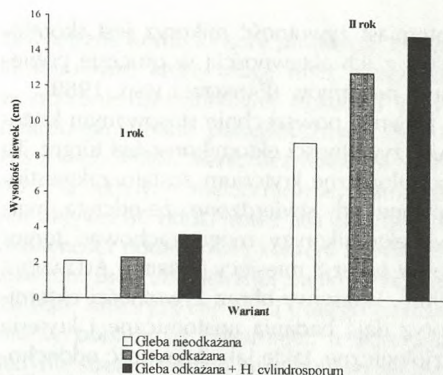


obfitą mikoryzą, która wpłynie dodatnio na ich wzrost, a także pozwoli skutecznie walczyć z patogenami. LE TACON i współpracownicy (1986) wykazali, że siewki świerka rosnące w szkółce w glebie odkażanej (co w zasadniczy sposób eliminuje zarodniki takich patogenów jak *Rhizoctonia solani*, *Pythium* sp.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



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

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

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

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

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

8.3.1. Żywotność ektomikoryz – kryteria morfologiczne, anatomiczne i fizjologiczne

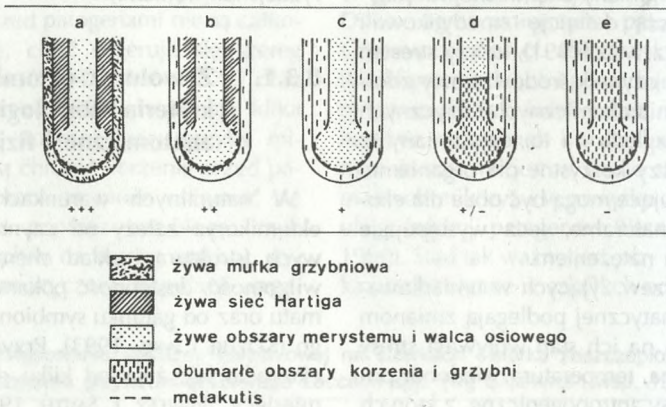
W naturalnych warunkach żywotność ektomikoryz zależy od czynników glebowych (struktura i skład chemiczny gleby, wilgotność, dostępność pokarmów), od klimatu oraz od gatunku symbionta grzybowego (KOTTKE i wsp. 1993). Przyjmuje się, że ektomikoryzy żyją od kilku do kilkunastu miesięcy (HARLEY i SMITH 1983).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

natomiast żywotność mikoryz jest skorelowana z ich aktywnością w procesie pobierania pokarmów (PANKOW i wsp. 1989).

Dawniej powszechnie stosowanym kryterium żywotności ektomikoryz był turgor. To morfologiczne kryterium zostało zakwestionowane, gdy stwierdzono, że odcięte, martwe ektomikoryzy mogą zachować turgor nawet przez 8 miesięcy (FERRIER i ALEXANDER 1985). Właściwy obraz żywotności ektomikoryz dają badania anatomiczne i kryteria fizjologiczne, takie jak aktywność oddechu (AL ABRAS i wsp. 1988), aktywność ATP-azy w sieci HARTIGA (LEI i DEXHEIMER 1988), poziom ATP (PANKOW i wsp. 1989), a także zawartość związków chemicznych specyficznych dla symbionta grzybowego. Takimi związkami są dwucukier trehaloza i ergosterol – składnik błon komórkowych grzybni. Poziom tych substancji w wierzchołkach mikoryzowych jest skorelowany z biomasą aktywnej metabolicznie grzybni (NIEDERER i wsp. 1988; NYLUND i WALLANDER 1992). Żywotność ektomikoryz można także ocenić na podstawie fluorescencji żywych komórek korzenia i grzybni po inkubacji

w roztworze dwuoctanu fluoresceiny (FDA) (RITTER i wsp. 1986). Obserwowane w naturze i kulturach *in vitro* procesy rozwoju i starzenia ektomikoryz świerka (KOTTKE i OBERWINKLER 1986; RITTER i wsp. 1986, 1989) pozwoliły na wyróżnienie pięciu klas żywotności ektomikoryz (ryc. 8.8).

