

MARIA RUDAWSKA

11. MIKORYZA JESIONU

WSTĘP

Występowanie mikoryzy u jesionu ma charakter fakultatywny i zdeterminowane jest przez takie czynniki, jak wiek drzewa i warunki siedliskowe. Na ogół jednak większość drobnych korzeni jesionu odznacza się stałym współzyciem mikoryzowym, które ma charakter endomikoryzy, czyli mikoryzy wewnętrznej. Przypadki ektomikoryz u tego drzewa są podawane sporadycznie i słabo udokumentowane (Pachlewski 1954; Trappe 1962).

Korzenie ulegają infekcji mikoryzowej, kiedy w glebie napotkają zarodniki i strzępki grzybów endomikoryzowych. Kiełkowanie zarodników i wzrost grzybni pobudzają eksudaty (wydzieliny) korzeniowe. Stąd cykl życiowy grzybów endomikoryzowych zależny jest całkowicie od obecności roślin, a ich grzybnia nie daje się hodować w warunkach *in vitro*. Korzeni z infekcją endomikoryzową, w przeciwieństwie do ektomikoryz, na przykład sosny, nie da się gołym okiem łatwo odróżnić od korzeni niemikoryzowych. Na powierzchni korzeni zainfekowanych najczęściej występuje luźna sieć grzybni przemieszana z dużymi, grubościennymi, żółtawobrązowymi zarodnikami. Są one dobrze widoczne pod mikroskopem przy stosunkowo niedużym powiększeniu (około 20×). Grzybnia z powierzchni korzenia przenika na ogół wewnątrzkomórkowo do kory pierwotnej korzenia. Tkanki merystematyczne i przewodzące nie są nigdy zainfekowane przez grzybnię endomikoryzową. Przyjmuje się, że endoderma stanowi barierę, poza którą infekcja nie rozprzestrzenia się. Strzępki grzybni, niekiedy uformowane w sznury grzybniowe, rozprzestrzeniają się także z powierzchni

korzenia w głąb gleby, zwiększając tym samym znacznie powierzchnię absorpcyjną fitobionta (rośliny wyższej). Zewnętrzna (= ekstramatrykalna) grzybnia absorpcyjna zwiększa pobieranie wody i soli mineralnych, które w przypadku braku związku mikoryzowego mogłyby być trudno dostępne dla rośliny gospodarza (George i in. 1992).

11.1. HISTORIA ODKRYCIA MIKORYZY U JESIONU

Ze względu na zdecydowaną dominację u jesionu endomikoryzy, która nie wywołuje niemal żadnych zmian morfologicznych na korzeniach, obecność symbiozy mikoryzowej u tego drzewa uchodziła przez wiele lat uwagi badaczy. Frank (1885) w swojej fundamentalnej pracy, opisującej po raz pierwszy dość szczegółowo mikoryzy drzew, zaliczył jesion (*Fraxinus excelsior* L.) do gatunków nie mających symbiozy grzybowej w korzeniach. Opierał się on jednak jedynie na morfologii korzeni, stąd jako mikoryzowe określał głównie gatunki z ektomikoryzą, o charakterystycznie zmienionym pokroju, z obficie rozwiniętą i widoczną gołym okiem mufką grzybniową (np. sosna, świerk czy buk). Stahl (1900) uznał jesion za drzewo o bardzo rzadko występującej mikoryzie. Stwierdził on poza tym, że korzenie *F. excelsior* są słabo przegrzybione, szczególnie na terenach silnie wilgotnych, w przeciwieństwie do gleb leśnych suchych, na których nawet już u siewek można znaleźć obfitą endomikoryzę. Rok później Büsgen (1901), w przeglądzie systemów korzeniowych drzew środkowej Europy ponownie zaliczył jesion do drzew pozbawionych mikoryz. W następnych latach jesion opisywany był jeszcze kilka razy jako drzewo niemikoryzowe (Jahn 1934; Kürbis 1937; Lobanov 1953; Grudzinska 1955; Zgurovska 1958).

Jednocześnie z pracami zaprzeczającymi istnieniu mikoryz u jesionu, pojawiły się opracowania potwierdzające istnienie u tego gatunku symbiozy mikoryzowej. Na liście występowania mikoryz u roślin drzewiastych Klečka i Vukolov (1935) umieścili jesion jako gatunek, u którego często występuje endomikoryza. Kürbis (1937) dość szczegółowo opisał zespoły grzybowe ryzosfery jesionu i skłaniał się raczej ku opinii, że związek grzybów z korzeniami jesionu ma charakter luźnej asocjacji, tak zwanej pseudomikoryzy. Jačevskij (1933) po raz pierwszy podał jesion jako drzewo mające zarówno ekto-, jak i endomikoryzę. Truszkowska (1953), badając

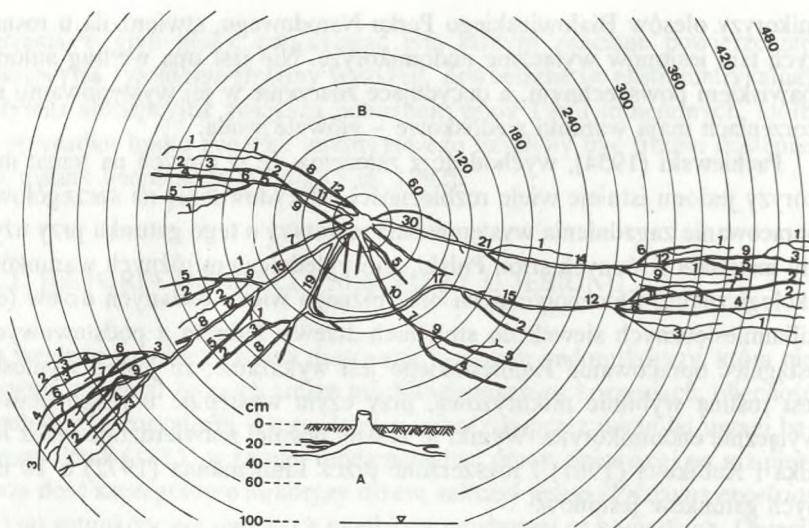
mikoryzy olesów Białowieskiego Parku Narodowego, stwierdziła u rosnących tam jesionów wyłącznie endomikoryzę. Nie jest ona według autorki zjawiskiem powszechnym, a decydujące znaczenie w jej występowaniu na korzeniach mają warunki siedliskowe – głównie woda.

Pachlewski (1954), wychodząc z założenia, że w danych na temat mikoryzy jesionu istnieje wiele rozbieżności, zdecydował się na szczegółowe opracowanie zagadnienia występowania mikoryzy u tego gatunku przy użyciu materiału z różnych stron Polski, z uwzględnieniem różnych warunków ekologicznych, fitocenotycznych oraz różnego wieku badanych drzew (od kilkumiesięcznych siewek do stuletnich drzew). Jednym z podstawowych osiągnięć opracowania Pachlewskiego jest wykazanie, że jesion wyniosły jest rośliną wybitnie mikoryzową, przy czym występuje u niego prawie wyłącznie endomikoryza. Wyniki te zostały później potwierdzone przez Jenika i Kubikową (1961) i rozszerzone przez Linnemanna (1972) o 10 innych gatunków jesionów.

11.2. CHARAKTERYSTYKA

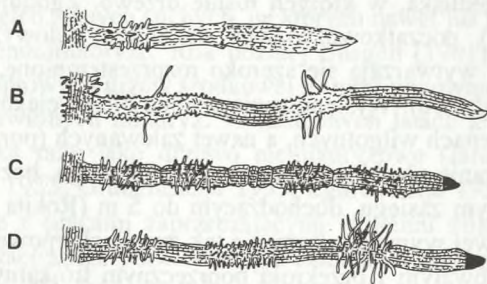
SYSTEMU KORZENIOWEGO JESIONU

System korzeniowy jesionu wyniosłego dostosowuje się w dużym stopniu do warunków siedliska, w których rośnie drzewo. Zgodnie z obserwacją Tomanka (1966), początkowo rozwija się korzeń palowy, który później często zanika, a wytwarzają się szeroko rozprzestrzenione, silne korzenie boczne (por. rozdz. 10). Występowanie jesionu blisko cieków i zbiorników wodnych, na terenach wilgotnych, a nawet zalewanych (por. rozdz. 10) powoduje wytwarzanie płaskiego systemu korzeniowego, bez korzenia palowego, ale o dużym zasięgu, dochodzącym do 5 m (Rokita 1970) (ryc. 1). Z szyi korzeniowej wyrastają korzenie tak zwane skarpowe (przyporowe), o kształcie deskowatym i przekroju poprzecznym trójkątnym, które spełniają rolę naturalnej przypory (Tomanek 1966). Korzenie te pokryte są licznymi drobnymi korzeniami o grubości około 1 mm, które mogą być potencjalnie mikoryzowe (tabl. I). *Fraxinus excelsior*, podobnie jak wiele roślin drzewiastych, wykazuje znaczną heteroryzę, czyli zróżnicowanie korzeni niezależnie od wieku (Hejnowicz 1973) i tworzy dwa typy zakończeń korzeniowych (Jenik i Kubikova 1961). Większość to drobne korzenie



Ryc. 1. Charakterystyczny rozkład korzeni, przebiegających równoległe do brzegu rzeki w obu kierunkach, u jesionu wyniosłego *Fraxinus excelsior* (wg Rokity 1970)

A – układ pionowy z oznaczonym zwierciadłem wody; B – poziomy systemu korzeniowego; (na okręgach oznaczono odległość od pnia w cm; przy korzeniach podano ich średnicę w mm. Odległość od brzegu rzeki 10 m, wzniesienie nad wodę 1m)



Ryc. 2. Różne formy rozwojowe drobnych korzeni żywiących (potencjalnie mikoryzowych) u jesionu wyniosłego *Fraxinus excelsior* (wg Zgurovszaja 1958)

A – korzeń w stadium wzrostu z widocznym, nowo powstającym segmentem korzenia oddzielonym diafragmą od części najstarszej;

B – korzeń żywiący w stadium wzrostu z dwoma strefami włosników, wśród których widoczne są włosniki długie i krótkie;

C – korzeń żywiący, który przeszedł 6 okresów spoczynku: widoczne 4 strefy włosników i merystem w stanie spoczynku;

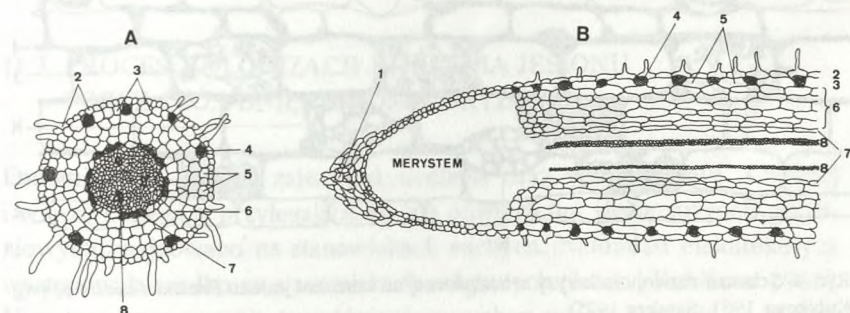
D – korzeń żywiący w stadium spoczynku z 3 strefami włosników

o ograniczonym wroście, tworzące na ogół silnie rozgałęziony system. Odgałęzienia ostatniego rzędu mają zwykle 5–15 mm długości 0,35–0,50 mm grubości i charakteryzują się prawie zupełnym brakiem przyrostów na grubość (ryc. 2). Na tych korzeniach, zwanych także korzeniami żywiącymi, tworzą się mikoryzy.

Drugi typ zakończeń korzeniowych u jesionu stanowią korzenie zgrubiałe, występujące częściej w obrębie systemu korzeniowego na większych głębokościach; na nich mikoryz nie obserwuje się.

