

MARIA RUDAWSKA

MIKORYZA

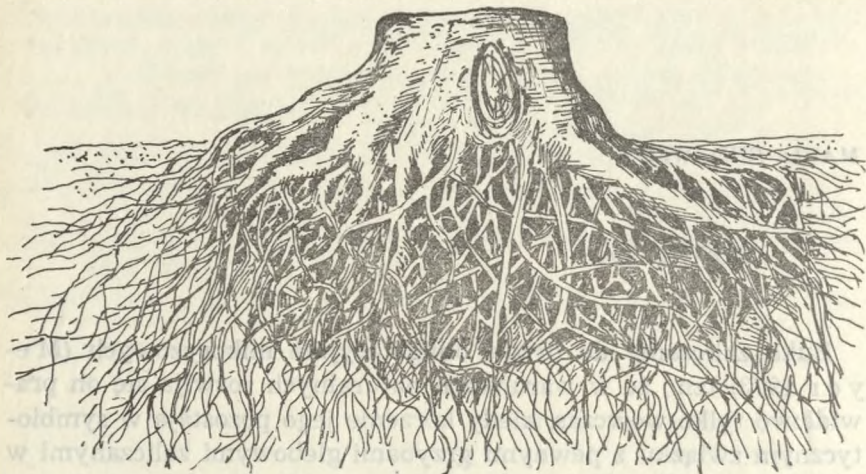
Buka zaliczamy do drzew obligatoryjnie mikoryzowych (Me-
yer 1973) tzn., że w warunkach naturalnych rozwija się on pra-
widłowo tylko wówczas, kiedy korzenie jego pozostają w symbio-
tycznym związku z pewnymi grzybami glebowymi zaliczanymi w
większości do *Basidiomycetes* (Podstawczaki). Zasadniczym typem
współżycia mikoryzowego buka jest ektomikoryza, czyli miko-
ryza zewnętrzna.

Ektomikoryzy buka należą do najlepiej opracowanych zarówno
pod względem morfologiczno-anatomicznym, jak i fizjologicznym
spośród wszystkich mikoryz drzew leśnych, dzięki ogromnej lic-
bie prac jakie poświęcili temu zagadnieniu Harley i jego uc-
niowie z Oxfordu (prace przeglądowe 1969, 1978). W Polsce nad
mikoryzą buka pracował Dominik. Z zakresu ekologii miko-
trofizmu buka opublikował kilka prac sam i z innymi autorami
(1954, 1955, 1957, 1961). Wszystkie doniesienia na temat mikoryzy
buka dotyczą gatunku buka europejskiego *Fagus sylvatica* L.

CHARAKTERYSTYKA SYSTEMU KORZENIOWEGO

System korzeniowy buka został po raz pierwszy scharakteryzo-
wany przez Büsgena (1905), a następnie badany był szczegó-
łowo przez Harleya (1937, 1939a, 1940, 1959) i Clowesa
(1950, 1951, 1954) zarówno w naturalnych zbiorowiskach leśnych
jak też w warunkach eksperymentalnych.

System korzeniowy buka kolonizuje glebę bezpośrednio pod o-
kapem drzewa i charakteryzuje się obecnością w powierzchni-



Ryc. 1. Centralna część systemu korzeniowego buka (Riedacker 1981)

wej warstwie gleby bardzo dużej liczby delikatnych korzonków (ryc. 1), stąd określony został przez B ü s g e n a jako intensywny. Akumulacja drobnych korzonków tuż pod powierzchnią gleby jest szczególnie widoczna w warunkach zwartych drzewostanów bukowych. Objawia się tam podział końcowych odgałęzień na tzw. „długie” i „krótkie” korzenie, tj. korzenie o potencjalnie nieograniczonym wzroście na długość — główne korzenie systemu oraz ich odgałęzienia, które wykazują ograniczony wzrost na długość i żyją stosunkowo krótko. Krótkie korzenie są często określane jako korzenie odżywcze i przypisuje im się głównie funkcję absorpcji pokarmów. W przeciwieństwie jednak do innych drzew, u buka również długie korzenie, a przynajmniej ich apikalna część, obok swej zasadniczej funkcji przytwierdzenia rośliny do podłoża, mogą absorbować wodę i sole mineralne i często są wyposażone we włosniki.

System korzeniowy buka różni się więc wyraźnie od korzeni sosny, która wykazuje istotne, jakościowe różnice pomiędzy długimi i krótkimi korzeniami (Preston 1943, Hatch 1937, Hatch, Doak 1933), podczas gdy u buka oba typy korzeni płynnie przechodzą jeden w drugi (Clowes 1950).

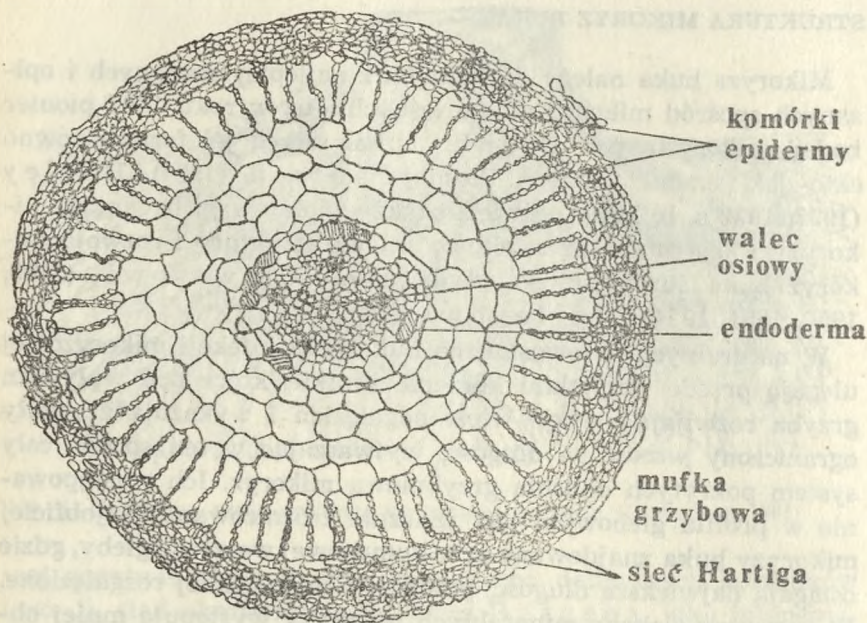
STRUKTURA MIKORYZ BUKA

Mikoryza buka należy do jednych z najlepiej zbadanych i opisanych spośród mikoryz drzew leśnych. Już w roku 1887 pionier badań mikoryzowych, Frank, opisał szereg jej form zarówno ekto- jak i endotroficznych. Później Paulson (1924) i Harley (1937, 1939 a, b, 1940) poświęcili także wiele uwagi badaniom mikoryzy *F. sylvatica*. Szczegółową analizę struktury i rozwoju mikoryz buka europejskiego zawdzięczamy Clowesowi (1949, 1950, 1951, 1954) i Harleyowi (1959).

W naturalnych drzewostanach bukowych infekcji mikoryzowej ulegają przede wszystkim korzenie krótkie, które pod wpływem grzyba rozwijają zwykle wiele odgałęzień i wykazują z reguły ograniczony wzrost na długość, wytwarzając w ten sposób cały system pokrytych opilnią grzybniową mikoryz. Ich występowanie w profilu glebowym jest znacznie zróżnicowane. Najobficiej mikoryzy buka znajdowane są w humusowej warstwie gleby, gdzie osiągają największą długość, przekrój i są najsilniej rozgałęzione. W bogatych glebach mineralnych mikoryzy występują mniej obficie i zwykle są słabiej rozgałęzione (Harley 1937, Dominik 1957).

W zależności od charakteru infekcji mikoryzowej można wyróżnić u buka trzy zasadnicze typy mikoryz: ektomikoryzę, ektendomikoryzę i mikoryzę perytroficzną.

