6. Ochronna rola mikoryzy

Grzyby ektomikoryzowe stanowią ważny składnik populacji mikroorganizmów zasiedlających ryzosferę. Dzięki specyficznym właściwościom włączone są w procesy antagonizmu biologicznego, zapobiegania chorobom, a nawet eliminacji pewnych organizmów chorobotwórczych. Podkreśla się, że rola ektomikoryz w ochronie systemu korzeniowego drzewa przed atakiem patogena jest jej podstawową rolą ekologiczną, przewyższającą nawet pod względem znaczenia zwiększone pobieranie z gleby składników mineralnych i wody.

Szereg autorów wykazało, że symbionty mikoryzowe świerka mogą wywierać ochronny wpływ przed patogenami atakującymi korzenie tego drzewa. ČERVINKOVÁ (1989) wykazała inhibicję wzrostu grzybni

Heterobasidion annosum wyizolowanej z korzeni świerka przez ektomikoryzowego symbionta *Paxillus involutus* (krowiak podwinęty = olszówka). HYPPEL (1968) stwierdził, że choć grzyb mikoryzowy *Suillus bovinus* nie zapewniał całkowitej ochrony siewek świerka przed *H. annosum*, ale w wielu wypadkach zapobiegał wchodzeniu patogena do wnętrza komórek gospodarza. *Laccaria laccata* (lakówka) wywierała ochronny wpływ przed infekcją patogena *Fusarium oxysporum* (STACK i SINCLAIR 1975), a *Tricholoma saponaceum* (gąska) i *Hebeloma crustuliniforme* (włośnianka) zapobiegały infekcji przez patogena wywołującego zgniliznę korzeniową z rodzaju *Pythium* (PERRIN i GARBAYE 1983). SAMPANGI i współpracownicy (1986) wykazali, że siewki świerka zaszczepione grzybem *L. laccata* były dużo odporniejsze na atak patogena korzeniowego *Fusarium oxysporum*, powszechnie występującego w glebie szkółkowej. Odkazanie gleby bromkiem metylu okazało się ważnym czynnikiem współdziałającym w ochronie systemu korzeniowego świerka przed glebowymi patogenami korzeniowymi (tab. 8.4).

Mechanizmy ochronnej roli grzybów mikoryzowych przed patogenami nie są całkowicie poznane, choć sugeruje się szereg możliwości. ZAK (1964), MARX (1972) oraz SAMPANGI i PERRIN (1985) proponują kilka mechanizmów, poprzez które grzyby mikoryzowe mogą chronić korzenie przed patogenami. Ochrona ta może odbywać się między innymi poprzez antybiozę, czyli bezpośredni wpływ na wzrost grzybni, stymulację antagonistycznej populacji orga-

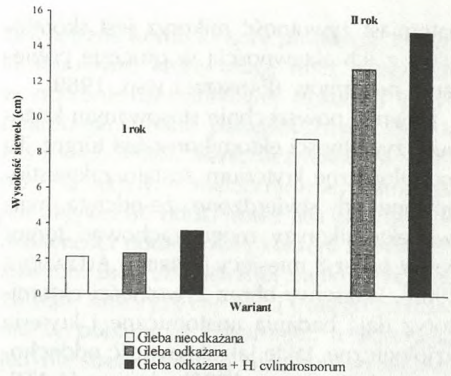
nizmów rizosfery lub indukcję specyficznych mechanizmów odpornościowych w tkankach gospodarza (np. wzrost poziomu fenoli i terpenów).

W związku z powszechnie występującym problemem zamierania lasów zwraca się często uwagę na związek przyczynowy, jaki istnieje pomiędzy skażeniem środowiska, osłabieniem a nawet zamieraniem mikoryz i rozprzestrzenianiem się niektórych patogenów korzeniowych. LISS i wsp. (1983) wykazali, że poprzez zamierające mikoryzy świerka wchodzi do żywych tkanek korzenia grzyby patogeniczne. W pierwszej kolejności atakowane są tkanki przewodzące, a następnie infekcja rozprzestrzenia się po otaczającym wiązki przewodzące mięksiszu kory pierwotnej korzenia. HAUG i współpracownicy (1988) zauważyli w zamierających drzewostanach świerkowych z osłabioną mikoryzą, pojawianie się *Mycelium radialis atrovirens*, określając go jako patogena osłabionych drzew, bądź saprofita tkanek kory pierwotnej. Ponieważ grzyb ten ma niewielkie możliwości penetracji do tkanek przewodzących, nie powoduje on na ogół śmierci gospodarza, a jedynie jego osłabienie. Dużo agresywniejszym patogenem jest *Cryptosporiopsis* cf. *abietina*, który infekuje tkanki przewodzące i powoduje szybkie zamieranie siewek świerka bez mikoryz. Generalnie na glebach i w środowisku skażonym świerk nie jest w stanie stworzyć normalnych mikoryz i w związku z tym łatwiej ulega infekcji patogenów (PERRIN i ESTIVALET 1990). Stąd tak ważne jest, aby siewki świerka produkowane w szkółkach odznaczały się