Charakterystyczną cechą pierwotnej struktury anatomicznej drobnych korzeni jesionu jest występowanie egzodermy, czyli inaczej podskórni. Jest to pojedyncza warstwa komórek, kształtująca się tuż za merystem wierzchołkowym, pod komórkami ryzodermy, czyli skórki korzenia (ryc. 3A i B). Egzoderma składa się z występujących na przemian komórek krótkich i długich. Jenik i Kubikova (1961) oraz Kubikova (1968) przeprowadzili szczegółowe badania egzodermy na drobnych korzeniach jesionu, z uwzględnieniem roli, jaką komórki krótkie spełniają w mikoryzie

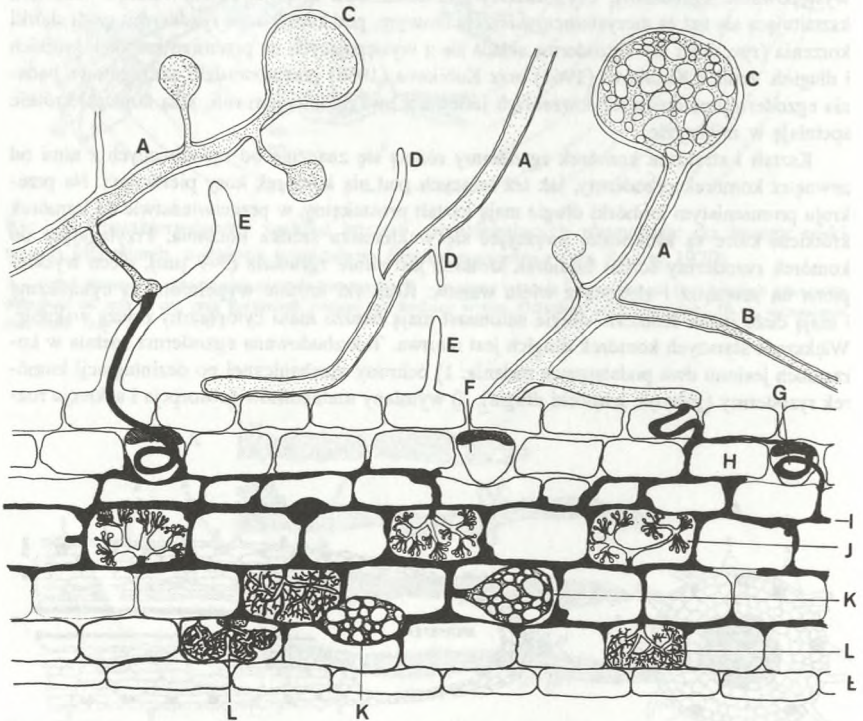
Kształt i struktura komórek egzodermy różnią się znacznie od sąsiadujących z nimi od zewnątrz komórek ryzodermy, jak też leżących pod nią komórek kory pierwotnej. Na przekroju promienistym komórki długie mają kształt prostokątny, w przeciwieństwie do komórek krótkich, które są klinowate, zwążające się w kierunku środka korzenia. Przylegająca do komórek ryzodermy ściana komórek krótkich jest silnie zgrubiała (3–7 μm), nieco wysklepiona na zewnątrz i złożona z wielu warstw. Komórki krótkie wypełnione są cytoplazmą i mają duże jądro. Komórki długie natomiast mają bardzo mało cytoplazmy i dużą wakuolę. Większość starszych komórek długich jest martwa. Tak zbudowana egzoderma spełnia w korzeniach jesionu dwa podstawowe zadania: 1) ochrony mechanicznej po dezintegracji komórek ryzodermy (głównie komórki długie), 2) wymiany metabolitów (absorpcja i sekrecja roz-



Ryc. 3. Przekrój poprzeczny (A) i podłużny (B) przez korzeń żywiący u jesionu *Fraxinus excelsior* (wg Zgurovskaja 1958)

1 - czapka, 2 - skórka, (ryzoderma) z włóknikami, 3 - egzoderma, 4 - komórki krótkie, przepustowe egzodermy, 5 - komórki długie egzodermy, 6 - kora pierwotna, 7 - endoderma, 8 - wiązka drewna

tworów) oraz miejsca przenikania grzybni mikoryzowej ze środowiska glebowego do wnętrza komórek kory pierwotnej (komórki krótkie). Zsuberyzowane (wysycone suberyną – substancją organiczną o charakterze tłuszczowym) i impregnowane ligniną komórki długie, o zmniejszonej przepuszczalności, stanowią 3/4 egzodermalnego płaszczka otaczającego korzeń. Komórki krótkie, o ścianach pozbawionych suberyny i ligniny, stanowią około 1/4 egzodermę i ze względu na rolę, jaką pełnią w wymianie metabolitów, nazywane są komórkami przepustowymi. Kora pierwotna w korzeniach jesionu składa się z kilku warstw komórek i sięga endodermę. Ściany komórek endodermę są w większości zsuberyzowane choć niektóre, nawet w starych korzeniach pozostają cienkie, wolne od suberyny i umożliwiają przenikanie wody i soli mineralnych z kory pierwotnej do tkanek drewna.



Ryc. 4. Schemat rozwoju mikoryzy arbuskularnej na korzeniu jesionu *Fraxinus excelsior* (wg Kubikova 1961, Sanders 1975)

A, B – grubościenną strzępki absorpcyjne grzybni zewnętrznej (=ekstramatrykalnej), C – zarodniki (spory), D – cienkościenną strzępki grzybni zewnętrznej, E – włosniki, F – komórki przepustowe egzodermę, G – skręcone strzępki grzybniowe w komórkach przepustowych egzodermę, H – komórki długie egzodermę, I – grzybnia w przestworach międzykomórkowych kory pierwotnej, J – arbuskule, K – pęcherzyki, L – różne stadia degeneracji arbuskul, L – endodermę

Symbioza endomikoryzowa w korzeniach jesionu rozwija się na najcieńszych korzeniach o ograniczonym wzroście na długość i grubość, które na ogół zachowują, przynajmniej częściowo, włosniki. Występująca w glebie grzybnia ekstromatrykalna nie tylko wnika do wnętrza korzenia, ale także pozostaje w dość ścisłym związku z jego powierzchnią, gdzie przepleciona z włosnikami i zamierającymi komórkami ryzodermisy tworzy mniej lub bardziej ciągłą, delikatną sieć nie będącą jednakże odpowiednikiem grubej, na ogół kilkuwarstwowej mufki, charakterystycznej dla symbiozy ektomikoryzowej. Na powierzchni korzenia u jesionu można rozróżnić dwa rodzaje strzępek grzybniovych: strzępki grubościennne i strzępki cienkościennne (ryc. 4) (Kubikova 1968). Grubościennne strzępki główne (ryc. 4A) mają średnicę do 24 μm , są barwy żółtawobrazowej i nie są podzielone ścianami poprzecznymi. Odchodzą od nich strzępki również o zgrubiałych ścianach (ryc. 4B), ale mniejszej średnicy (7–12 μm). Strzępki te mają w stosunku do średnicy uderzająco grube ściany (1,3 μm). Oba rodzaje strzępek grubościennnych są wielojądrowe. Tworzą one często na zewnątrz korzenia kuliste lub elipsoidalne zarodniki (spory), zwykle o średnicy 100–300 μm , a czasami osiągające średnicę 800 μm (ryc. 4C). Strzępki drugiego typu powstają jako odgałęzienia boczne strzępek grubościennnych (ryc. 4D). Są one przezroczyste, cienkościennne i średnicy około 4 μm . Nie zawierają wiele cytoplazmy, żyją krótko, a ich zamierające pozostałości można zaobserwować przychepione do grubościennnych strzępek głównych.

11.3. PROCES KOLONIZACJI KORZENIA JESIONU PRZEZ GRZYBNIĘ ENDOMIKORYZOWĄ

Endomikoryza jesionu zależy od siedliska oraz wieku drzewa. Częściej i więcej korzeni z przylegającą do ich powierzchni siecią strzępek grzybniovych znajdowano na stanowiskach suchych. Natomiast endomikoryza występowała rzadko na stanowiskach wilgotnych (Jenik i Kubikova 1961). U jesionu zaznacza się też różnicujący wpływ wieku korzenia na występowanie symbiozy endomikoryzowej. Młodsze, słabo zmikoryzowane korzenie boczne są na ogół dość długie (do 3 cm), mają pierwotną strukturę anatomiczną i charakterystyczne żółtobrazowe zabarwienie, które jest ty-

powym kolorem ryzodermy. Morfogenetycznie starsze korzenie z mikoryzą na ogół nie są grubsze, ale znacznie ciemniejsze (ryc. 2).

Poszczególne etapy penetracji grzybni w korzeniu jesionu i rozwój mikoryzy arbuskularnej przedstawiono schematycznie na rycinie 4. W początkowym etapie kolonizacji strzępki grzybni wnikają do pierwszej warstwy komórek korzenia jesionu, czyli do ryzodermy, a nawet do włóśników korzeniowych (Jenik i Kubikova 1961). Po wnikięciu do ryzodermy strzępki grzybni przenikają przez jej ściany radialne i penetrują powierzchnię następnej warstwy komórek, czyli egzodermy. Zewnętrzne, tangencjalne ściany komórek ryzodermy z włóśnikami pozostają w większości nie zniszczone i stopniowo odrywają się od powierzchni kolonizowanego przez grzybnię korzenia. Zjawisko to występuje częściej na morfogenetycznie starszych partiach korzenia.

Właściwym miejscem przenikania strzępek grzybni do wnętrza korzenia u jesionu są opisane wyżej komórki krótkie, zwane też przepustowymi (ryc. 4F). Niekiedy można zauważyć struktury przypominające apresoria (przyłgi) w miejscach, gdzie strzępki grzybni dotykają ściany komórek krótkich (tabl. IIA). Zewnętrzna, tangencjalna ściana komórek przepustowych ulega perforacji przez rozrastającą się grzybnię. Brak skorkowacenia zarówno w ścianach komórek przepustowych, jak i pewien ich chemo- i hydrotropizm związany z rolą, jaką pełnią w wymianie metabolitów do i z wnętrza korzenia, mają ważną rolę w przenikaniu grzybni i rozwoju symbiozy mikoryzowej. Po wnikięciu do komórek przepustowych strzępki grzybni ulegają kilkukrotnemu skręceniu (ryc. 4G), tworząc zwoje (Jenik i Kubikova 1961). Leżące na przemian z komórkami krótkimi, komórki długie (ryc. 4H) nie są na ogół zainfekowane przez grzybnię. Natępnie strzępki podążają poprzez zwężoną część komórek przepustowych egzodermy w kierunku wnętrza kory pierwotnej korzenia. W korze pierwotnej grzyb rozrasta się głównie wewnątrzkomórkowo, tworząc dwojakiego rodzaju struktury:

1. Arbuskule – najbardziej charakterystyczne struktury dla endomikoryzy typu AM – drzewkowate, mniej lub bardziej rozgałęzione we wnętrzu komórek kory pierwotnej formy strzępek grzybni (ryc. 4J, 4L i tabl. IIB).
2. Pęcherzyki – nabrziałe i pogrubiałe formy o kształcie kulistym lub owalnym, powstające na ogół na zakończeniach strzępek grzybniowych i spotykane zarówno w przestworach międzykomórkowych, jak i we wnet-

rzu komórek (ryc. 4K i tabl. IIB). Pęcherzyki zdarzają się u jesionu stosunkowo rzadko.

Arbuskule tworzą się we wnętrzu komórek, jako końcowe odgałęzienia strzępek rosnących głównie w przestworach międzykomórkowych. Powstają najobficiej w korzeniach jesionu podczas wegetatywnej fazy wzrostu, natomiast liczba pęcherzyków rośnie podczas fazy generatywnej (Khan 1975; Saif i Khan 1975; Saif 1977; Ocampo i Hayman 1981). Według Jenika i Kubikovej (1961) infekcja przez grzyby endomikoryzowe może rozpocząć się u jesionu nawet w najmłodszych częściach korzenia tuż powyżej czapeczki (tabl. IIC).

Komórki merystemu korzeniowego, wypełnione cytoplazmą i dużymi jądrami, podobnie jak u innych drzew i u innych typów mikoryz (np. w ektomikoryzie), nie są zasiedlane przez grzybnię. Na najmłodszych korzeniach, łatwych do odróżnienia ze względu na ich żółtawobrazowy kolor, występuje na ogół tylko pierwsze stadium symbiozy endomikoryzowej, to jest wyraźna penetracja przez grzybnię komórek przepustowych i nieliczne przypadki obecności strzępek w przestworach międzykomórkowych pod egzodermą. Większa część parenchymatycznych komórek kory pierwotnej wolna jest od infekcji grzybniowej i wypełniona ziarnami skrobi. Z kolei na korzeniach starszych, odznaczających się barwą ciemnobrazową, te pierwsze stadia kolonizacji endomikoryzowej są niezauważalne, a dominują opisane wcześniej twory drzewkowate – arbuskule.