Ektomikoryza jest najbardziej rozpowszechnionym typem infekcji mikoryzowej u buka. Na przekroju poprzecznym, w formie dojrzałej ma ona strukturę jak pokazano na rycinie 2. Korzeń otoczony jest warstwą pseudoparenchymy, tzw. mufką lub opilnią grzybniową, której grubość waha się od 20—40 μm przy grubości korzonka 300—500 μm . Mufka grzybniowa stanowi około 20—30% całkowitej objętości korzenia i 34—45% całkowitej suchej masy. Ektomikoryzy charakteryzują się wysoką zawartością wody (85—90% świeżej masy) oraz potasu, azotu i fosforu (Harley 1959). Mufka grzybniowa jest podzielona, często dość ostro, na dwa regiony (Harley 1959). Zewnętrzna warstwa o charakterze pseudoparenchymatycznym złożona jest z dużych komórek z nieco zgrubiałymi ścianami, pomiędzy którymi przestrzenie międzykomórko-



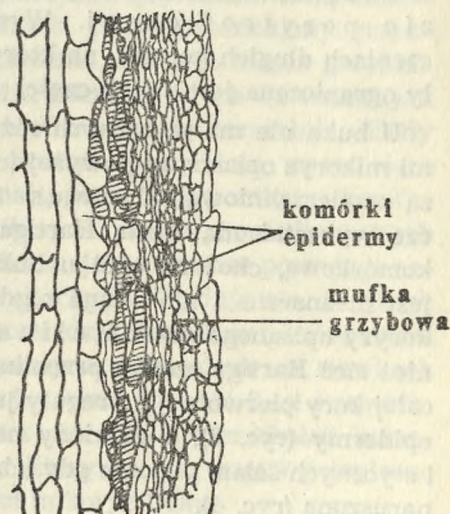
Ryc. 2. Schemat przekroju poprzecznego ektomikoryzy buka z charakterystycznie wydłużonymi komórkami epidermy. Zakreskowano komórki endodermy wypełnione taniną (Clowes 1951)

we są małe lub ich brak. Wewnętrzna warstwa mufki składa się z komórek bardziej owalnych, o luźniejszej strukturze, z mniej zgrubiałymi ścianami i większymi przestrzeniami międzykomórkowymi. W warstwie wewnętrznej cytoplazma komórek grzybni wydaje się gęściejsza, a barwa jąder bardziej intensywna. Zewnętrzna warstwa opilśni grzybniowej jest u buka na powierzchni dość gładka i ma połączenia z glebą za pomocą strzępków grzybni tworzących często delikatne, spłaszczone sznury. Wewnętrzna warstwa mufki grzybniowej również rozprzestrzenia się, tyle że w kierunku komórek epidermy i kory pierwotnej korzenia, tworząc pomiędzy nimi międzykomórkową sieć strzępek grzybni zwaną siecią Hartiga. U większości korzeni buka sieć Hartiga rozprzestrzenia się tylko pomiędzy komórkami epidermy i kilkoma pierwszymi warstwami kory pierwotnej, choć na korzeniach o małym

przekroju może dochodzić do głębszych jej warstw, a nawet endodermy. Endoderma nie jest jednak nigdy penetrowana przez grzybnię, przynajmniej tak długo, dopóki w symbiozie mikoryzowej utrzymywana jest równowaga pomiędzy aktywnością grzyba i gospodarza.

Komórki korzenia, a przede wszystkim epidermy ulegają u buka pod wpływem infekcji grzyba charakterystycznemu wydłużeniu w kierunku promienistym (ryc. 2). Ten rys jest wyraźniej zaznaczony w korzeniach o dużym przekroju, w których grzyb nie wchodzi daleko w głąb kory pierwotnej, a jest zupełnie nieobecny przy mikoryzach słabo rozwiniętych. Penetracja grzybowa pomiędzy komórkami kory pierwotnej jest często ograniczona przez barierę taninową, która może wystąpić w postaci impregnacji ścian komórkowych albo kropli w cytoplazmie komórek. U buka, w przeciwieństwie do innych roślin, bariera ta rzadko występuje poza komórkami endodermy (Mac Dougal, Doufrenoy 1946).

W większości przypadków ektomikoryzy buka z dobrze rozwiniętą siecią Hartiga, grzybnia wchodzi również do wnętrza komórek kory pierwotnej. Ten typ infekcji nazwany został ektendomikoryzą (Melin 1923). Stopień penetracji komórek w

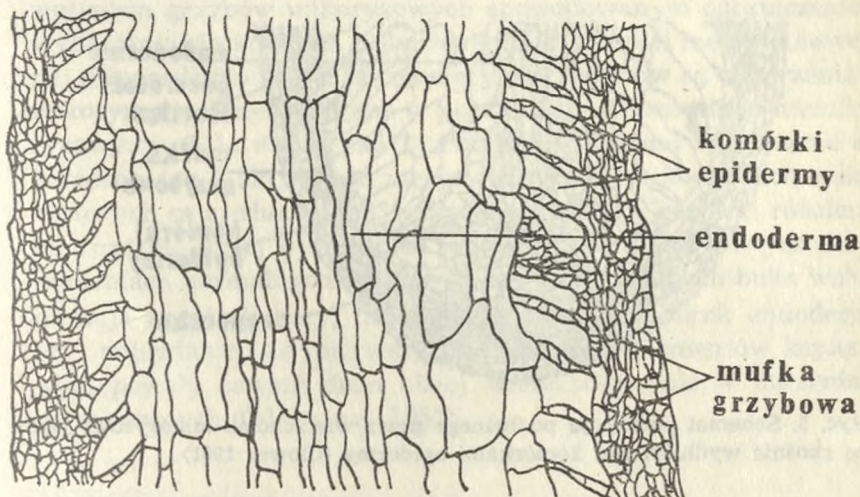


Ryc. 3. Schemat przekroju pędłużnego mikoryzy perytroficznej buka w rejonie powstawania włośników. Zakreskowano martwe komórki czapczki zamknięte w mufce grzybniowej (Clowes 1951)

tym typie mikoryzy jest bardzo zróżnicowany. Niekiedy może być ledwie zaznaczony, a czasami przedstawia typowy obraz wewnątrzkomórkowej infekcji. Z zasady mikoryzy z silnie zaznaczoną penetracją wewnątrzkomórkową są grube na przekroju poprzecznym, a także nieregularnie rozgałęzione. Ich osie wydają się wtórnie zgrubiałe albo zdrewniałe (Harley 1959).

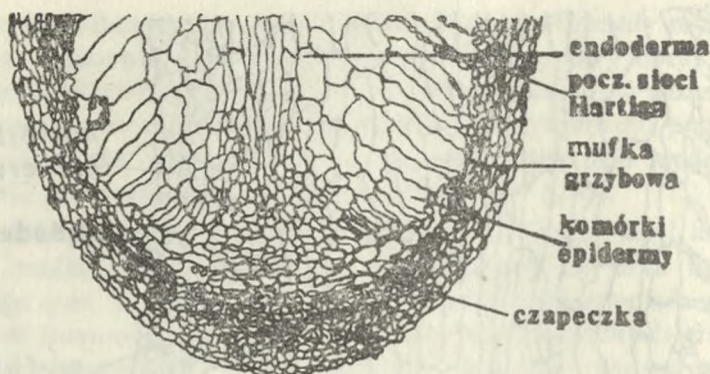
Niektóre grubsze korzenie buka (zarówno długie jak i krótkie) mają mufkę pseudoparenchymy grzybniowej, ale brak im sieci Hartiga (ryc. 3). Grzyb leży na powierzchni epidermy lub zewnętrznych komórek czapeczki, a w niektórych przypadkach grzybnia przenika zewnętrzne ściany komórek epidermy tworząc w nich nabrzmiałe pęcherzyki. Niekiedy wewnątrzkomórkowa grzybnia rozprzestrzenia się przez korę nawet do merystemu (Clowes 1951). W korzeniach bez międzykomórkowej grzybni, czyli sieci Hartiga, korzenie nie przestają wytwarzać włósników jak to ma miejsce w innych typach mikoryz. Krótkie włósniki przenikają w kierunku zgniecionych komórek czapeczki leżących pomiędzy epidermą a mufką grzybniową, lecz na tym kończą swój wzrost i dalej się nie wydłużają (ryc. 3). Ten typ mikoryzy Clowes (1951) nazywa mikoryzą ektotroficzną powierzchniową, co odpowiada opisaną przez Jahna w 1934 r. mikoryzie perytroficznej. Występuje ona najczęściej na zakończeniach długich korzeni, na których infekcja mikoryzowa z reguły ograniczona jest do ich części wierzchołkowej.