Tabela 8.4. Występowanie zgnilizny korzeniowej na siewkach świerka zaszczepionych różnymi szczepami grzyba mikoryzowego *Laccaria* spp. (wg SAMPANGI i wsp. 1986)

Wariant doświadczenia	Indeks rozwoju choroby	
	po 23 tygodniach	po 46 tygodniach
Kontrola (gleba nie odkazana)	2,9	3,5
Kontrola (gleba odkazana bromkiem metylu)	2,2	1,5
<i>Laccaria</i> szczep S-1023	2,0	1,7
<i>Laccaria</i> szczep 238 A	0,4	0,7
<i>Laccaria bicolor</i>	1,6	1,6
<i>Laccaria</i> szczep S 238 A w granulkach z alginianu sodu	0,7	1,3
<i>Laccaria</i> szczep 238	1,7	1,6

obfitą mikoryzą, która wpłynie dodatnio na ich wzrost, a także pozwoli skutecznie walczyć z patogenami. LE TACON i współpracownicy (1986) wykazali, że siewki świerka rosnące w szkółce w glebie odkażanej (co w zasadniczy sposób eliminuje zarodniki takich patogenów jak *Rhizoctonia solani*, *Pythium* sp. i *Fusarium oxysporum*), charakteryzowały się dużo lepszym wyglądem i wzrostem, szczególnie w drugim roku od wysiewu. Sztuczna inokulacja tych siewek grzybem *H. cylindrosporium* zwiększyła wysokość strzałki o 40%. Jednoczesne zastosowanie odkażania gleby oraz sztuczna inokulacja zwiększyły przyrosty świerka nawet o 110% w stosunku do nietraktowanej kontroli (ryc. 8.7).



Ryc. 8.7. Wpływ odkażania gleby oraz sztucznej inokulacji grzybem *Hebeloma cylindrosporium* na wzrost siewek świerka w pierwszym i drugim roku wegetacji (wg LE TACON i wsp. 1986)

8.3. Wpływ stresu na mikoryzy (Barbara Kieliszewska-Rokicka)

Według definicji LEVITTA (1980) stresem jest taki czynnik środowiskowy, który ma zdolność do wywołania u rośliny potencjalnie szkodliwej zmiany chemicznej lub fizycznej. Powyższą definicję zmodyfikowali ANDERSEN i RYGIIEWICZ (1991), którzy stresem określili każdy czynnik środowiskowy zdolny do wywołania chemicznych i fizycznych zmian, bez względu na to, czy zmiany te są szkodliwe czy korzystne dla organizmu. Czynniki stresujące mogą być obce dla ekosystemu lub naturalne, lecz występujące z nadmiernym natężeniem.

Mikoryzy drzew żyjących w umiarkowanej strefie klimatycznej podlegają zmianom sezonowym, a na ich stan wpływają stropy naturalne (susza, temperatura, niedobór pokarmów) i stropy antropogeniczne, z których najczęściej są wymieniane kwaśne opady, ozon, metale ciężkie, związki azotowe. Powstawanie nowych mikoryz i ich żywotność są zależne od dostępności węgla, a każdy naturalny lub antropogeniczny czynnik, który zmienia alokację węglowodanów w roślinie może potencjalnie wpłynąć na

symbiozę mikoryzową (NYLUND 1988). Kondycja drzew obligatoryjnie mikoryzowych, do których należy świerk, zależy od mikoryzacji ich korzeni.

8.3.1. Żywotność ektomikoryz – kryteria morfologiczne, anatomiczne i fizjologiczne

W naturalnych warunkach żywotność ektomikoryz zależy od czynników glebowych (struktura i skład chemiczny gleby, wilgotność, dostępność pokarmów), od klimatu oraz od gatunku symbionta grzybowego (KOTTKE i wsp. 1993). Przyjmuje się, że ektomikoryzy żyją od kilku do kilkunastu miesięcy (HARLEY i SMITH 1983). W puli ektomikoryz drzew na stanowiskach leśnych znajdują się mikoryzy w różnych stadiach rozwojowych: młode, rosnące, w pełni rozwinięte, zamierające i martwe. Cykle rozwoju mikoryz są związane z cyklami wzrostu rośliny, które regulują przemieszczanie asymilatów z pędów do korzeni,