11.4. WYSTĘPOWANIE ENDOMIKORYZ

U JESIONU NA RÓŻNYCH SIEDLISKACH

Czynnikiem decydującym o mikoryzie lub jej braku w korzeniach jesionu jest przede wszystkim woda, poza tym zawartość próchnicy w glebie, dostępność światła oraz warunki fitocenotyczne (Stahl 1900; Truszkowska 1953). Truszkowska (1953) zwraca uwagę, że na podstawie badań prowadzonych podczas jednego okresu wegetacyjnego nie można bez popełnienia błędu o żadnej roślinie powiedzieć, czy jest mikoryzowa czy nie. Roślina może w danej chwili znaleźć się w takich warunkach, że mikoryza wycofa się z korzeni. Właśnie pomijanie tego powodowało, że w początkowym okresie badań nad mikoryzą jesionu wielu badaczy uznawało to drzewo za

pozbawione symbiozy grzybowej. Jednocześnie autorzy badający mikoryzę jesionu w jego najbardziej naturalnym środowisku, jakim są pierwotne oleśne rezerwatu w Białowieckim Parku Narodowym (BPN) (Truszkowska 1953; Pachlewski 1954) podkreślają, że właśnie tam mikoryza znajduje dużo lepsze warunki rozwoju niż w użytkowych, sztucznie wyhodowanych przez człowieka drzewostanach.

Pachlewski (1954) podkreśla, że najbardziej obfite mikoryzy występują u jesionów rosnących w dobrych warunkach wodnych i glebowych, pokrywających się z wymaganiami siedliskowymi tego drzewa. Obfitą, częstą mikoryzę u siewek starszych niż 10 miesięcy wykazał Pachlewski w następujących zbiorowiskach roślinnych BPN: *Alnetum-Fraxinosum*, *Alno-Carpinetum* i *Alneto-Betuletum* (pisownia nazw zespołów zgodna z pracą Pachlewskiego). W zbiorowiskach tych mikoryza występowała u jesionu na korzeniach średniej długości, zazwyczaj pozbawionych włośników. Korzeniom endomikoryzowym często towarzyszyły korzenie bez mikoryz, które wówczas były pokryte bardzo długimi i obficie występującymi włośnikami.

Pachlewski (1954) przebadał także występowanie endomikoryz na mniej typowych dla tego drzewa siedliskach, na przykład w parkach (Krynica, Wrocław), u jesionów przydrożnych, w szkółkach oraz na rumowiskach. Wszędzie odnotował występowanie mikoryz. Interesującym przykładem są tu jesiony rosnące na gruzach, zdawałoby się w niekorzystnych warunkach siedliskowych, gdzie jednak mikoryza wystąpiła bardzo obficie. Nie zaobserwowano żadnego wpływu odczynu gleby, którego wartość pH na różnych badanych stanowiskach wynosiła 4–8, na kształtowanie się mikoryz.

11.5. GRZYBY TWORZĄCE MIKORYŻĘ U JESIONU

Dotychczasowe badania mikoryz u jesionu zdają się wskazywać, że u tego drzewa dominuje infekcja endomikoryzowa typu mikoryzy arbuskularnej (z ang. arbuscular mycorrhiza = AM), tworzona przez grzybnię o strzępkach nie podzielonych przegrodami poprzecznymi (*Zygomycetes* – sprężniaki). Jest to mikoryza najbardziej rozpowszechniona w świecie roślin, tworzona przez grzyby odznaczające się stosunkowo niską specyficznością w stosunku do fytobionta, czyli rośliny wyższej (Mosse 1973). Anatomicz-

ne podobieństwo mikoryzy arbuskularnej u wielu gospodarzy utwierdziło dawniejszych badaczy w przekonaniu, że większość, jeśli nie cała ta mikoryza, tworzona jest przez tego samego grzyba, *Endogone*. Mykobiont infekujący korzenie jesionu został też po raz pierwszy opisany jako *Endogone* sp. przez Kubikową (1961). Autorka podkreśla, że grzyb tworzący mikoryzę arbuskularną znaleziony na korzeniach jesionu jest pod każdym względem podobny do *Endogone* sp. opisanego przez Mosse (1959), Nicolsona (1959) i innych autorów na korzeniach truskawki, traw, tytoniu i wielu innych roślin.

Przynależność systematyczna grzybów tworzących symbiozę arbuskularną była zagadnieniem dyskutowanym przez badaczy przez wiele lat (Mosse 1973; Gerdemann i Trappe 1975). Według najnowszych sugestii rodzaj *Endogone* został zaliczony do oddzielnej rodziny oraz rzędu i uważany jest za grzyb w ogóle nie tworzący mikoryzy arbuskularnej. Natomiast wszystkie grzyby tworzące symbiozę typu AM zostały umieszczone w rzędzie *Glomales*, w którym wyróżniono 3 rodziny: *Glomaceae* (*Glomus* i *Sclerocystis*), *Acaulosporaceae* (*Acaulospora* i *Entrophospora*) i *Gigasporaceae* (*Gigaspora* i *Scutellospora*) (Morton i Benny 1990; Rosendahl i in. 1994).

Od czasów dość szczegółowych badań Kubikowej (1961) nad mikoryzą jesionu nie pojawiły się żadne nowe prace, które, w oparciu o zrewidowany podział systematyczny grzybów tworzących symbiozę typu AM, starałyby się sklasyfikować i opisać symbionty grzybowe tego drzewa. Na podstawie pewnych prac aplikacyjnych, w których starano się określić wpływ endomikoryz na wzrost i kondycję *Fraxinus excelsior*, można założyć, że według najnowszej systematyki mykobiont jesionu należy przede wszystkim do rodzaju *Glomus*. Gatunek *Glomus mossae* był bardzo skutecznym symbiontem siewek *F. excelsior* hodowanych w szkółce (Le Tacon i Bouchard 1988). Analizy wykonane przez Blaszkowskiego (1989) wykazały, że wśród 22 gatunków *Endogonaceae* opisanych w naszym kraju rodzaj *Glomus* należy do najczęściej spotykanych. Stąd z dużą dozą prawdopodobieństwa możemy przypuszczać, że grzyby z rodzaju *Glomus* towarzyszą również jesionowi występującemu w Polsce.

W badaniach amerykańskich do szczepienia *F. pennsylvanica* i *F. americana* stosowano zarodniki lub korzenie zainfekowane grzybnią *Glomus etunicatum*, *G. epigaeum*, *G. mossae*, *G. macrocarpum*, *G. fasciculatum*, *G. versiforme*, *G. intraradices*, *G. monosporum*, a także

Gigaspora sp. i *Gigaspora pellucida* (Kormanik i in. 1982; Furlan i in. 1983, 1985; Andersen i in. 1987; Lamar i Davey 1988; Borges i Chaney 1989; Chang i Chien 1989).

Symbionty tworzące mikoryzę arbuskularną reprezentują wysoce wyspecjalizowaną grupę grzybów endomikoryzowych, i jak dotychczas wiadomo, aktywną tylko w zetknięciu z żywą tkanką roślinną. Nie udało się dotąd wyhodować grzybni tworzącej mikoryzę arbuskularną na pożywkach sztucznych ze spor lub powierzchniowo sterylizowanych korzeni. Grzybnia zaczyna rosnąć, ale szybko jej wzrost ustaje (Gerdemann 1968). Grzyby tworzące mikoryzę arbuskularną nie wytwarzają dużych, łatwo widocznych owocników, z których wysypują się rozsiewane przez wiatr zarodniki, jak to ma miejsce w przypadku grzybów ektomikoryzowych (np. maślak, borowik, rydz). Rozmnażają się one za pomocą zarodników (azygospory, chlamydospory), produkowanych na powierzchni lub wewnątrz korzenia, a niektóre tworzą na zewnątrz korzenia niewielkie sporokarpy o średnicy 5–10 mm, wypełnione zarodnikami. Rozprzestrzenianie się grzybów typu AM odbywa się przez przenoszenie zarodników przez wodę, owady i drobne ssaki, a także przez kontakt korzeni z mikoryzą z korzeniami niemikoryzowymi. W przypadku braku odpowiedniego fytohibionta (gospodarza), zarodniki grzybów AM mogą przetrwać wiele lat w glebie (Kormanik i in. 1977).

11.6. ZNACZENIE INOKULACJI

GRZYBAMI ENDOMIKORYZOWYMI TYPU AM DLA POPRAWY WZROSTU JESIONU

Masowa inokulacja szkółek dobrze rozpoznanych pod względem wymagań ekologicznych grzybami ektomikoryzowymi stała się już powszechną praktyką przy produkcji siewek sosny w wielu krajach świata, głównie w USA i Kanadzie. W Europie rozwija się szczególnie pomyślnie we Francji (Le Tacon i in. 1987; Gianinazzi i in. 1989; Marx 1991). Obecnie opracowuje się podobne techniki przy inokulacji drzew odznaczających się symbiozą endomikoryzową (Kormanik i in. 1976). Jest to znacznie trudniejsze niż w przypadku szczepionek dla drzew ektomikoryzowych, gdyż grzybnia tworząca mikoryzę arbuskularną nie rośnie na pożywkach w warunkach *in vitro*, a do wzrostu wymaga kontaktu z żywą tkanką roślinną. Stąd źródłem inokulum do doświadczeń nad wpływem symbiozy typu AM na wzrost siewek jest przede wszystkim środowisko rizosferowe znanych endomikoryzowych roślin rosnących w naturze (gleba + grzybnia + korzenie). Do zaszczepień stosuje się dwa rodzaje inokulum – szczepionkę glebową zawierającą zarodniki, glebę, grzybnię i fragmenty korzeni mikoryzowych, lub szczepionkę zarodnikową złożoną z powierzchniowo odkażonych zarodników, wstępnie oddzielonych od cząstek glebowych za pomocą „wil-

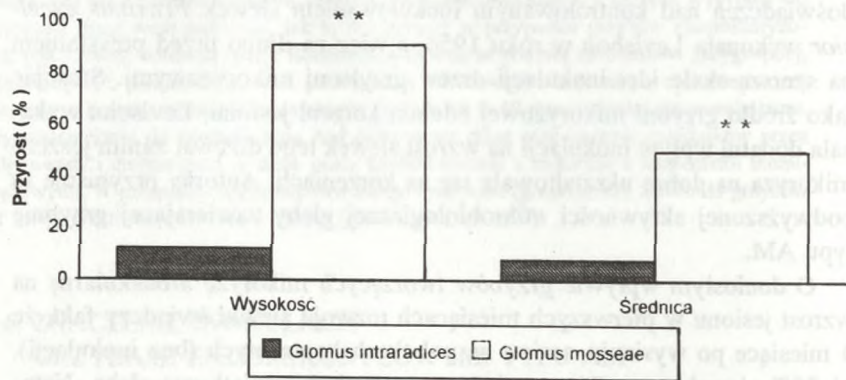
gotnego przesiewania” i izolowanych techniką wirowania przy dużych szybkościach (Ferguson i Woodhead 1984). Przyjmuje się, że ta pierwsza szczepionka jest bardziej efektywna i powoduje szybszą kolonizację korzeni przez grzyby endomikoryzowe ze względu na większą liczbę potencjalnych wektorów zakażenia oraz zawarte w tej szczepionce mikroorganizmy, które sprzyjają kiełkowaniu zarodników (Powell 1976). Jedno z pierwszych doświadczeń nad kontrolowanym inokulowaniem siewek *Fraxinus excelsior* wykonała Levisohn w roku 1956, a więc na długo przed powstaniem na szerszą skalę idei inokulacji drzew grzybami mikoryzowymi. Stosując jako źródło grzybni mikoryzowej odcinki korzeni jesionu, Levisohn wykazała dodatni wpływ inokulacji na wzrost siewek tego drzewa, zanim jeszcze mikoryza na dobre ukształtowała się na korzeniach. Autorka przypisuje to podwyższonej aktywności mikrobiologicznej gleby zawierającej grzybnię typu AM.