U buka nie ma wyraźnych różnic pomiędzy tymi trzema typami mikoryz opisanymi powyżej (ekto-, ektendomikoryzą i mikoryzą powierzchniową) (Clowes 1951). Większość mikoryz z dobrze wykształconą siecią Hartiga ma także grzybnię wewnątrzkomórkową, choć na ogół u buka wewnątrzkomórkowa infekcja jest nieznaczna i nie osiąga nigdy typowego stadium ektendomikoryzy opisanego przez Melina (1923) dla brzozy i osiki. Również sieć Hartiga rzadko przenika przestrzenie międzykomórkowe całej kory pierwotnej i z reguły jest ograniczona tylko do komórek epidermy (ryc. 2), a niekiedy nawet tylko do ich zewnętrznych i stycznych ścian, podczas gdy ich część wewnętrzna pozostaje nie naruszona (ryc. 4).



Ryc. 4. Schemat przekroju podłużnego ektomikoryzy buka powyżej strefy wydłużania, z siecią Hartiga zlokalizowaną tylko pomiędzy stycznymi ścianami epidermy (Clowes 1951)

Przebieg infekcji mikoryzowej na korzeniach buka można łatwo prześledzić w pierwszym roku rozwoju siewki. Najwcześniej rozpoznawalne stadia infekcji mikoryzowej przedstawiają się jako niewielkie poprzerywane skrawki pseudoparenchymy grzybniowej, leżące na powierzchni korzenia. Na tym etapie grzybnia nigdy nie wnika pomiędzy komórki korzenia, które we wczesnych stadiach infekcji mikoryzowej wydłużają się normalnie. Kiedy mufka grzybniowa obejmie cały korzeń i pogrubieje, wyrastające z niej strzępki grzybni rozpoczynają penetrację pomiędzy komórkami korzenia. W czasie kiedy mikoryza osiągnie to stadium grzyb przez wydzielane przez siebie substancje wzrostowe powoduje zahamowanie wydłużania komórek korzenia. Wydaje się, że grzyb nigdy nie tworzy sieci Hartiga pomiędzy komórkami, które nadal się wydłużają. Sieć Hartiga rozpoczyna tworzyć się na siewkach buka w czasie gdy mufka grzybniowa ma grubość 3—4 komórek. W miarę rozrostu mufki pokrywa ona także wierzchołek korzenia i różnicuje się na dwie charakterystyczne warstwy (opisane poprzednio) typowe dla większości mikoryz buka.



Ryc. 5. Schemat przekroju podłużnego przez wierzchołek mikoryzowy buka ze skośnie wydłużonymi komórkami epidermy (Clowes 1951)

Przedstawiony powyżej schemat infekcji mikoryzowej siewek buka zaproponowany przez Clowesa (1951) różni się zasadniczo od koncepcji Melina (1921), który uważa, że grzyb istnieje najpierw we wnętrzu komórek kory pierwotnej korzenia. Stąd, wg Melina, strzępki grzybni rozprzestrzeniają się pomiędzy komórkami epidermy na zewnątrz i tworzą mufkę grzybniową.

Bardzo charakterystycznym rysem mikoryzy u buka jest skośne ustawienie komórek epidermy w stosunku do osi korzenia, tak że ich ściany zewnętrzne są przesunięte w dół w stosunku do ścian wewnętrznych. Obrazują to zjawisko podłużne przekroje zarówno wierzchołkowych (ryc. 5), jak i pozawierzchołkowych (ryc. 4) odcińków korzeni z mikoryzą. Hipoteza Clowesa (1951) tłumaczy, że istnienie skośnych komórek epidermy w mikoryzie buka spowodowane jest nieznacznym wydłużeniem się komórek walca osiowego. Komórki te jako oddalone od grzyba i nie będące pod bezpośrednim wpływem jego metabolitów wydłużają się popychając w dół wierzchołek i mufkę grzybniową przylegającą do ścian epidermy.

W związku z aktywnością metaboliczną grzyba w korzeniach mikoryzowych występują istotne różnice w przebiegu niektórych procesów morfogenetycznych w porównaniu z korzeniami niezażakowanymi. Wspomniano już o zahamowaniu wzrostu korzeni pod

wplywem grzybów mikoryzowych spowodowanym ograniczeniem wydłużania się komórek i obniżeniem aktywności merystematycznej. Stwierdzono także, że rozmiary merystemów są w korzeniach mikoryzowych zredukowane w porównaniu z korzeniami niemikoryzowymi (Clowes 1951). Ponieważ zarówno wydłużanie się komórek jak i aktywność merystematyczna w korzeniach mikoryzowych są zredukowane, wykazano także, że komórki różnicują się znacznie bliżej wierzchołka w korzeniach mikoryzowych niż w korzeniach normalnych. W mikoryzowych korzeniach buka wakuolizacja komórek kory, impregnacja taniną komórek endodermy czy pojawianie się pierwszych dojrzałych elementów ksylemu występowały zawsze dużo bliżej wierzchołka, niż w korzeniach niezakażonych (Clowes 1951).

PODZIAŁ MIKORYZ BUKA

Pozbawione wtórnych zgrubień korzenie, które obserwujemy na systemie korzeniowym buka, można w zależności od nasilenia infekcji mikoryzowej zakwalifikować do kilku grup. Przedstawiony poniżej podział zapożyczony został z pracy Harleya (1959).

KORZENIE NIEZAKAŻONE PRZEZ GRZYBY MIKORYZOWE

Wykazują potencjalnie nieograniczony wzrost i są zawsze obecne, lecz szczególnie obficie wiosną i jesienią. Do tej grupy należą całkowicie niezakażone osie korzeniowe, jak też przedłużenia zakażonych korzeni, które przebiły mufkę grzybniową i rosną dalej już bez grzyba. Na korzeniach niezakażonych mogą wystąpić odgałęzienia z mikoryzą, miejscami mikoryza perytroficzna lub na całej powierzchni będąc niezakażone korzenie te mogą mieć zainfekowany wierzchołek z normalną mufką i siecią Hartiga.

MIKORYZA PERYTROFICZNA

Tworzy się ona na tych samych korzeniach, które wymieniono w punkcie 1, ale w tym przypadku zewnętrzna warstwa mufki grzybniowej zamyka całkowicie wierzchołek. Niekiedy mufka wo-

kół wierzchołka jest niezwykle cienką mgiełką o kilku mikrometrach grubości, z paru lokalnie grubszymi miejscami. Ten typ mikoryz tworzy się na korzeniach o różnej grubości, których aktywny wzrost mimo obecności tej mikoryzy jest nadal kontynuowany. Mufka grzybniowa z racji jej powierzchniowego kontaktu z korzeniem jest łatwa do oddzielenia.