Proces starzenia ektomikoryz *Picea abies* rozpoczyna się na zewnętrznej powierzchni mufki grzybniowej, a następnie obejmuje głębiej położone warstwy komórek (STRULU 1979; KOTTKE i wsp. 1993). W naturalnych warunkach obumarłe komórki mufki grzybniowej są zasiedlane i rozkładane przez mikroorganizmy glebowe (KOTTKE i OBERWINKLER 1986). Starzenie mufki może prowadzić do jej całkowitego zniknięcia i powstania ektomikoryz bezmufkowych, które nadal posiadają żywą sieć HARTIGA (AL ABRAS i wsp. 1988). Obserwowano je na stanowiskach naturalnych (MEYER 1973), w szkółce leśnej (AL ABRAS i wsp. 1988), a także w półsterylnych hodowlach laboratoryjnych, gdzie uzyskano młode (jedno- i dwumiesięczne) bezmufkowe ektomikoryzy świerka z grzybami *Hebeloma crustuliniforme* i *Ce-*

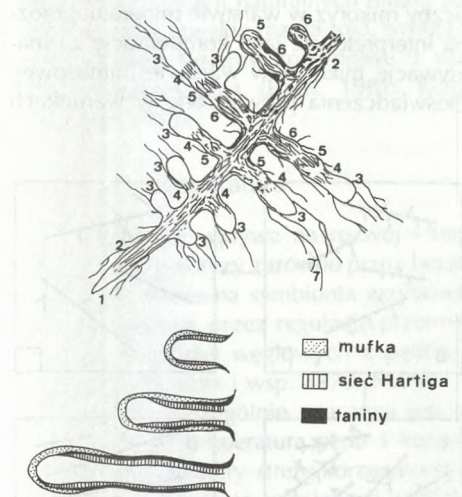


Ryc. 8.8. Pięć klas żywotności ektomikoryz świerka (wg RITTERA i wsp. 1986, rys. H. NAROŻNA)

Świeżo zebrane mikoryzy zostały przecięte ręcznie wzdłuż, wybarwione dwuoctanem fluoresceiny (FDA) i obserwowane w mikroskopie fluorescencyjnym w świetle UV. Pięć wyróżnionych klas żywotności reprezentuje różne stadia ontogenetyczne ektomikoryz: a – mikoryza całkowicie żywa (+++): walec osiowy, merystem, sieć HARTIGA i mufka grzybniowa są żywe; b – mikoryza w przeważającej części żywa (++): walec osiowy, merystem i sieć HARTIGA są żywe; c – mikoryza o zmniejszonej żywotności (+): walec osiowy i merystem są żywe; d – mikoryza zamierająca (+/-): tylko walec osiowy jest żywy; e – mikoryza martwa (-): wszystkie części mikoryzy są martwe

nococcum geophilum Fr. (= *C. graniforme* FERD. et WINGE) (EL FARES 1974).

Jednoroczne i dwuletnie ekto-mikoryzy czteroletnich siewek świerka ze szkółki leśnej (utworzone z grzybem z rodzaju *Hebeloma*) były pozbawione mufki, jednakże nie obserwowano innych różnic anatomicznych między młodymi, a starymi mikoryzami obecnymi na tych samych odcinkach korzeniowych (AL ABRAS i wsp. 1988). Rycina 8.9 przedstawia budowę morfologiczną i anatomiczną piramidalnej mikoryzy świerka z wierzchołkami w różnych stadiach rozwojowych. Odcinki mikoryz pozbawione mufki są ciemno zabarwione, ponieważ