O doniosłym wpływie grzybów tworzących mikoryzę arbuskularną na wzrost jesionu w pierwszych miesiącach rozwoju siewki świadczy fakt, że 4 miesiące po wysianiu nasion na poletkach kontrolnych (bez inokulacji), aż 80% siewek wypadło, a te które zostały, były wyjątkowo słabe. Natomiast siewki inokulowane, rosnące w tych samych warunkach glebowych o niskiej zawartości składników pokarmowych wykazywały wyraźnie lepszy wzrost, brak wypadów, a barwa liści była intensywnie zielona. Levisohn (1956) podkreśla, że do końca drugiego sezonu wegetacyjnego na korzeniach nie wystąpiły mikoryzy. Sama więc obecność grzybów AM wywierała dodatni wpływ na rozwój siewek jesionu.

Praktyka odkażania gleb w szkółkach w celu pozbycia się grzybów patogenicznych prowadzi do ograniczania lub całkowitej eliminacji populacji naturalnych grzybów mikoryzowych i konieczności wprowadzania ich w formie odpowiedniej szczepionki. Zanim takie praktyki staną się powszechne w leśnictwie, należy wykonać kilka testów, które określiłyby potencjalnie najlepsze symbionty dla danego gatunku drzewa. Selekcja taka powinna uwzględniać także pewne charakterystyczne właściwości gleby, dające gwarancję rozmnożenia się wprowadzonego symbionta endomikoryzowego.

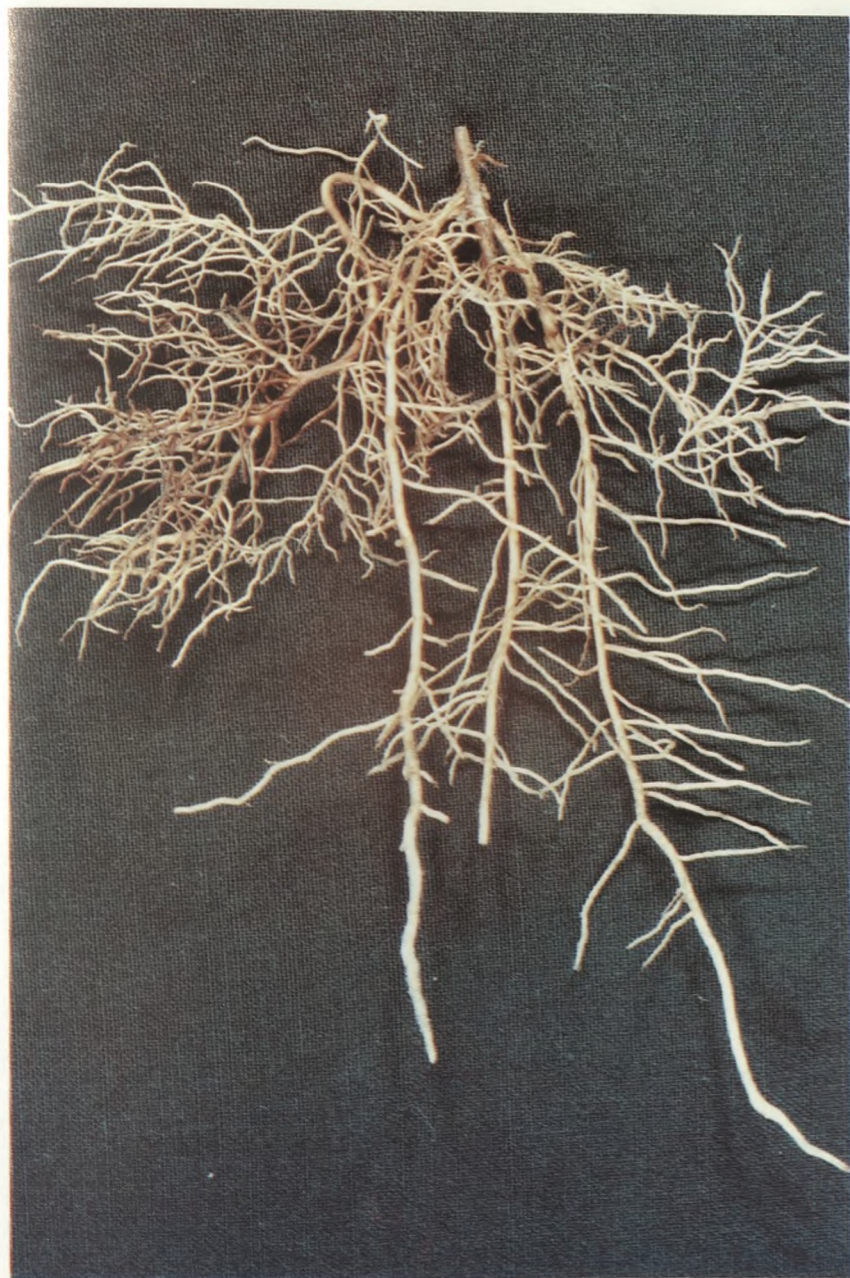
O znaczeniu poszukiwania najefektywniejszych symbiontów mikoryzowych także w przypadku jesionu świadczą wyniki doświadczenia, w którym siewki *F. excelsior* posadzono w szkółce do gleby uprzednio odkażo-

nej, a następnie inokulowanej dwoma gatunkami grzybów typu AM – *Glomus intraradices* i *G. mossae* (Gianinazzi i in. 1989). Stwierdzono, że grzyby te różnią się zasadniczo oddziaływaniem na wzrost siewek jesionu, przy czym *G. mossae* okazał się w warunkach glebowych tego doświadczenia symbiontem znacznie skuteczniejszym (ryc. 5).

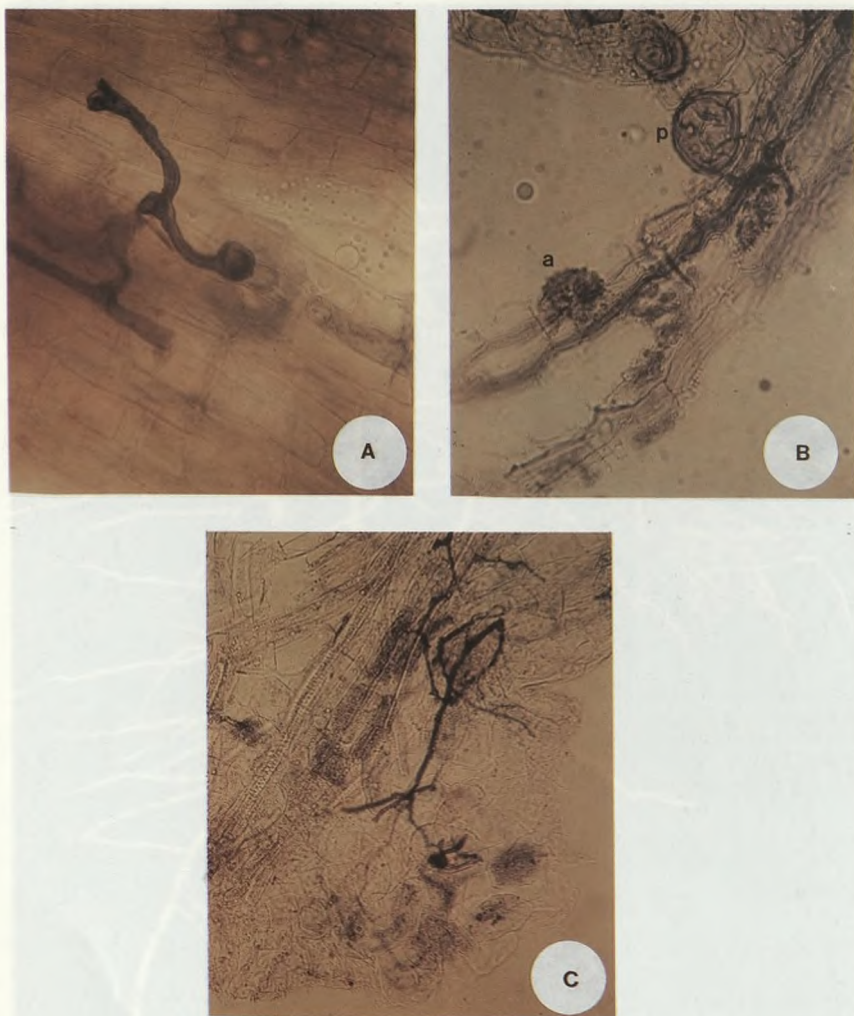


Ryc. 5. Wpływ inokulacji gleby w szkółce grzybami endomikoryzowymi typu AM *Glomus intraradices* i *G. mossae* na wzrost siewek jesionu *Fraxinus excelsior* w szkółce (1 rok po inokulacji; przyrost wysokości i średnicy siewek wyrażony w procentach powyżej kontroli nieinokulowanej) (wg Gianinazzi i in. 1989)

Jak już wcześniej wspomniano, specyficzność w związkach mikoryzowych typu AM jest stosunkowo słabo zaznaczona i ten sam grzyb może być jednocześnie symbiontem rośliny zielnej, na przykład cebuli czy kukurydzy, jak i drzewa (Clark 1969; Linnemann 1972; Mosse 1973). Właściwość tę w badaniach nad mikoryzą jesionu wykorzystali Le Tacon i Bouchard (1988), którzy testowali wpływ inokulacji symbiontem AM *G. mossae* na wzrost siewek *F. excelsior*. Szczepionkę uzyskano przez pocięcie na odcinki o długości 1 cm korzeni cebuli z mikoryzą arbuskularną utworzoną przez *G. mossae*. 4 g (świeżej masy) pociętych korzeni mieszano z 1 kg gleby uprzednio wysterylizowanej bromkiem metylu. Glebę tą napełniano pojemniki (0,25 l) i wysiewano nasiona jesionu. Pod koniec szkółkowej fazy wzrostu (1 rok) siewki inokulowane były wyższe o 67% od niezaszczepionych siewek kontrolnych. Te młode drzewa przeniesiono następnie na stanowisko stałe z naturalnie występującym jesionem. Podczas



Tablica I. Fragment systemu korzeniowego jesionu wyniosłego *Fraxinus excelsior*
(fot. E. Szubert)



Tablica II. Fragment mikoryzy arbuskularnej z korzenia jesionu *Fraxinus excelsior* (fot. K. Turnau)

A – apressorium (przyłga) ze zwojem; B – arbuskule (a) i pęcherzyki (p); C – mikoryza rozwijająca się tuż za merystemem wierzchołkowym

pierwszych czterech lat wzrostu sadzonki jesionu zaszczerpione pierwotnie grzybnią *Glomus mossae* rosły lepiej (o 108% wyższe) niż siewki wprowadzone do gleby bez mikoryzy i kolonizowane drogą naturalną. Po piątym roku wzrost zaszczerpionych i nie zaszczerpionych roślin wyrównał się, prawdopodobnie na skutek zainfekowania sadzonek kontrolnych grzybami AM pochodzącymi ze starych osobników jesionu, rosnących na tym stanowisku.

W Stanach Zjednoczonych i Kanadzie, gdzie *Fraxinus pennsylvanica* i *F. americana* stanowią ważne drzewa leśne, badania nad wpływem szczepienia odpowiednimi grzybami AM na wzrost i przeżywalność jesionu są bardzo liczne. Dodatni wpływ grzyba *Endogone* (= *Glomus*) *gigantea* na wzrost siewek *F. americana* wykazał jako jeden z pierwszych Clark (1969). Porównał on wzrost siewek rosnących w glebie zaszczerpionej żywymi lub zniszczonymi mechanicznie zarodnikami endomikoryzowego symbionta *E. gigantea*. Siewki inokulowane żywymi zarodnikami rozwinęły na korzeniach obfitą mikoryzę typu AM i rosły dużo szybciej niż te z dodanymi martwymi zarodnikami. W efekcie po 13 tygodniach świeża masa siewek z mikoryzą była istotnie wyższa niż tych bez mikoryzy (tab. 1). W doświadczeniu tym testowano dodatkowo specyficzność grzybni endomikoryzowej w stosunku do różnych gospodarzy. Stosując jako źródło inokulum do zaszczerpień mikoryzowe odcinki korzeni topoli, uzyskano obfitą symbiozę typu AM i mniejszą lub większą stymulację wzrostu siewek jednocześnie u jesionu, topoli, olszy i klonu cukrowego.