ROZPROSZONY SYSTEM KORZENI MIKORYZOWYCH

Obejmuje on odgałęzienia boczne systemu korzeniowego, na które składają się zarówno całkowicie zainfekowane korzenie mikoryzowe, zwykle barwy jasnobrązowej, jak i wplecione pomiędzy nie korzenie niezakażone lub zakażone tylko powierzchniowo. Wygląda to tak, jak gdyby grzyb kontrolował wzrost pewnych odgałęzień bocznych, które zostają całkowicie opanowane przez grzyba, podczas gdy inne, homologiczne odgałęzienia zatrzymują swą zdolność do wzrostu na długość. Charakterystyczne dla tego rodzaju zainfekowania systemu korzeniowego jest jego bardzo silne rozczłonkowanie, jak gdyby grzyb ograniczając możliwość jego wydłużania się jednocześnie stymulował rozgałęzianie się korzenia. Ten typ systemu korzeniowego, będącego mieszaniną korzeni mikoryzowych i niemikoryzowych jest powszechny w powierzchniowych warstwach większości gleb leśnych, a szczególnie na stosunkowo wilgotnych stanowiskach gleb brunatnych w warstwie ściółki i humusu.

PIRAMIDALNY SYSTEM KORZENI MIKORYZOWYCH

System ten jest podobny do systemu rozproszonego, z tym wyjątkiem, że niezakażone wierzchołki spotyka się w nim bardzo rzadko. Korzenie boczne wraz z odgałęzieniami przyjmują formę choinek, przy czym każdy wierzchołek jest całkowicie pokryty mufką grzybniową. Do piramidalnego systemu korzeni mikoryzowych istnieje płynne przejście od poprzedniego, rozproszonego typu zakażenia mikoryzowego, przy czym można go rozważać jako stan większej aktywności grzyba, a tym samym zwiększonej

kontroli grzyba nad korzeniem. Znajdowany jest on najobficiej w warstwie F i H kwaśnych gleb leśnych o dużej zawartości próchnicy.

MIKORYZY KORALOWATE

Mikoryzy koralowate są krańcowym przypadkiem mikoryz poprzednich. Tworzą się one zwykle na korzeniach o większej średnicy, rozgałęzionych w sposób nieregularny, często tuż za wierzchołkiem wykazujących dodatkowe zgrubienia. Wewnętrzna struktura mikoryz koralowatych wykazuje duży rozwój grzybni wewnątrzkomórkowej, penetrującej komórki kory pierwotnej korzenia, jak gdyby grzyb był nadmiernie wirulentny i aktywny. Ten typ mikoryzy znajdowano w surowym humusie (mor), lecz jest on stosunkowo rzadki.

MIKORYZY BULWKOWATE

Mikoryzy bulwkowate są innym przykładem wyjątkowej aktywności symbionta grzybowego. Są to zespoły krótkich korzeni mikoryzowych otoczonych wspólną opilsnią i przybierających kształt nieregularnych, małych bulwek. Bulwki do 1,5 cm średnicy znajdowano w glebach nasiąkniętych wodą. Spotykane są bardzo rzadko, ale ich istnienie u buka jest warte odnotowania z racji występowania podobnych zakażeń u *Pinaceae*.

Z korzeni buka znajdujących na dorosłych osobnikach wyizolowano ponadto grzyby, które również tworzą charakterystyczne typy mikoryz (Harley 1959). Są to mikoryzy tworzone przez grzyb *Cenococcum graniformae* (Sow. Ferd. i Winge), przedstawiające się jako czarne korzonki, zwykle słabo rozgałęzione spotykane na ubogich glebach w bardzo zwartych drzewostanach bukowych.

Ostatnim z opisanych typów mikoryzy u buka jest infekcja wtórna, w której grzyb kolonizuje powierzchnię już istniejącej mikoryzy. Nowa grzybnia jest łatwa do odróżnienia z racji jej koloru, który jest często żółty, brązowy, czarny lub różowy, tworzy

całkowitą lub częściową mufkę na zewnątrz mufki poprzedniej. Grzyb tworzący ten typ mikoryzy to *Mycelium radialis atrovirens* Melin. (Harley 1959). W zespołach buka nad Bałtykiem Dominiak (1957) opisał także mikoryzy tworzone przez *Mycelium radialis fagi* (Chan).

GRZYBY TWORZĄCE SYMBIOZĘ MIKORYZOWĄ Z BUKIEM

Większość grzybów mikoryzowych zdolnych do tworzenia mikoryzy z bukiem należy do klasy *Basidiomycetes* (Podstawczaki) i rodzin *Amanitaceae*, *Boletaceae*, *Russulaceae* i *Cortinariaceae*. Najczęściej spotykane symbionty mikoryzowe buka to borowiki, rydze, muchomory, kurki, gąski, zasłonaki i grzyb z rodzaju *Hebeloma* — włośnianka. Ponadto, jak podaje Le Tacon (1981), do symbiontów mikoryzowych buka należy kilka workowców (*Ascomycetes*), które być może są znacznie liczniejsze jako składniki mikoryz, lecz z racji ich hypogeicznego typu owocowania nie zawsze znajdowane i identyfikowane. Jeśli chce się być bardzo dokładnym to na listę symbiontów mikoryzowych powinno wciągać się tylko te gatunki grzybów, z którymi udało się uzyskać syntezę mikoryzową w warunkach *in vitro*. Taka sytuacja ma miejsce np. u sosny, której nasiona dają się łatwo sterylizować powierzchniowo i uzyskanie sterylnych syntez mikoryzowych nie przedstawia większego problemu. Drzewa z *Angiospermae* (Okrytozalążkowe), w tym również buk, posiadające duże, trudne do sterylizacji nasiona, mają niewiele symbiontów udowodnionych drogą sterylnych kultur. Stąd lista symbiontów mikoryzowych buka obejmuje w większości grzyby o wysokim prawdopodobieństwie tworzenia mikoryz z tym drzewem. Opracowano ją na podstawie ich częstego występowania w zwartych drzewostanach bukowych. Le Tacon (1981) podaje, że do najefektywniejszych symbiontów mikoryzowych buka należą grzyby z rodzaju *Hebeloma* i *Boletus*, podczas gdy *Cenococcum graniforme* (Sow.) Ferd et Winge wykazuje najniższą skuteczność jako partner mikoryzowy. Dalsze badania mikoryz buka powinny pójść w kierunku wyselekcjonowania sym-

biontów grzybowych zdolnych do tworzenia mikoryzy z bukiem o wysokiej skuteczności. Można by wtedy mieć nadzieję na polepszenie wzrostu tych drzew (Le Tacon 1981).

LISTA GRZYBÓW MIKORYZOWYCH BUKA EUROPEJSKIEGO*

Klasa: *Basidiomycetes*

Rodzina: *Amanitaceae*

1. *Amanita citrina* (Schff.) S.F. Gray
2. *Amanita rubescens* (Pers.: Fr.) Gray
3. *Amanita vaginata livido pallescens* Gill.
4. *Amanita phalloides* (Vaill.) Secr.

Rodzina: *Boletaceae*

5. *Xerocomus subtomentosus* (L.: Fr.) Quél
6. *Xerocomus chrysenteron* (Bull.: St. Amans) Quél

Rodzina: *Cortinariaceae*

7. *Cortinarius* = *C. dibaphus* Fr. var. *nemorosus* Hry.
8. *Inocybe friesii* Heim
9. *Inocybe lanuginosa* (Bull. ex Fr.) Kummer
10. *Inocybe phozeodisca* Kühn
11. *Inocybe jurana* Pat.
12. *Hebeloma crustuliniformae* (Bull.: St. Amans) Quél

Rodzina: *Entolomataceae*

13. *Clitopilus prunulus* (Scop.: Fr.) Kummer

Rodzina: *Russulaceae*

14. *Lactarius blennius* Fr.
15. *Lactarius subdulcis* Bull.: Fr.