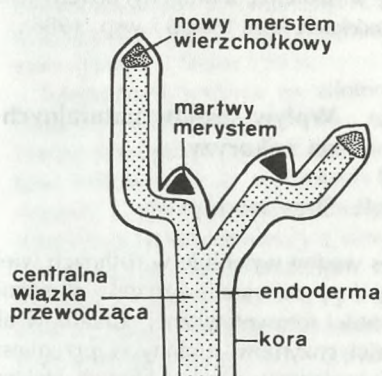


Ryc. 8.9. Schemat piramidalnej mikoryzy świerka przedstawiający wierzchołki korzeniowe w różnych stadiach rozwoju (wg AL ABRAS i wsp. 1988, rys. H. NAROŻNA)

1 – niemikoryzowy wierzchołek apikalny (biały korzeń); 2 – niemikoryzowy brązowy korzeń; 3 – nowo utworzone białe mikoryzy: pod mufką grzybnia brak komórek taninowych (wiek 1–2 miesiące); 4 – brązowe odcinki nowo utworzonych mikoryz; kolor jest związany z obecnością licznych komórek taninowych pod mufką grzybnia (wiek 4–5 miesięcy); 5 – bezmufkowe odcinki mikoryz (wiek 1 rok); 6 – bezmufkowe odcinki mikoryz (wiek 2 lata); 7 – grzybnia ekstramatrykalna

zewnątrzne komórki kory produkują związki fenolowe, które mogą mieć znaczenie w ochronie bezmufkowej mikoryzy przed mikroorganizmami patogenicznymi (AL ABRAS i wsp. 1988). Stare, bezmufkowe mikoryzy są aktywne metabolicznie, natomiast ich aktywność oddechowa jest zbliżona do aktywności oddechowej korzeni niemikoryzowych. Brak zewnętrznej mufki wskazuje, że stare mikoryzy nie mają dużego znaczenia w pobieraniu pokarmów, a pozostają jedynie strefą wymiany metabolitów między rośliną gospodarzem a grzybnia. Jednocześnie koszt energetyczny utrzymania takiej mikoryzy jest stosunkowo niski.

W zdrowych długich i krótkich korzeniach strefa merystematyczna jest zbudowana z żywych, nie zwakuolizowanych komórek z nie uszkodzoną cytoplazmą (KOTTKE i OBERWINKLER 1986). W krótkich korzeniach dorosłych świerków na zamierających stanowiskach leśnych obserwowano intensywną wakuolizację komórek merystematycznych (SCHMITT i LIESE 1987). Wakuolizację komórek merystematycznych korzeni stwierdzono także u siewek świerka, hodowanych w kwaśnym podłożu (pH=3), przy wysokim stężeniu dostępnego glinu (JORNS



Ryc. 8.10. Schemat korzeni świerka o widelcowym kształcie, które są typowym przejawem stresu spowodowanego przez niskie pH gleby i podwyższony poziom jonów glinu w roztworze glebowym (wg METZLER i OBERWINKLER 1986, rys. H. NAROŻNA)

i HECHT-BUCHHOLZ 1985; METZLER i OBERWINKLER 1986). W późniejszych stadiach rozwojowych uszkodzenie komórek merystematycznych może prowadzić do przzerwiania merystemu korzenia i utworzenia nowych, podwierzchołkowych odgałęzień. W wyniku tych zmian powstają korzenie o widelcowatym kształcie (ryc. 8.10), które są typowym przejawem stresu spowodowanego przez silne zakwaszenie gleby i podwyższone stężenie jonów glinu (METZLER i OBERWINKLER 1986). U zamierających drzew obserwowano zmniejszoną średnicę komórek kory korzeni drobnych oraz grubsze ściany komórkowe. Komórki parenchymatyczne kory i tkanki waskularnej zawierały więcej substancji taninowych, niż podobne komórki zdrowych drzew. Mikroanalizy pojedynczych komórek drobnych korzeni zamierających drzew wykazały niedostateczne pobieranie wapnia i magnezu oraz podwyższonego poziomu glinu (STIENEN i wsp. 1984).