Tabela 1

Świeża masa 13 tygodniowych siewek *Fraxinus americana* rosnących w sterylnej glebie (z żywymi lub martwymi zarodnikami grzybów AM) oraz w glebie nie sterylizowanej (wg Clark 1969)

Gleba	Świeża masa (g)
Nie sterylizowana	6,2 a*
Steryliizowana + żywe zarodniki AM	5,6 a
Steryliizowana + 2,0 b martwe zarodniki AM	5,6 a

* Statystycznie istotne przy $P = 0,01$.

Dane opatrzone tymi samymi literami nie różnią się istotnie.

Siewki *F. americana* i *F. pennsylvanica* zaszczerpione inokulum endomikoryzowym reagowały zawsze na ten zabieg bardzo wyraźną poprawą wzrostu (Kormanik i in. 1976). Sugerowało to nawet, że ich związek z grzybnią ma charakter obligatoryjny, a więc inaczej niż to się podaje dla gatunku *F. excelsior*, u którego przyjmuje się, że symbioza mikoryzowa ma charakter związku fakultatywnego, zależnego od warunków środowiska. Dla jesionów amerykańskich wykazano też, że inokulacja odpowiednio wyselekcjonowanymi, ekologicznie zaadaptowanymi szczepami grzybów mikoryzowych (tu *G. fasciculatum*), może być niekiedy bardziej efektywna niż inokulacja tak zwaną szczepionką glebową (tab. 2).

Tabela 2

Wysokość i średnica 5-miesięcznych siewek jesionu rosnących w odkażonej glebie i inokulowanych różnymi rodzajami szczepionki zawierającej grzyby tworzące mikoryzę arbuskularną (wg Kormanik i in. 1976)

Gatunek	Kontrola nie inokulowana		Naturalna szczepionka glebowa		<i>Glomus mossae</i>		<i>Glomus fasciculatum</i>	
	wysok.	średn.	wysok.	średn.	wysok.	średn.	wysok.	średn.
<i>F. pennsylvanica</i>	38,2	0,91	79,4	1,50	60,6	1,20	83,2	1,60
<i>F. americana</i>	9,4	0,23	37,8	0,82	21,9	0,52	37,2	0,77
% przyrostu wysokości i średnicy pędu								
<i>F. pennsylvanica</i>			107	65	59	32	118	76
<i>F. americana</i>			302	257	132	126	296	235

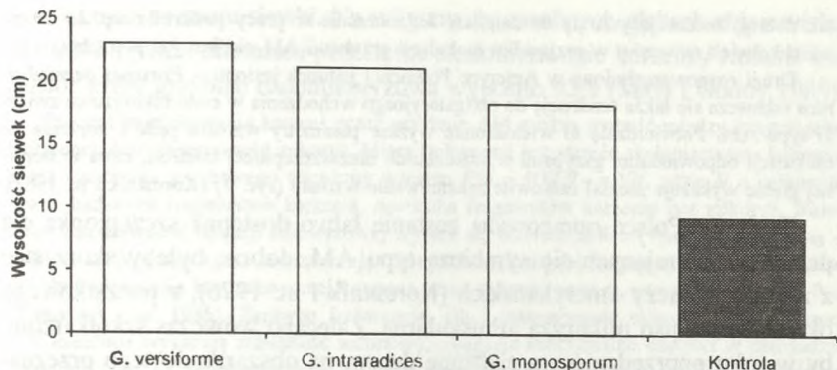
Fraxinus americana uważany jest w Stanach Zjednoczonych i w Kanadzie za ważny gatunek leśny ze względu na duży zasięg, znaczne przyrosty i odporność na choroby. Wpływ grzybów AM na wzrost tego gatunku badano tam dość szczegółowo w ramach programu mającego na celu masową produkcję przeznaczonych do zalesień siewek z dobrze ukształtowaną mikoryzą (Furlan i in. 1983). Badania te wykazały, że w przypadku inokulacji siewek *F. americana* grzybami AM, pierwsze oznaki stymulacji wzrostu występują już po 2 tygodniach od tego zabiegu. Podobnie jak w doświadczeniach wcześniejszych wykazano, że pewne grzyby AM są bardziej efektywne od innych, na przykład *Glomus epigaeum* i *G. No. 3* (tab. 3). Różnice pomiędzy szczepionkami były szczególnie wyraźne na początku doświadczenia i stopniowo wyrównywały się w miarę jego trwania, chociaż dwa najbardziej efektywne grzyby zachowywały swój wyjątkowo korzystny wpływ na przyrost masy siewek do końca doświadczenia (82 dni). Autorzy podkreślają, że istotny wpływ grzybów tworzących mikoryzę arbuskularną na wysokość siewek wystąpił nawet w przypadku bardzo nikłego skolonizowania korzeni przez *G. macrocarpum*.

Tabela 3

Wpływ inokulacji różnymi grzybami endomikoryzowymi typu AM na wzrost siewek *Fraxinus americana* (wg Furlan i in. 1983)

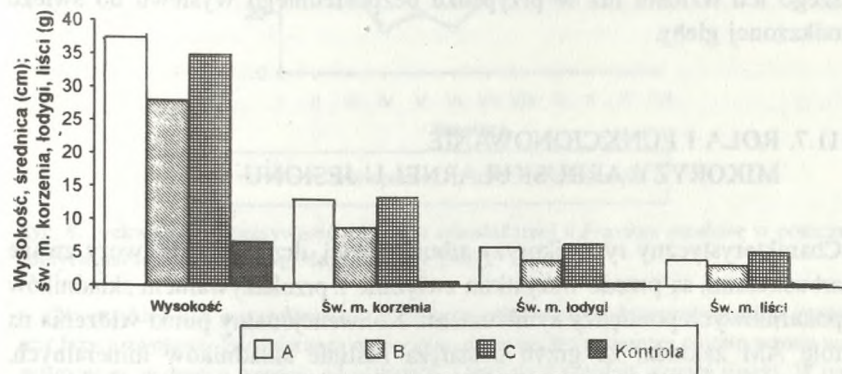
Inokulacja	Wysokość [cm]		Sucha masa pędu [g]	Mikoryza [%]
	po 53 dniach	po 82 dniach		
Kontrola	6,25a	6,25a	0,21a	0,0
<i>Gomus macrocarpum</i>	16,75b	45,75b	6,58b	8,0
<i>Glomus</i> sp. No. 2	23,50bc	45,88b	8,85b	17,0
<i>Glomus monosporum</i>	26,25c	47,50b	11,55b,c	30,0
<i>Glomus</i> sp. No. 3	36,13d	53,88b	15,90c	67,5
<i>Glomus epigaeum</i>	41,48d	63,50b	21,70c	13,0

Dane opatrzone tymi samymi literami nie różnią się istotnie, $P = 0,05$ (test Duncana).



Ryc. 6. Wysokość siewek *Fraxinus americana* po 3 miesiącach od inokulacji grzybami AM (wysokość wyjściowa siewek = 8 cm) (wg Furlan i in. 1985)

Potwierdzają te wyniki inne doświadczenia (Furlan i in. 1985), mające na celu określenie wpływu różnych grzybów endomikoryzowych na wzrost *Fraxinus americana*. Poletka z glebą odkażoną bromkiem metylu zaszczerpiono trzema symbiontami, znanymi z tworzenia mikoryzy arbuskularnej (*Glomus versiforme*, *G. intraradices* i *G. monosporum*). Kontrolę stanowiło poletko nie inokulowane. Już po 3 miesiącach zaobserwowano stymulację wzrostu siewek (ryc. 6). Autorzy tego doświadczenia także wskazują na konieczność selekcji grzybów mikoryzowych i użycia najbardziej skutecznych szczepów do inokulacji. Może to pozwolić na uzyskanie w ciągu 1–2 sezonów wegetacyjnych siewek jesionu o wysokości i kondycji



Ryc. 7. Wpływ mikoryzy arbuskularnej na wzrost siewek *Fraxinus pennsylvanica*; inokulacja w formie korzeni *Sorgum bicolor* zainfekowanych kulturami grzybów AM: A – *Glomus fasciculatum*, B – *G. mosseae* + *G. etunicatum*, C – mieszanina kultur *Glomus* sp. i *Gigaspora* sp. (wg Kormanik i in. 1982)

tak dobrej, że nadających się do zalesień. Jednocześnie w pracy podkreśla się, że użycie jakichkolwiek nawozów w przypadku inokulacji grzybami AM nie jest już potrzebne.

Drugi rozpowszechniony w Ameryce Północnej gatunek jesionu – *Fraxinus pennsylvanica* odznacza się także tendencją do obligatoryjnego wchodzenia w endomikoryzowe związki typu AM. Potwierdzają to wielokrotnie wyższe parametry wzrostu pędu i korzenia po inokulacji odpowiednimi grzybami w stosunku do niezaszczepionej kontroli, która w sterylnej glebie wykazuje niemal całkowite zahamowanie wzrostu (ryc. 7) (Kormanik i in. 1982).

Zanim w Polsce opracowana zostanie łatwo dostępna szczepionka dla drzew odznaczających się symbiozą typu AM, dobrze byłoby skorzystać z zaleceń badaczy amerykańskich (Kormanik i in. 1976), z początkowego okresu badań nad mikoryzą arbuskularną. Zalecano wówczas szkółkarzom, by w roku poprzedzającym sadzenie drzew, na obszarze do tego przeznaczonym wysiewali rośliny zielne, charakteryzujące się tym samym typem symbionta grzybowego. Dotyczy to przede wszystkim szkółek, gdzie często odkaża się glebę i pozbawia ją jej naturalnych symbiontów.

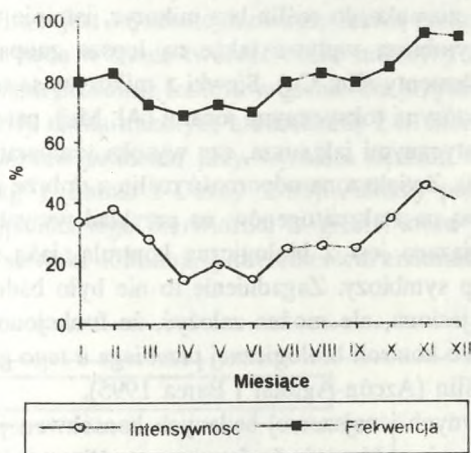
Taką rośliną zastosowaną jako „przedplon mikoryzowy” dla jesionu mogłyby być proso (*Sorghum vulgare*) lub kukurydza (*Zea mays*). Rośliny te, powinny być wysiane na stanowisko przeznaczone docelowo dla jesionu w roku, w którym odkażono glebę. Pod koniec lata lub wczesną jesienią należy sprawdzić, czy grzyby AM skolonizowały glebę w dostatecznym stopniu, zaorać przedplon i w tak przygotowaną glebę sadzić jesion w roku następnym. Można spodziewać się znacznie lepszej kondycji siewek i lepszego ich wzrostu niż w przypadku bezpośredniego wysiewu do świeżo odkażonej gleby.

11.7. ROLA I FUNKCJONOWANIE MIKORYZY ARBUSKULARNEJ U JESIONU

Charakterystyczny rys mikoryzy arbuskularnej, drzewkowate twory zwane arbuskulami, są przede wszystkim związane z przekazywaniem składników pokarmowych pomiędzy symbiontami. Konwencjonalny punkt widzenia na rolę AM zakłada, że grzyb dostarcza roślinie składników mineralnych, w tym głównie fosforu, natomiast dla grzyba źródłem energii są rozpuszczalne węglowodany znajdujące się w korzeniach rośliny gospodarza. Zysk, jaki jesion czerpie z AM jest ewidentny i objawia się najwyraźniej przez poprawę wzrostu (patrz tab. 1, 2 i 3 oraz ryc. 5, 6 i 7), głównie we wczes-

nym okresie rozwoju siewki. Na wilgotnych, zasobnych glebach zbiorowiska *Melico-Fagetum alietosum* przeciętne skolonizowanie korzeni *Fraxinus excelsior* przez grzybnię endomikoryzową wynosiło 95% (Mayr i Godoy 1989).