* Pozycja 1—35 wg Garbaye, Kabre, Le Tacon, Mousain, Piou. Voiry cyt. Le Tacon 1981. Pozycja 36 i 37 wg Voiry 1981

16. *Lactarius vellereus* (Fr.) Fr.
17. *Lactarius fuliginous* Fr.
18. *Russula cyanoxantha* Schff.: Fr.
19. *Russula fellea* Fr.
20. *Russula grisea* (Pers.: Secr.) Fr.
21. *Russula mairei* Singer
22. *Russula nigricans* (Bull.) Fr.
23. *Russula ochroleuca* (Pers.) Fr.
24. *Russula vesca* Fr.
25. *Russula olivacea* (Schff.: Secr.) Fr.
26. *Russula delicata* Fr.
27. *Russula emetica* Fr.

Rodzina: *Tricholomataceae*

28. *Tricholoma columbetta* (Fr.) Kummer
29. *Tricholoma portentosum* (Fr.) Quél.
30. *Tricholomopsis rutilans* (Schff.: Fr.) Sing
31. *Tricholoma saponaceum* (Fr.) Kummer
32. *Tricholoma virgatum* (Fr.: Fr.) Kummer
33. *Laccaria laccata* (Scop.: Fr.) Bk. et Br.

Rodzina: *Hygrophoraceae*

34. *Hygrophorus eburneus* (Bull.: Fr.) Fr.

Rodzina: *Cantharellaceae*

35. *Craterellus cornucopioides* Pers.

Klasa: *Ascomycetes*Rodzina: *Tuberaceae*

36. *Tuber borchii* Witt. (= *Tuber album* Bull.)

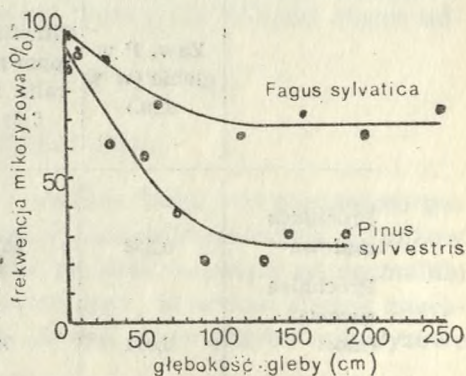
*Fungi Imperfecti**Mycelia Sterilia*

37. *Cenococcum graniforme* (Sow.) Ferd. et Winge

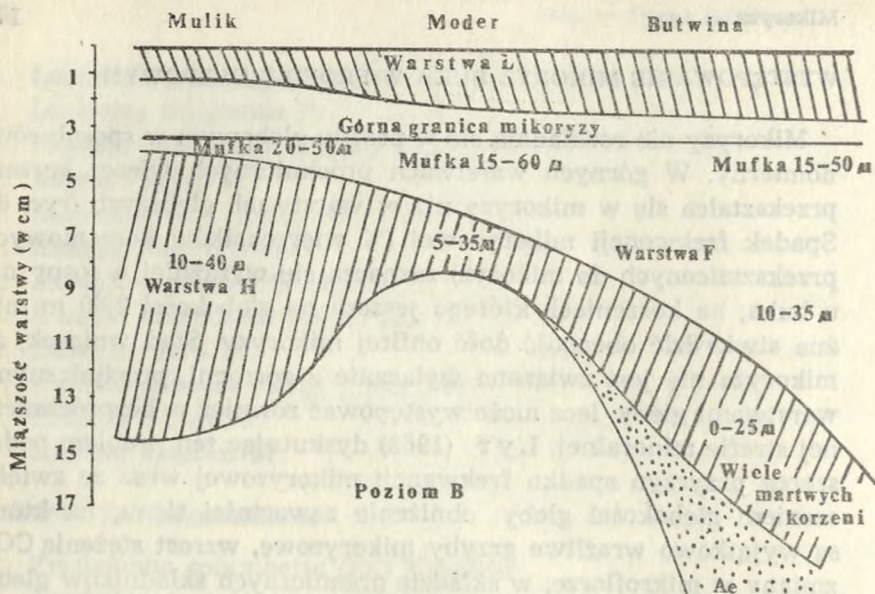
WYSTĘPOWANIE MIKORYZ BUKA W PROFILU GLEBOWYM

Mikoryzy nie rozkładają się w profilu glebowym w sposób równomierny. W górnych warstwach próchnicznych więcej korzeni przekształca się w mikoryzy niż w warstwach głębszych (ryc. 6). Spadek frekwencji mikoryzowej (% wierzchołków korzeniowych przekształconych do mikoryz) zaznacza się wyraźniej u sosny niż u buka, na korzeniach którego jeszcze na głębokości 2,60 m można stwierdzić obecność dość obfitej mikoryzy. Stąd wniosek, że mikoryza nie jest związana wyłącznie z górnymi, próchnicznymi warstwami gleby, lecz może występować również w bezpróchnicznej strefie mineralnej. Lyr (1963) dyskutując ten problem podał szereg przyczyn spadku frekwencji mikoryzowej wraz ze zwiększeniem głębokości gleby: obniżenie zawartości tlenu, na który są wyjątkowo wrażliwe grzyby mikoryzowe, wzrost stężenia CO_2 , zmiany w mikroflorze, w składzie organicznych składników gleby oraz odżywczym statusie korzeni.

Choć mikoryzy buka spotkać można w dość szerokim zakresie profilu glebowego, to jednak występowanie najobfitsze ogranicza się do kilkucentymetrowej warstwy próchnicznej. W glebach lasów liściastych i mieszanych, a więc charakterystycznych dla stanowisk buka spotkać można pod warstwą ściółki właściwej trzy różne podwarstwy: 1) próchnicę surową (mor) złożoną ze słabo rozłożonych resztek roślinnych o dobrze zachowanej strukturze tkanek i odczynie silnie kwaśnym, 2) próchnicę mo-



Ryc. 6. Zmiany we frekwencji mikoryzowej na korzeniach buka i sosny w zależności od głębokości gleby (Lyr 1963)



Ryc. 7. Grubość mufki grzybniowej na korzeniach buka w zależności od miąższości ściółki (L), warstwy moderowania (F) i warstwy humifikacji (H) w muliku, moderze i butwinie (Meyer 1969)

Tabela 1

Zawartość azotu i fosforu oraz oddychanie w próchnicy mulowej i surowej (mor) oraz frekwencja mikoryzowa siewek *Fagus sylvatica* rosnących w tych substratach (wg Meyera 1973)

	Zaw. P w glebie (w % s.m.)	Nitryfikacja (ppm mine- raliz. N po 6 tyg.)	Oddychanie gleby ($\mu\text{l O}_2/\text{g}$ s.m. org./godz.)	Frekwencja miko- ryzowa
Próchnica mulowa	0,258	251	80	86
Próchnica surowa (mor)	0,011	70	19	60

derową (moder) złożoną ze stosunkowo silnie zhumifikowanej masy organicznej, która jeszcze niezupełnie zatraciła swoją strukturę roślinną i gdzie przez mniej aktywną działalność zwierząt nie dochodzi do przemieszania substancji humusowych z mineralną częścią gleby, 3) próchnicę mulłową (mull, mulik). W muliku występuje wysoka aktywność mikroorganizmów, liście gniją szybko i przy współdziałaniu zwierząt glebowych przechodzą w ciemne, bezpostaciowe substancje humusowe dobrze wymieszane z mineralnymi częściami gleby. Grubość mufki grzybniowej na korzeniach buka w poszczególnych warstwach próchnicznych przedstawia rycina 7. Jak wykazał Meyer (1962, 1966) frekwencja mikoryzowa buka jest najwyższa w glebach aktywnych mikrobiologicznie. Najwięcej mikoryz znajdowano w słabo kwaśnej próchnicy mulłowej, podczas gdy w surowej próchnicy (mor) frekwencja mikoryzowa była niższa. Obie formy różnią się znacznie swoją aktywnością mikrobiologiczną i zawartością pokarmów (tab. 1).