Procent zainfekowania korzeni przez grzybnię AM można wyrazić między innymi jako frekwencję lub intensywność mikoryz. Miarą frekwencji jest stopień skolonizowania korzenia przez symbionta grzybowego wyrażony wzorem $F\% = 100(N - n_0)/N$, gdzie N = całkowita liczba badanych fragmentów korzenia, n_0 = liczba fragmentów korzenia bez mikoryz. Natomiast intensywność infekcji mikoryzowej wyraża się wzorem $M\% = (95n_5 + 70n_4 + 30n_3 + 5n_2 + n_1)/N$, gdzie n_5, n_4, \dots, n_1 oznaczają odpowiednio liczbę (n) fragmentów korzenia o stopniu skolonizowania kory pierwotnej korzenia przez strzępki grzybni, wyrażonym w skali 0–5 (Trouvelot i in. 1986). Zarówno frekwencja, jak i intensywność mikoryzy arbuskularnej u *F. excelsior* wykazują zmienność sezonową, osiągając maksymalne wartości w listopadzie i grudniu (ryc. 8). W ciągu sezonu wegetacyjnego obserwuje się także zależność pomiędzy wzrostem siewek jesionu a rozwojem pewnych form morfologicznych typowych dla mikoryzy arbuskularnej (Douds i Chaney 1982).



Ryc. 8. Frekwencja i intensywność mikoryzy arbuskularnej u *Fraxinus excelsior* w poszczególnych miesiącach roku (wg Mayr i Godoy 1989)

Na przykład u *F. pennsylvanica* w pierwszym roku rozwoju mikoryzy wyróżnić można trzy fazy rozwojowe. Faza pierwsza rozpoczyna się w bardzo wczesnym okresie sezonu wegetacyjnego, w drugim tygodniu od inokulacji, i trwa do 6 tygodnia wzrostu siewki. W tym czasie ma miejsce początek kolonizacji korzenia przez grzybnię AM. Okres ten charakteryzuje się zmniejszoną wartością stosunku korzenia do pędu na skutek intensywnego wzrostu części nadziemnej i powolnego wzrostu korzenia. Jednocześnie jest to czas intensywnego rozwoju infekcji mikoryzowej w korzeniu. Arbuskule jako struktury będące miejscem przekazywania

pokarmów między grzybem i fytobiontem dominują nad strukturami pęcherzykowymi. Faza druga rozciąga się od 7 do 14 tygodnia i przypada na środek wegetacji. Wzmagają się tempo wzrostu korzenia, co powoduje wzrost wartości stosunku korzeń : pęd. Natomiast infekcja mikoryzowa wykazuje wyraźną tendencję spadkową. Uważa się, że jest to spowodowane niezdolnością grzyba do szybkiego rozwoju infekcji w intensywnie rosnącym korzeniu. Arbuskule nadal dominują jako symptom infekcji mikoryzowej, wskazując tym samym na intensywną wymianę pokarmów między symbiontami.

Ostatnia faza trwa od 15 do 24 tygodnia. Wzrost pędu ustaje, opadają dolne liście i rośnie ciągle akumulacja suchej masy przez korzeń, co odbija się w wyższej wartości stosunku korzeń : pęd. Ponownie wzmagają się rozwój infekcji mikoryzowej osiągając poziom z końca fazy pierwszej. Jednocześnie jest to faza, w której w obrazie mikoryzy zdecydowanie dominują pęcherzyki. Arbuskule są rzadkie lub ich brak, odzwierciedlając końcowe stadium okresu wegetacyjnego, któremu towarzyszy zmniejszone zapotrzebowanie na pokarmy. Populacja zarodnikowa produkowanych przez towarzyszącą rozwijającą się mikoryzie grzybnie podlega również pewnej cykliczności i osiąga najwyższą liczebność pod koniec pierwszego sezonu wegetacyjnego.

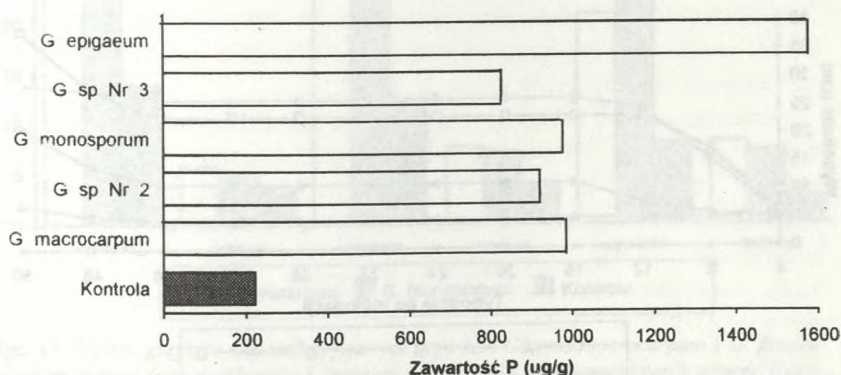
Oprócz zdecydowanie lepszego odżywienia siewek jesionu z mikoryzą arbuskularną w stosunku do roślin bez mikoryz, istnieje wiele wyraźnych dowodów, że symbioza wpływa także na lepsze zaopatrzenie w wodę i pewne mikroelementy (Zn, Cu). Siewki z mikoryzą są także lepiej chronione przed niektórymi toksycznymi jonami (Al, Mn), patogenami, a nawet czynnikami abiotycznymi jak susza, czy wysoka temperatura (Fitter 1989; Koide i Li 1990). Zwiększona odporność roślin z dobrze rozwiniętą mikoryzą arbuskularną na atak patogenów, na przykład wywołujących choroby zgorzelowe, związana jest z biologiczną kontrolą, jaką spełniają grzyby tworzące ten typ symbiozy. Zagadnienie to nie było badane szczegółowo w stosunku do jesionu, ale można założyć, że funkcjonowanie mikoryzy arbuskularnej jako kontroli biologicznej przebiega u tego gatunku podobnie jak u innych roślin (Azcón-Aguilar i Barea 1995).

Jedną z głównych i najszerzej badanych konsekwencji symbiozy typu AM jest zwiększenie pobierania fosforu przez roślinę wyższą. Na przykład stężenie P w liściach *Fraxinus americana* było po 82 dniach wzrostu w obecności różnych grzybów AM 3,7 do 7 razy wyższe niż w nie zaszczeplonej kontroli (ryc. 9) (Furlan i in.1983). Ten wzrost zawartości fosforu w liściach jest związany z ułatwionym na skutek AM pobieraniem tego pierwiastka z gleby. Warto podkreślić w tym doświadczeniu, że nawet bardzo nikiłe skolonizowanie korzeni przez grzyby AM (patrz tab. 3) znacznie poprawiało wysokość i masę siewek. Podobnie siewki *F. pennsylvanica* inokulowane w warunkach szklarniowych grzybami *Glomus etunicatum*,

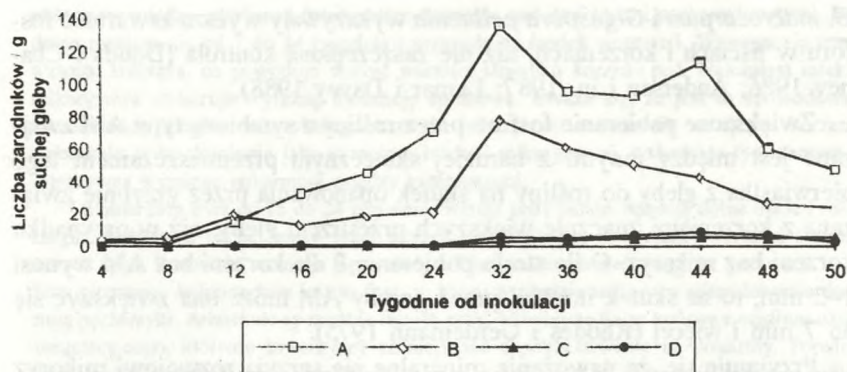
G. macrocarpum i *Gigaspora pellucida* wykazywały wyższą zawartość fosforu w liściach i korzeniach, niż nie zaszczepiona kontrola (Douds i Chaney 1986; Andersen i in. 1987; Lamar i Davey 1988).

Zwiększone pobieranie fosforu przez rośliny z symbiozą typu AM związane jest między innymi z bardziej skutecznym przemieszczaniem tego pierwiastka z gleby do rośliny na skutek opanowania przez grzybnięć związaną z korzeniami znacznie większych przestrzeni gleby, niż w przypadku korzeni bez mikoryz. O ile strefa pobierania P dla korzeni bez AM wynosi 1–2 mm, to na skutek infekcji przez grzyby AM może ona zwiększyć się do 7 mm i więcej (Rhodes i Gerdemann 1975).

Przyjmuje się, że nawożenie mineralne nie sprzyja rozwojowi mikoryz (Hayman 1981). Egel i Pope (1982) wykazali, że na siewkach *Fraxinus pennsylvanica* zaszczepionych *Glomus macrocarpum* procent mikoryz zmniejszał się wraz z rosnącą dawką nawożenia fosforowego. Wydaje się jednak, że możliwe jest wyselekcjonowanie takich szczepów grzybowych typu AM, które będą w stanie tworzyć obfite mikoryzy zarówno przy niskim, jak i wysokim poziomie fosforu w glebie. Na przykład siewki *F. pennsylvanica* tworzyły obfitą mikoryzę arbuskularną z *G. macrocarpum*, *G. etunicatum* i *Gigaspora pellucida* przy wysokim stężeniu fosforu w podłożu ($P = 148 \text{ mg kg}^{-1}$) (Lamar i Davey 1988). Autorzy podkreślają, że przy wysokiej dostępności tego pierwiastka w glebie, która jednak ciągle stymuluje wzrost siewek, dominującym elementem endomikoryzy były obfite



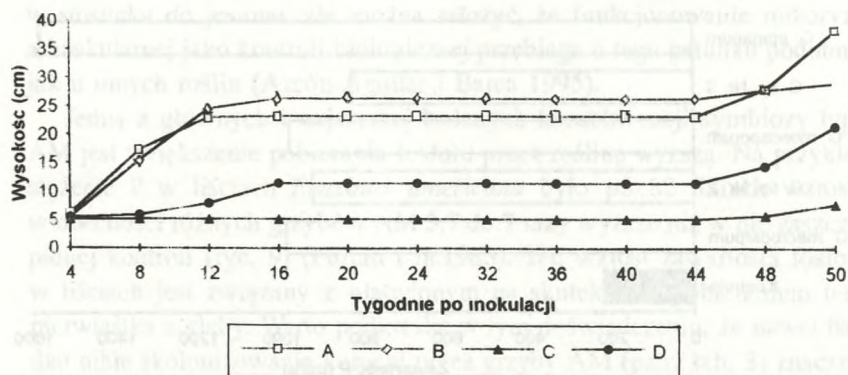
Ryc. 9. Zawartość fosforu w liściach *Fraxinus americana* po 82 dniach od inokulacji różnymi grzybami endomikoryzowymi typu AM (wg Furlan i in. 1983)



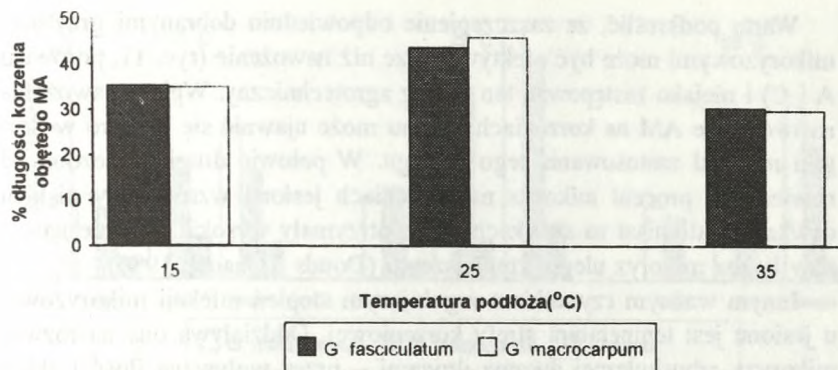
Ryc. 10. Wpływ nawożenia na liczbę zarodników produkowanych przez grzyb *Glomus macrocarpus* w symbiozie endomikoryzowej typu AM z korzeniami *Fraxinus pennsylvanica*

A – niskie nawożenie, siewki inokulowane *G. macrocarpus*, B – wysokie nawożenie, siewki inokulowane *G. macrocarpus*, C – niskie nawożenie, siewki nie inokulowane, D – wysokie nawożenie, siewki nie inokulowane, (nawożenie w formie roztworu Hoaglanda w dawce 1/2 (niskie) lub 2x (wysokie) stężenia podstawowego (wg Douds i Chaney 1982)

arbuskule. W sytuacji, kiedy dawka nawozu fosforowego powoduje już zahamowanie wzrostu siewek, w mikoryzie zaczynają dominować struktury pęcherzykowate. Czynnikiem decydującym o tym czy w mikoryzie przezwają arbuskule, czy pęcherzyki, wydaje się stężenie fosforu w korzeniu, a nie w glebie (Lamar i Davey 1988), a więc fosfor pobrany przez roślinę.

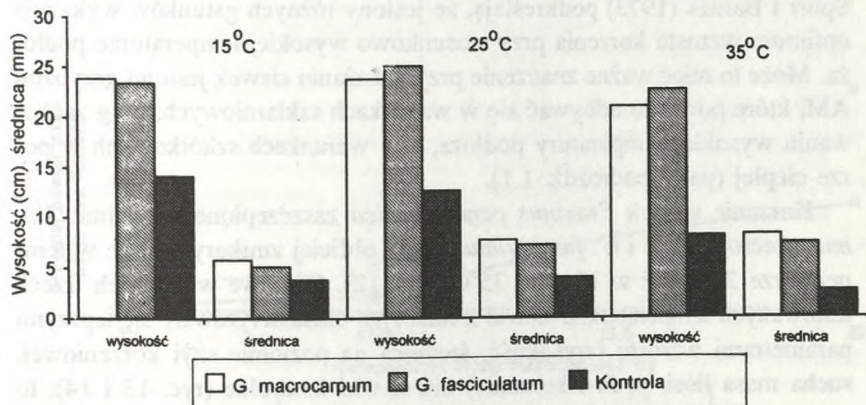


Ryc. 11. Wpływ nawożenia na wzrost (cm) siewek *Fraxinus pennsylvanica* inokulowanych (A i B) grzybem AM *Glomus macrocarpus* (oznaczenia jak na ryc. 8) (wg Douds i Chaney 1982)



Ryc. 12. Wpływ temperatury podłoża na rozwój mikoryzy typu AM na korzeniach *Fraxinus pennsylvanica* 16 tygodni po inokulacji grzybami endomikoryzowymi *Glomus fasciculatum* i *G. macrocarpum* (wg Borges i Chaney 1989)

O ile jednak wpływ nawożenia fosforowego na intensywność infekcji mikoryzowej u jesionu wydaje się nie całkiem jednoznaczny i zależny od wielu czynników, w tym selekcji odpowiednich szczepów grzybowych, o tyle nawożenie fosforowe zdecydowanie obniża liczbę zarodników produkowanych przez grzyby AM (ryc. 10) (Douds i Chaney 1982).



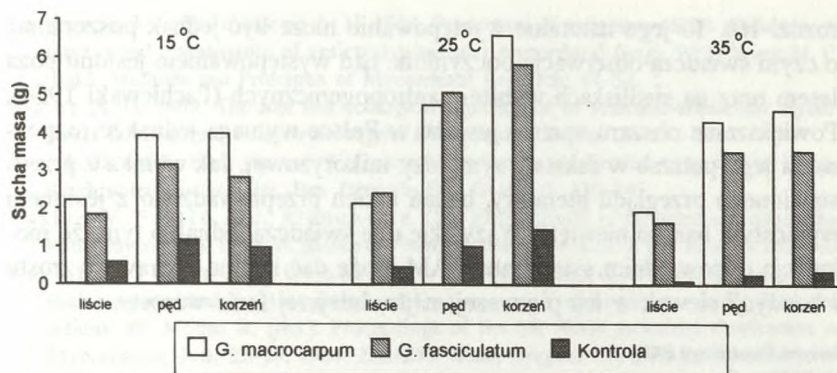
Ryc. 13. Wpływ grzybów endomikoryzowych typu AM *Glomus macrocarpum* i *G. fasciculatum* na wzrost (wysokość pędu i średnica na poziomie szyi korzeniowej) siewek *Fraxinus pennsylvanica* w zależności od temperatury podłoża (po 16 tygodniach od inokulacji) (wg Borges i Chaney 1989)

Warto podkreślić, że zaszczepienie odpowiednio dobranymi grzybami mikoryzowymi może być efektywniejsze niż nawożenie (ryc. 11, porównaj A i C) i niejako zastępować ten zabieg agrotechniczny. Wpływ nawożenia na tworzenie AM na korzeniach jesionu może ujawnić się dopiero w drugim roku od zastosowania tego zabiegu. W połowie drugiego sezonu od nawiezienia procent mikoryz na korzeniach jesionu wzrósł przy niskich dawkach, natomiast na siewkach, które otrzymały wysokie stężenie nawozów liczba mikoryz uległa zmniejszeniu (Douds i Chaney 1986).

Innym ważnym czynnikiem regulującym stopień infekcji mikoryzowej u jesionu jest temperatura strefy korzeniowej. Oddziałuje ona na rozwój mikoryzy arbuskularnej dwoma drogami – przez wpływ na ilość i skład eksudatów korzeniowych, które w symbiozie typu AM w istotny sposób przyspieszają wzrost grzybni oraz przez wpływ na tempo wzrostu korzenia z czym wiąże się ściśle proces rozwoju symbiozy mikoryzowej.

Bezpośredni wpływ temperatury gleby na rozwój mikoryz polega na regulowaniu kiełkowania zarodników grzybów, które w zależności od gatunku mogą wykazywać różne optima kiełkowania (Tommerup 1983). Dla większości grzybów mikoryzowych to optimum mieści się w granicach 18–27°C, co odpowiada wynikom uzyskanym przez Borges i Chaney (1989), którzy uzyskali najlepszy wzrost jesionu i rozwój mikoryz w temperaturze 25°C. Spurr i Barnes (1973) podkreślają, że jesiony różnych gatunków wykazują optimum wzrostu korzenia przy stosunkowo wysokiej temperaturze podłoża. Może to mieć ważne znaczenie przy zakażeniu siewek jesionu grzybami AM, które powinno odbywać się w warunkach szklarniowych, przy zachowaniu wysokiej temperatury podłoża, a w warunkach szkółkowych w porze cieplej (patrz podrozdz. 1.1).

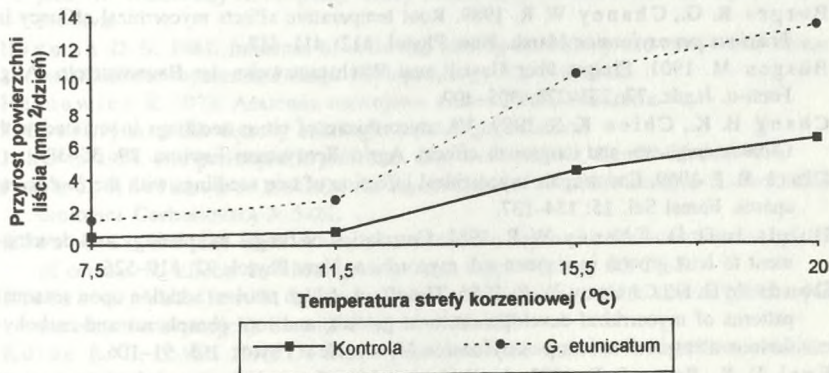
Korzenie siewek *Fraxinus pennsylvanica* zaszczepione grzybami *Glomerus macrocarpum* i *G. fasciculatum* były obficie mikoryzowane w temperaturze 25°C niż w 15 albo 35°C (ryc. 12). Choć we wszystkich trzech testowanych temperaturach siewki z mikoryzą charakteryzowały się lepszymi parametrami wzrostu (wysokość, średnica na poziomie szyi korzeniowej, sucha masa liści, pędu i korzenia) niż siewki kontrolne (ryc. 13 i 14), to zawartość cukrów rozpuszczalnych i skrobi w korzeniach była zawsze wyższa w siewkach niemikoryzowych. Wynik taki sugeruje, że znaczna porcja węglowodanów produkowanych przez dużo większe liście w siewkach z mikoryzą jest wykorzystywana przez grzyba mikoryzowego (Borges



Ryc. 14. Wpływ grzybów endomikoryzowych typu AM *Glomus macrocarpum* i *G. fasciculatum* na przyrost suchej masy liści, pędów i korzeni siewek *Fraxinus pennsylvanica* w zależności od temperatury podłoża (po 16 tygodniach od inokulacji) (wg Borges i Chaney 1989)

i Chaney 1989). Temperatura strefy korzeniowej może także, przez wpływ na intensywność rozwoju infekcji endomikoryzowej, oddziaływać na niektóre parametry wzrostowe jesionu, na przykład powierzchnię liści (ryc. 15) (Andersen i in. 1987).

W Polsce *F. excelsior* stanowi raczej element domieszkowy, którego występowanie ograniczone jest do siedlisk żyznych i wilgotnych (por.



Ryc. 15. Wpływ inokulacji siewek *Fraxinus pennsylvanica* grzybem endomikoryzowym typu AM *Glomus etunicatum* na przyrost powierzchni liścia w ciągu 24 dni wzrostu w zróżnicowanej temperaturze podłoża (wg Andersen i in. 1987)

rodz. 10). To jego naturalne występowanie może być jednak poszerzone, o czym świadczą obserwacje poczynione nad występowaniem jesionu poza lasem oraz na siedliskach wybitnie antropogenicznych (Pachlewski 1954). Powiększenie obszaru uprawy jesionu w Polsce wymaga jednakże rozpoznania jego potrzeb w zakresie symbiozy mikoryzowej. Jak wynika z przedstawionego przeglądu literatury, badań takich przeprowadzono z jesionem wyniosłym bardzo niewiele. Wszystkie one świadczą jednak o tym, że inokulacja odpowiednim symbiontem AM może dać istotną poprawę wzrostu i kondycji siewek w ich pierwszej, najtrudniejszej fazie wzrostu.

Instytut Dendrologii PAN
ul. Parkowa 5
62-035 Kórnik

LITERATURA

- Andersen C. P., Sucoff E. I., Dixon R. K. 1987. The influence of low soil temperature on the growth of vesicular-arbuscular mycorrhizal *Fraxinus pennsylvanica*. Can. J. For. Res. 17: 951–956.
- Azcón-Aguilar C., Barea J. M. 1995. What we know about arbuscular mycorrhizas and biological control? Proceed. Mycorrhizas in Biological Control of Plant Diseases, Barcelona 27–29 April 1995.
- Błaszowski J. 1989. The occurrence of the *Endogonaceae* in Poland. Agric. Ecosystems Environ. 29: 45–50.
- Borges R. G., Chaney W. R. 1989. Root temperature affects mycorrhizal efficacy in *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. New Phytol. 112: 411–417.
- Büsgen M. 1901. Einiges über Gestalt und Wachstumsweise der Baumwurzeln. Allg. Forst-u. Jagdz. 77: 273–278; 305–309.
- Chang B. K., Chien K. S. 1989. VA mycorrhizae of citrus seedlings inoculated with *Glomus epigaeum* and its growth effects. Agric. Ecosystems Environ. 29: 35–38.
- Clark B. F. 1969. Endotrophic mycorrhizal infection of tree seedlings with the *Endogone* spores. Forest Sci. 15: 134–137.
- Douds Jr. D. D., Chaney W. R. 1982. Correlation of fungal morphology and development to host growth in a green ash mycorrhiza. New Phytol. 92: 519–526.
- Douds Jr. D. D., Chaney W. R. 1986. The effect of high nutrient addition upon seasonal patterns of mycorrhizal development, host growth, and root phosphorus and carbohydrate content in *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. New Phytol. 103: 91–106.
- Egel D. S., Pope P. E. 1982. Available soil phosphorus influences infection, nutrient content and growth of green ash (*Fraxinus pennsylvanica* Marsh.) seedlings. W: Thief B. A. (red.). Proceedings of the Seventh North America Forest Biology Workshop: 350–357. University of Kentucky, Lexington.