Chociaż mulik miał wyższą zawartość N i P niż mor, a więc warunek raczej nie sprzyjający tworzeniu mikoryz (Björkman 1942), to jednak frekwencja mikoryzowa była wyższa w muliku niż w morze. Ponieważ w doświadczeniu tym siewki buka tworzyły korzenie jednocześnie w obu formach próchnicy, należy sądzić, że właśnie właściwości obu substratów miały główny wpływ na tworzenie mikoryz. Mulik wykazywał znacznie wyższą aktywność mikrobiologiczną niż mor i ten czynnik wydaje się w tworzeniu mikoryzy u buka odgrywać nawet ważniejszą rolę niż status odżywczy gleby.

ROLA I FUNKCJONOWANIE MIKORYZ BUKA

Rola mikoryzy dla wzrostu i rozwoju buka jest zasadniczo podobna jak u wszystkich obligatoryjnie mikoryzowych gatunków drzew leśnych. Bez mikoryzy buk nie może rozwijać się normalnie (Meyer 1973). Istnieje wiele dowodów, że wzrost siewek znacznie się zwiększa po infekcji korzeni przez grzyby mikoryzowe (Harley 1969).

Ponieważ w mikoryzie korzenie pozbawione są włosników, a mufka grzybniowa szczelnie okrywa te ich części, które mają zdolności absorbcyjne, przewodzenie wody i soli mineralnych do rośliny-gospodarza nie może odbywać się inaczej jak poprzez grzybnię. Wykazano, że mikoryzy mają powierzchnię około 1000 razy większą niż korzenie niemikoryzowe. Harley i jego współpracownicy wyjaśnili wiele mechanizmów absorbcji składników pokarmowych badając odcięte mikoryzy buka *Fagus sylvatica*. Stwierdzili, że szybkość absorbcji PO_4^{3-} przez korzenie mikoryzowe była około $5\times$ większa (tab. 2), a K^+ około dwukrotnie większa w porównaniu z korzeniami niezainfekowanymi (Harley, Wilson 1959).

Absorpcja składników pokarmowych przez mikoryzy jest procesem tlenowym, a proces akumulacji jonów jest związany z oddychaniem i pojawia się tylko przy wydatkowaniu energii metabolicznej. Korzenie mikoryzowe są pod pewnym względem podobne do korzeni niezakażonych, gdyż szybkość absorbcji zależna jest od temperatury, a inhibitory metaboliczne, jak cyjanki i azydki hamują proces pobierania jonów (Harley i in. 1953). Zastosowanie niskiej temperatury zmniejszało znacznie absorbcję fosforu przez odcięte mikoryzy buka, jak i jego dalszy aktywny transport. Pobieranie potasu zmniejszało się powoli wraz z obniżającym się stężeniem tlenu, aż do około 6% O_2 , po czym nagle opadało. Poniżej stężenia wynoszącego około 3% następowało nawet oddawanie potasu przez mikoryzę. (Harley 1959, Harley, Wilson 1959). Absorbcja fosforu wiąże się z mikoryzą w sposób szczególny, gdyż jest to pierwiastek, którego w dostępnej dla rośliny formie nie ma nigdy w glebie zbyt wiele, a dzięki mikoryzie staje się elementem bardziej labilnym (tab. 2). Bez mikoryzy tworzy się w glebie wokół korzenia bardzo szybko przestrzeń pozbawiona fosforu. Dzięki istnieniu takich wydajnych symbiontów buka jak np. *Hebeloma* sp., fosfor może być pobrany przez roślinę z odległości wielu centymetrów od korzenia (Le Tacon 1981). Ponadto grzyby symbiotyczne pozwalają drzewu na pobieranie słabo rozpuszczalnych organicznych form fosforu, które w większości gleb mineralnych stanowią połowę do

Tabela 2

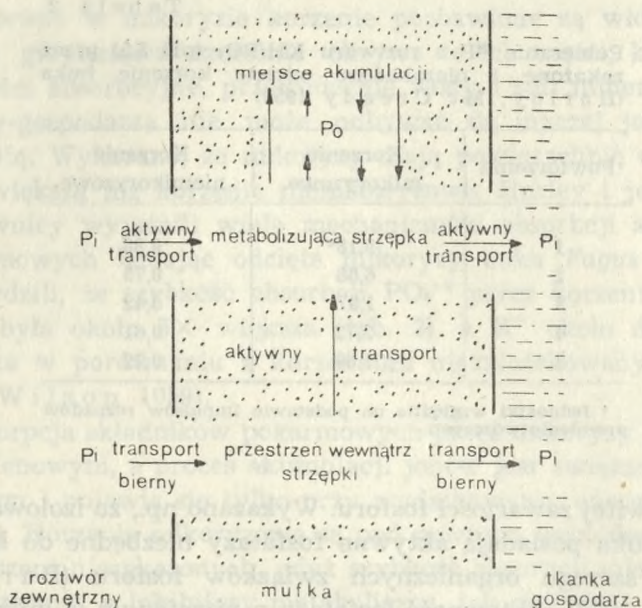
Pobieranie ^{32}P z roztworu KH_2PO_4 (pH 5,5) przez zakażone i niezakażone odcięte korzenie buka (Harley, Mc Cready 1950)

Powtórzenia	Korzenie mikoryzowe	Korzenie niemikoryzowe
1	5,18*	0,88
2	6,68	0,75
3	1,97	0,42
4	2,72	0,61
5	1,69	0,72

* Jednostki względne na podstawie impulsów rozpadów promieniotwórczych.

2/3 całkowitej zawartości fosforu. Wykazano np., że izolowane mikoryzy buka posiadają aktywne fosfatazy niezbędne do hydrolizowania szeregu organicznych związków fosforu (Bartlett, Lewis 1973). Aktywność fosfatazy-p-nitrofenylu w mikoryzach buka była 2—8 × wyższa niż w korzeniach niezakażonych, a badania histochemiczne wykazały, że przynajmniej część fosfataz zlokalizowana jest w mufce grzybniowej. Na podstawie swoich bardzo licznych doświadczeń dotyczących pobierania i transportu fosforu przez mikoryzy buka Harley (1969) zaproponował pokazany na rycinie 8 schemat przejścia fosforanu przez mufkę grzybniową: fosforany są aktywnie absorbowane przez mufkę i akumulowane w strzępkach grzybni. Następuje to stopniowo, zależnie od temperatury i dostępu tlenu. Duża część zaabsorbowanych jonów początkowo pozostaje w mufce, np. do 90% w przypadku PO_4^{3-} . Kiedy miejsca nagromadzenia fosforu zostaną wypełnione, może on dyfundować bezpośrednio do tkanki gospodarza. Kontrowersyjna jak dotąd była forma magazynowania fosforu w mufce grzybniowej. Najprawdopodobniej gromadzony on jest w wakuolach grzybowych, w postaci polifosforanów. Metachromatyczne ziarna polifosforanów obserwowali w odcinkach mufki grzybniowej *Fagus sylvatica* Chilvers i Harley (1980).

Chociaż większość opublikowanych wyników na temat pobie-



Ryc. 8. Schematyczne przedstawienie przechodzenia fosforanów przez mufkę ektomikoryzy (Harley 1969)

rania składników odżywczych dotyczy absorpcji fosforu, istnieją również pewne dane na temat fizjologii azotu w ektomikoryzie. Izolowane mikoryzy buka asymilują jony amonowe, a nie przyswajają jonów azotanowych, co prowadzi do sugestii, że niezakażone korzenie gospodarza skupiają się głównie na absorpcji azotanów, podczas gdy korzenie z mikoryzą absorbują tylko jony amonu (Carrodus 1966). Mikoryzy buka mogą również absorbować organiczne formy azotu. Carrodus (1966) obserwował pobieranie przez odcięte korzenie mikoryzowe kwasu glutaminowego, asparaginowego, glutaminy i asparaginy.

Oprócz fosforu i azotu wykazano pobieranie przez mikoryzy buka jonów rubidu, potasu, sodu i siarczanu, jednakże niewiele można powiedzieć na temat ekologicznych implikacji tych wyników (Harley, Wilson 1959).

Grzyby mikoryzowe są w swej przeważającej większości zależ-

Tabela 3

Procentowe rozmieszczenie C^{14} pobranego z roztworu znakowanej sacharozy w odciętych korzeniach buka (Lewis, Harley 1965)

Typ korzeni	Węglowodany nierozpuszczalne*	Węglowodany rozpuszczalne				
		trehaloza	sacharoza	glukoza	mannitol	fruktoza
Mikoryzowe	54,0	17,2	2,6	0,9	24,4	0,9
Niemikoryzowe	22,5	0	47,5	19,0	0	11,0

* głównie glikogen

ne od węglowodanów gospodarza, stąd temu zagadnieniu poświęcono w badaniach nad mikoryzą bardzo wiele miejsca. Dane z 1965 r. o przemieszczaniu cukrów w kierunku od rośliny gospodarza do grzyba w mikoryzie ektotroficznej pochodzą z badań Lewisa i Harleya. Głównymi rozpuszczalnymi węglowodanami znalezionymi w mikoryzie buka są cukry: glukoza, fruktoza, sacharoza i trehaloza, a także forma alkoholowa — mannitol, a z cukrów nierozpuszczalnych glikogen. Trehalozę i mannitolu nie znaleziono w niezainfekowanych grzybem korzeniach buka, co świadczy o tym, że ich obecność w mikoryzie jest zależna od obecności muffki grzybniowej. Mikoryza umieszczona w roztworze znakowanej C^{14} glukozy, gromadzi głównie trehalozę i glikogen, umieszczona w roztworze znakowanej fruktozy nagromadza mannitol, a w sacharozie nagromadza wszystkie trzy zapasowe węglowodany (tab. 3), przy czym około 2/3 zapasowych węglowodanów gromadzi się w muffce, a pozostała część w sieci Hartiga. Z drugiej strony niezainfekowane korzenie nagromadzają tylko glukozę, fruktozę i sacharozę. Trehalozę, mannitol i glikogen są więc głównymi węglowodanami grzybowymi, podczas gdy glukoza, fruktoza i sacharoza są węglowodanami gospodarza. Sacharoza jest głównym, jeśli nie jedynym węglowodanem transportowym u *Fagus*, przy czym C^{14} - sacharoza przemieszcza się głównie w obrębie tkanki gospodarza. Następnie radioaktywność przenika do muffki

grzybniowej i tam akumuluje się w trehalozie, mannitolu i glikogenie. Nie ma jednak podobnego przepływu węglowodanów w odwrotnym kierunku od grzyba do rośliny gospodarza.

Z metabolizmem węglowodanów wiąże się dość ściśle problem czynników ograniczających tworzenie mikoryz. Należą do nich światło oraz żywienie mineralne — głównie azotowe.

Generalnie uważa się, że zarówno wysokie nawożenie mineralne jak też obniżenie intensywności światła dostępnego dla rośliny poniżej pewnego poziomu nie sprzyjają tworzeniu mikoryz. Wiele uwagi w badaniach fizjologii mikoryz buka poświęcono potwierdzeniu hipotezy H a t c h a (1937) i B j ö r k m a n a (1942), o występowaniu ścisłej zależności pomiędzy intensywnością światła, wydajnością fotosyntezy i zawartością cukrów w korzeniach, jako ważnym czynnikiem w rozwoju mikoryz. I tak H a r l e y (1948) wykazał, że pierwsze mikoryzy u buka pojawiały się na korzeniach dopiero wówczas, kiedy siewka wykształciła w dostatecznym stopniu pierwsze liście i była zdolna do wydajnej fotosyntezy. Zostało to potwierdzone w badaniach W i l s o n a (1951). H a r l e y i W a i d (1955) badając wpływ światła na mikoryzy buka wykazali zmniejszanie się ilości mikoryz pod wpływem ograniczonego dostępu światła oraz istnienie korelacji pomiędzy nasileniem infekcji mikoryzowej a wzrastającą zawartością cukrów w korzeniach. Ponadto w doświadczeniu tym zwiększone nawożenie zmniejszało infekcję mikoryzową. Jednocześnie jednak ci sami autorzy uzyskiwali w doświadczeniu z siewkami buka brak korelacji pomiędzy rozwojem mikoryz a zawartością cukrów w korzeniach czy zastosowaniem nawożenia, tłumacząc te kontrowersje faktem, że różne typy mikoryz, a ściślej różne grzyby tę mikoryzę tworzące, wymagają dość zróżnicowanych warunków ekologicznych. Tworzone często niezwykle obficie (a mało skuteczne) mikoryzy buka z *Cenococcum graniforme* znane są jako występujące w warunkach niskiej intensywności światła, podczas gdy inne mikoryzy wymagają dobrego oświetlenia. Stąd w doświadczeniach, w których mikoryzy tworzone są przez wiele grzybów trudno jest oczekiwać jednoznacznych wyników. Prawdopodobnie takie wytłumaczenie da się również zastosować do dość kontrowersyjnych rezul-

tatów wpływu nawożenia mineralnego na mikoryzy buka. Meyer (1962) hodując siewki buka europejskiego w glebie o różnej żyzności stwierdził, że po dodaniu azotu i fosforu do gleb o najwyższej zasobności w składniki pokarmowe, tworzenie mikoryz nie zostało zredukowane, lecz niekiedy nawet zwiększało się. Jednocześnie Blaise i Garbaye (1983) stwierdzili, że wprawdzie na 9-letnich stanowiskach buka wzrost drzew był najlepszy na poletkach z pełnym (N, P, K, Ca) nawożeniem, jednakże wystąpiły istotne zmiany w strukturze systemu korzeniowego. Wszystkie drobne korzenie były mikoryzowe, lecz w porównaniu z kontrolą ich całkowita liczba zmniejszyła się o połowę, a obfite, rozgałęzione mikoryzy zostały zastąpione przez pojedyncze i gładkie. Wyniki te wskazują więc, że nawożenie zredukowało zarówno stopień skolonizowania gleby przez korzenie, jak też ilość mikoryz.

Oprócz bezpośredniego wpływu ektomikoryz na obieg składników pokarmowych i przepływ energii, istnieją dane świadczące o jej ochronnej roli przeciwko niektórym organizmom wywołującym choroby korzeni. Mufka grzybniowa stanowi bowiem zarówno mechaniczną barierę chroniącą korzenie przed patogenami, jak i ochronę chemiczną poprzez wytwarzanie przez grzyby mikoryzowe substancji bakteriobójczych (Żak 1964). Ponadto grzyby mikoryzowe mogą zaopatrywać gospodarza w auksyny, cytokininy, gibereliny i witaminy, jak też inne, niezidentyfikowane metabolity o charakterze regulatorów wzrostu, które wywierają kompleksowy wpływ na wiele roślinnych procesów fizjologicznych jak fotosynteza, transport i morfogeneza (Slankis 1973).

Instytut Dendrologii
ul. Parkowa 5
62-035 Kórnik

LITERATURA

- Bartlett E.M., Lewis D.H. 1973. Surface phosphatase activity of mycorrhizal roots of beech. *Soil. Biol. Biochem.* 5: 249—257.
- Björkman E. 1942. Über die Bedingungen der Mykorrhizabildung bei Kiefer und Fichte. *Symb. Bot. Upsal.* 6: 1—191.