- Ferguson J. J., Woodhead S. H. 1984. Production of endomycorrhizal inoculum. A: Increase and maintenance of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. W: Schenck N. C. (red.). *Methods and Principles of Mycorrhizal Research*: 47–54.
- Fitter A. H. 1989. The role and ecological significance of vesicular-arbuscular mycorrhizas in temperate ecosystems. *Agric. Ecosystems Environ.* 29: 137–151.
- Frank B. 1885. Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. *Ber. Deutsch. Bot. Gesell.* 3: 128–145.
- Furlan V., Fortin A. J., Planchette Ch., 1983. Effects of different vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on growth of *Fraxinus americana*. *Can. J. For. Res.* 13: 589–593.
- Furlan V., Fortin J. A., Campagne J. P. 1985. Effects of different vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on growth of *Fraxinus americana* cultivated under field conditions. W: Molina R. (red.). *Proceedings of the 6th North American Conference on Mycorrhizae*, June 25–29, 1984: 232–233. Bend, Oregon, USA, Forest Research Laboratory.
- George E., Häussler K., Kothari S. K., Li X. L., Marschner H. 1992. Contribution of mycorrhizal hyphae to nutrient and water uptake of plants. W: Read D. J., Lewis D. H., Fitter A. H. i Alexander I. J. (red.). *Mycorrhizas in Ecosystems*: 42–47. CAB International.
- Gerdemann J. W. 1968. Vesicular-arbuscular mycorrhiza and plant growth. *An. Rev. Phytopatol.* 6: 397–418.
- Gerdemann J. W., Trappe J. M. 1975. *Taxonomy of the Endogonaceae*. W: Sanders F. E., Mosse B. i Tinker P. B. (red.). *Endomycorrhizas*: 35–51. Academic Press, London – New York – San Francisco.
- Gianinazzi S., Trouvelot A., Gianinazzi-Pearson V. 1989. Conceptual approaches for the rational use of VA endomycorrhizae in agriculture: possibilities and limitations. *Agric. Ecosystems Environ.* 29: 153–161.
- Grudzinskaja I. A. 1955. *Materialy k mikotrofii drevnykh porod v stepnykh usloviach*. W: Imšeneckij A. A. (red.). *Trudy konferenciji po mikotrofii rastenij*: 342–347. Moskva.
- Hayman D. S. 1981. Influence of soils and fertility on activity and survival of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Phytopathology* 72: 1119–1125.
- Hejnowicz Z. 1973. *Anatomia rozwojowa drzew*. PWN, Warszawa.
- Jačevskij A. 1933. *Osnovy mikologii*. Selchoziz, Moskva.
- Jahn E. 1934. Die peritrophe Mykorrhiza. *Ber. Deutsch. Bot. Gesell.* 52: 463–474.
- Jeník J., Kubikova J. 1961. On the mycorrhizae of *Fraxinus excelsior* L. *Acta Dendrologica Českoslova* 3: 5–21.
- Khan A. G. 1975. The effect of vesicular-arbuscular mycorrhizal associations on growth of cereals. II. Effects on wheat growth. *Ann. Appl. Biology* 80: 27–36.
- Klečka A., Vukolov V. 1935. *Srovnávací studie o mykorhize dřevin (užitkových, okrasných a ovocných)*. *Sbornik ČAZ* 10: 443–457.
- Koide R. T., Li M. 1990. On host regulation of the vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytol.* 114: 59–74.
- Kormanik P. P., Bryan W. C., Schultz R. C. 1976. Endomycorrhizae: their importance in nursery production of hardwood seedlings. W: *Proc. SE Area Nurserymen's Conf. Eastern Session – Charleston, SC August 3–5, 1976*: 16–21.

- Kormanik P. P., Bryan W. C., Schultz R. C. 1977. The role of mycorrhizae in plant growth and development. W: Vines H. M. (red.). Proceed. Physiology of root-microorganisms associations: 1–10. Athens.
- Kormanik P. P., Schultz R. C., Bryan W. C. 1982. The influence of vesicular-arbuscular mycorrhizae on the growth and development of eight hardwood tree species. *Forest Sci.* 28: 531–539.
- Kubikova J. 1961. *Endogone* sp. in association with vesicular-arbuscular mycorrhiza of ash (*Fraxinus excelsior* L.). *Česká Mycol.* 15: 161–164.
- Kubikova J. 1968. Contribution to the exodermis in the rootlets of *Fraxinus excelsior* L. *Biol. Plantarum (Praha)* 10: 455–461.
- Kürbis P. 1937. Mykologische Untersuchungen über den Wurzelbereich der Esche. *Flora* 131: 129–175.
- Lamar R. T., Davey C. B. 1988. Comparative effectivity of three *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in a high-phosphorus nursery soil. *New Phytol.* 109: 171–181.
- Le Tacon F., Bouchard D. 1988. Growth of *Fraxinus excelsior* and *Acer pseudoplatanus* seedlings mycorrhizal with *Glomus mossae* after five years on a routine reforestation site. W: Abstracts 2nd European Symposium on Mycorrhizae August 14–20, 1988, Prague, Czechoslovakia: 62–62.
- Le Tacon F., Garbaye J., Carr G. 1987. The use of mycorrhizas in temperate and tropical forests. *Proceedings 18 IUFRO World Congress 2: Forest Plant and Forest Protection*: 513–524.
- Levisohn I. 1956. Growth stimulation of forest tree seedlings by the activity of free-living mycorrhizal mycelia. *Forestry* 29: 53–59.
- Linnemann G. 1972. Untersuchungen über die Mycorrhiza – Verhältnisse bei *Fraxinus*-Arten, insbesondere bei *Fraxinus excelsior* L. *Allg. Forst- u. Jagdz.* 143: 1–5.
- Lobanov N. V. 1953. Mikotrofnost' drevesnykh rastenij. *Sovetskaja Nauka*, Moskva.
- Marx D. H. 1991. The practical significance of ectomycorrhizae in forest establishment. W: *Ecophysiology of ectomycorrhizae of forest trees. The Marcus Wallenberg Foundation Symposia. Proceedings 7*: 54–90.
- Mayr R., Godoy R. 1989. Seasonal patterns in vesicular-arbuscular mycorrhiza in mellic-beech forest. *Agric. Ecosystems Environ.* 29: 281–288.
- Morton J. N., Benny G. L. 1990. Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (*Zygomycetes*). *Mycotaxon* 37: 471–491.
- Mosse B. 1959. The regular germination of resting spores and some observations on the growth requirements of an *Endogone* sp. causing vesicular-arbuscular mycorrhiza. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 42: 273–286.
- Mosse B. 1973. Advances in the study of vesicular-arbuscular mycorrhiza. *An. Rev. Phytopathol.* 11: 171–196.
- Nicolson T. H. 1959. Mycorrhiza in the *Gramineae*. I. Vesicular-arbuscular endophytes, with special reference to the external phase. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 42: 421–438.
- Ocampo J. A., Hayman D. S. 1981. Influence of plant interactions on vesicular-arbuscular mycorrhizal infections. II. Crop rotations and residual effects of non-host plants. *New Phytol.* 87: 333–343.

- Pachlewski R. 1954. Badania mykotrofizmu jesionu wyniosłego (*Fraxinus excelsior* L.) z uwzględnieniem warunków ekologicznych i fitocenotycznych. *Ekologia Polska* 2: 151–164.
- Powell C. L. 1976. Development of mycorrhizal infections from *Endogone* spores and infected root segments. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 66: 439–445.
- Rhodes L. H., Gerdemann J. W. 1975. Phosphate uptake zones of mycorrhizal and nonmycorrhizal onions. *New Phytol.* 114: 59–74.
- Rokita Z. 1970. Systemy korzeniowe niektórych drzew i krzewów i ich przydatność do obudowy biologicznej potoków górskich. *Ochr. Przyr.* 35: 101–159.
- Rosendahl S., Dodd J. C., Walker C. 1994. Taxonomy and phylogeny of the *Glo-males*. W: Gianinazzi S., Schüepp H. (red.). *Impact of Arbuscular Mycorrhizas on Sustainable Agriculture and Natural Ecosystems: 1–12*. Birkhuser Verlag Basel/Switzerland.
- Saif S. R. 1977. The influence of stage of host development on vesicular-arbuscular mycorrhizae and Endogonaceous spore populations in field-grown vegetable crops. I. Summer-grown crops. *New Phytol.* 79: 341–348.
- Saif S. R., Khan A. G. 1975. The influence of season and stage of development of plant on *Endogone* mycorrhiza of field grown wheat. *Can. J. of Microbiol.* 21: 1020–1024.
- Sanders F. E. 1975. Endomycorrhizas. W: Sanders F. E., Mosse B., Tinker P. B. (red.). *Proceedings of a symposium, University of Leeds, 22–25 July 1974*. Academic Press, London – New York – San Francisco.
- Spurr S. H., Barnes B. Y. 1973. *Forest Ecology*. The Roanald Press. New York.
- Stahl E. 1900. Der Sinn der Mycorrhizenbildung. Eine vergleichen-biologische Studie. *Jahrb. Wiss. Bot.* 34: 539–668.
- Tomanek J. 1966. *Botanika Leśna*. PWRiL, Warszawa.
- Tommerup I. C. 1983. Temperature relations of spore germination and hyphal growth of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soil. *Trans. British Mycol. Soc.* 81: 381–387.
- Trappe J. A. 1962. Fungus associates of ectotrophic mycorrhizae. *Bot. Rev.* 28: 538–606.
- Trouvelot A., Kough J. L., Gianinazzi-Pearson V. 1986. Mesure du taux de mycorrhization VA d'un système racinaire. Recherche de methodes d'estimation ayant une signification fonctionnelle. W: Gianinazzi-Pearson V., Gianinazzi S. (red.). *Mycorrhizae: physiology and genetics, 1st ESM, Dijon: 217–221*. CNRS-INRA.
- Truszkowska W. 1953. Mykotrofizm olesów Białowieskiego Parku Narodowego i Domaszyna pod Wrocławiem. *Acta Soc. Bot. Pol.* 22: 737–753.
- Zgurovskaja L. N. 1958. Anatomo-fiziologičeskoje issledovanije vsasyvajuščich, rostovych i provodjaščich kornej drevesnych porod. *Trudy Inst. Lesa ANSSSR* 41: 5–32.

MYCORRHIZAL SYMBIOSIS

Summary

Roots of ash trees are generally heavily mycorrhizal; however, symbiosis in this genus seems to have a facultative character and depends on the site and age of the tree. Mycorrhizal association on roots of ash trees is endomycorrhizal in nature and belongs to an arbuscular

type of symbiosis (arbuscular mycorrhiza = AM). The end-roots of *Fraxinus excelsior* are characterized by a well differentiated heterorhizis, which is manifested by the simultaneous occurrence of the end-roots of restricted growth and with thickened end-roots. Mycorrhizal symbiosis develops exclusively on end-roots of restricted growth.

The anatomical structure of ash roots is characterized by the occurrence of typical exodermis composed of long and short cells situated under the outer layer of rhizodermis. The hyphae of the fungus penetrate successively into the cortical parenchyma through exodermal short cells (passage cells), whose walls are not suberized. On the surface of mycorrhizal roots of ash trees an extensive, loose hyphal network is visible; however, arbuscular infection produces no modification in the external morphology of roots. Sometimes endomycorrhizae on the ash roots can be recognized by their bright, yellow colour, which contrasts sharply with the white nonmycorrhizal roots.

The external mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) forming symbiosis with ash roots, are dimorphic and composed of thick-walled, nonseptate hyphae with smaller thin-walled lateral branches. Prior to penetration hyphae produce appressoria on the root surface. Penetration of root hairs in ash trees is common. Following infection, the hyphae coil several times in the passage cell of the exodermis and grow primarily intercellularly and then intracellularly throughout the cortex, but they do not invade the endodermis. Shortly after infection, the fungus forms arbuscules, which develop by repeated dichotomous branching of hyphae until a complex „little tree” is formed. Arbuscules very often fill the lumen of the cell and are the most wide-spread, intracellular formation of ash endomycorrhiza. In ash roots AMF also produce vesicles, globose structures, terminal on hyphae, within or outside the cells.

The vesicles are rather rarely found in ash roots, increasing in number during the reproductive phase of the growth of the tree. Arbuscules are most abundant during vegetative growth of the host plant.

The fungal partners in mycorrhizal symbiosis of ash trees are currently placed in the *Zygomycetes*, in the order *Glomales*. *Glomus* ssp. are the most common mycorrhizal fungi invading roots of ash trees. *F. excelsior* displays seasonal patterns in the frequency and intensity of AM infection, with maximum values occurring in the winter.

Several examples are given that AM can increase the growth of ash trees, especially in the early stages of plant development. Therefore, a strategy is proposed for the inoculation ash trees with AMF to improve seedling quality in forest nurseries. Experimental studies described in the paper concern *F. excelsior* and the American species *F. americana* and *F. pennsylvanica*.