- Blaise T., Garbaye J. 1983. Effects of mineral fertilization on ectomycorrhizas of a beech forest. *Acta Oecologica, Oecologia Plant.* 4: 165—169.
- Büsgen M. 1905. Studien über die Wurzelsysteme einiger dicotyler Holzpflanzen. *Flora, Jena* 95: 58.
- Carrodus B.B. 1966. Absorption of nitrogen by mycorrhizal roots of beech. Factors affecting the assimilation of nitrogen. *New Phytol.* 65: 358—371.
- Chilvers G.A., Harley J.L. 1980. Visualization of phosphate accumulation in beech mycorrhizas. *New Phytol.* 84: 319—326.
- Clowes F.A.L. 1949. The morphology and anatomy of the roots associated with ectotrophic mycorrhiza. Ph. D. Thesis. Oxford Univ., England.
- Clowes F.A.L. 1950. Root apical meristems of *Fagus sylvatica*. *New Phytol.* 49: 249—268.
- Clowes F.A.L. 1951. The structure of mycorrhizal roots of *Fagus sylvatica*. *New Phytol.*, 50: 1—16.
- Clowes F.A.L. 1954. The root-cap of ectotrophic mycorrhizas. *New Phytol.* 53: 525—529.
- Dominik T. 1957. Badania mykotrofizmu zespołów buka nad Bałtykiem. *Ekologia Polska* 7: 213—256.
- Dominik T., Nespiaik A., Pachlewski R. 1954. Badania mykotrofizmu roślinności zespołów na skałkach wapiennych w Tatrach. *Acta Soc. Bot. Pol.* 23: 471—485.
- Dominik T., Pachlewski R. 1955. Badanie mykotrofizmu zespołów roślinnych regla dolnego w Tatrach. *Acta Soc. Bot. Pol.* 25: 3—26.
- Dominik T., Boullard B. 1961. Mycotrophism of beeches in France. I Preliminary investigations. *Prace Inst. Badaw. Les.* 207: 3—30.
- Harley J.L. 1937. Ecological observations on the mycorrhiza of beech. *J. Ecol.*, 25: 421—423.
- Harley J.L. 1939a. Beech mycorrhiza: reisolation and the effect of root extracts upon *Mycelium radices fagi* (Chan). *New Phytol.* 38: 352—363.
- Harley J.L. 1939b. The early growth of beech seedlings under natural and experimental conditions. *J. Ecol.* 27: 381—400.
- Harley J.L. 1940. A study of the root system of the beech in woodland soil with especial reference to mycorrhizal infection. *J. Ecol.* 28: 107—117.
- Harley J.L. 1948. Mycorrhiza and soil ecology. *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.* 23: 127—158.
- Harley J.L. 1959. The biology of mycorrhiza. *Plant Sci. Monogr.* Leonard Hill (Books) Ltd., London.
- Harley J.L. 1969. The biology of mycorrhiza, II wyd. Leonard Hill, London. W: Polunin, *Plant Science Monographs.*

- Harley J.L. 1978. Ectomycorrhizas as nutrient absorbing organs. Proc. of the Royal Soc., London B. 203, 1.
- Harley J.L., McCreedy C.C. 1950. The Uptake of phosphate by excised mycorrhizal roots of the beech I. New Phytol. 49: 388—397.
- Harley J.L., McCreedy C.C., Brirley J.K. — 1953. The uptake of phosphate by excised mycorrhizal roots of the beech IV, New Phytol. 52: 124—132.
- Harley J.L., Waid J.S. 1955. The effect of light upon the roots of beech and its surface population. Plant and Soil. 7: 96—112.
- Harley J.L., Wilson J.M. 1959. The absorption of potassium by beech mycorrhiza. New Phytol. 58: 281—298.
- Hatch A.B. 1937. The physical basis of mycotrophy in the genus *Pinus*. Black Rock For. Bull., 6: 1—168.
- Hatch A.B., Doak K.D. 1933. Mycorrhizal and other features of the root system of *Pinus*. J. Arn. Arbor. 14: 85—99.
- Jahn E. 1934. Die peritrophe Mycorrhiza. Ber. Deutch. Bot. Gesel. Berlin. 52: 463—474.
- Le Tacon F. 1981. Les mycorrhizes du hêtre et leur role dans la nutrition minerale. 176—185. W: Le Hêtre, Wyd. Institut National de la Recherche Agronomique, Dep. des Rech. Forest.
- Lewis D.H., Harley J.L. 1965. Carbohydrate physiology of mycorrhizal roots of beech I. New Phytol. 64: 224—237; II. New Phytol. 64: 238—255; III. New Phytol. 64: 256—269.
- Lyr H. 1963. Über die Abnahme der Mycorrhiza — und Knöllchenfrequenz mit zunehmender Bodentiefe. Int. Mycorrhiza Symp. Weimar. 1960: 303—313.
- Mac Dougal D.T., Dufrenoy J. 1946. Criteria of nutritive relations of fungi and seed-plants in mycorrhiza. Plant Physiol. 21: 1—10.
- Melin E. 1921. Über die Mykorrhizenpilze von *Pinus sylvestris* L. und *Picea abies* (L.) Karst. Svensk bot. Tidskr. 15: 192—203.
- Melin E. 1923. Experimentelle Untersuchungen über die Birken- und Espenmykorrhizen und ihre Pilzsymbionten. Svensk bot. Tidskr. 17: 479—520.
- Meyer F.H. 1960. Mycorrhiza development on beech and spruce in mull, moder and raw humus. W: Mykorrhiza, Weimar 1960: 285—295.
- Meyer F.H. 1962. Die Buchen- und Fichtenmykorrhiza in verschiedenen Bodentypen, ihre Beeinflussung durch Mineraldüngung sowie für die Mykorrhizabildung wichtige Faktoren. Mitt. Bundesforschungsanst. Forst-Holzwirt. 54: 1—73.
- Meyer F.H. 1966. Mycorrhiza and other plant symbioses. W: Symbiosis (Wyd: S. M. Henry) Academic Press, New York: 171—255.
- Meyer F.H. 1973. Distribution of ectomycorrhizae in native and man-made

- de forest. W: Ectomycorrhizae, Wyd.: G.C. Marks i T.T. Kozłowski, Academic press, New York and London: 151—205.
- Paulson R. 1923. Tree mycorrhizae. Trans. Brit. Mycol. Soc., 9: 213—217.
- Preston R.J.J. 1943. Anatomical studies in the roots of juvenile Lodgepole pine. Bot. Gaz. 104: 443.
- Slankis V. 1973. Hormonal relationship in mycorrhizae. Svensk bot. Tidskr. 15: 151—167.
- Riedacker A. 1981. Croissance aerielle et souter raine. Plant and Soil. 7: 160—169.
- Voiry H. 1981. Classification morphologique des ectomycorhizes du chéne et du hêtre dans le nord-est de la France. Eur. J. For. Path. 11: 284—299.
- Wilson J.W. 1951. Micro-organisms in the rhizosphere of beech. Thesis. Oxford University.
- Żak B. 1964. Role of mycorrhizae in root disease Ann. Rev. Phytopathol. 2: 377—392.

MYCORRHIZA

Summary

This paper begins with brief description of the structure and classification the root system of the beech. The next section deals with the most important types of mycorrhizae — ectamycorrhiza, ectendomycorrhiza and superficial mycorrhiza and includes chapters concerning their structure, development and forms. Later on the fungi are listed which form mycorrhizae with beech. A distribution of mycorrhizal roots in different types of forest soils is also given. The final section reviews the extent of our knowledge about functioning of mycorrhizae and considers the phenomenon of water and minerals absorbtion, carbohydrate physiology and factors limiting mycorrhiza formation. The most important advantages of mycorrhiza for growth and development of tree are also presented.