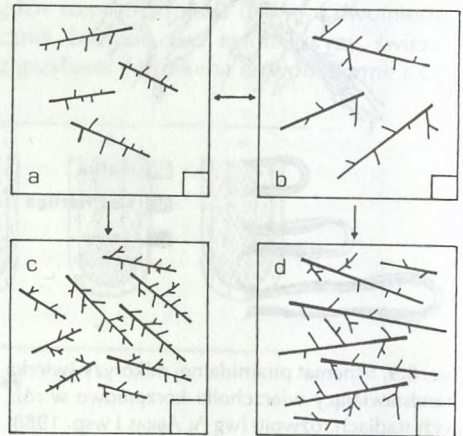
W ektomikoryzach uszkodzonych świerków w zachodnich części Niemiec (góry Schwarzwald) obserwowano grzybowe infekcje wewnątrzkomórkowe. Grzyby, które brały udział w infekcji zidentyfikowano jako *Cryptosporiopsis cf. abietina* i *Mycelium radialis atrovirens*. Pierwszy z nich penetrował tkankę waskularną, a drugi był obecny tylko w komórkach kory (HAUG i wsp. 1988).

8.3.2. Wpływ stresów naturalnych na mikoryzy

8.3.2.1. Stres wodny

Stres wodny wywołuje w roślinach wiele reakcji (np. zamykanie szparek, obniżenie aktywności fotosyntetycznej, zmiany w aktywności enzymów, zmiany w przemieszczaniu związków węgla), których efektem jest zmiana rozwoju systemu korzeniowego. Na stanowiskach, gdzie gleba wysycha regularnie, stwierdzono większą gęstość korzeni drobnych niż na stanowiskach z dostateczną ilością wody (BABEL 1981; KOTTKE i AGERER 1983). W związku z tym, że mi-

koryzy powstają głównie na korzeniach ostatniego rzędu, silne rozgałęzienie systemu drobnych korzeni jest korzystne dla rozwoju symbiozy mikoryzowej. Stwierdzono, że naturalny stres wodny w miesiącach letnich powoduje zmniejszenie liczby mikoryz świerków (wiek 60–70 lat) w warstwie humusowej (0–5 cm) i jednocześnie wzrost ich liczby w warstwie mineralnej (5–30 cm), w porównaniu z podobnym drzewostanem, regularnie nawadnianym przez kilka lat poprzedzających obserwacje (FEIL i wsp. 1988). Procentowy udział dojrzałych, nie zniszczonych mikoryz w warstwie 0–30 cm (humusowa + mineralna) był wyższy, przez cały sezon wegetacyjny, na poletku nie nawadnianym niż na nawadnianym. Wzrost liczby mikoryz w warstwie mineralnej można interpretować jako kompensację za inaktywację mikoryz w warstwie humusowej. Doświadczenia prowadzone w warunkach



Ryc. 8.11. Schemat rozwoju i morfologii drobnych i najdrobniejszych korzeni siewek świerka rosnących w określonej objętości gleby w zróżnicowanych warunkach wilgotności (wg FEIL i wsp. 1988, rys. H. NAROŻNA)

a – krótkotrwałe wysychanie gleby; b – dostateczna wilgotność gleby; c – cyklicznie występujące okresy wysychania i ponownego nawadniania gleby; d – ciągłe nawadnianie gleby.

Powierzchnie kwadratów przedstawiają suchą masę korzeni

szklarniowych pokazały, że okresy suszy sprzyjają wzrostowi gęstości systemu korzeniowego młodych siewek świerka (ryc. 8.11), natomiast nawadnianie stymuluje wydłużanie korzeni (FEIL i wsp. 1988). Jeżeli okresy suszy i wilgotności powtarzają się często, na przykład kilka razy w roku, kolonizacja mikoryzowa będzie wysoka, a wzrost pędów siewek może być zredukowany w wyniku współzawodnictwa między podziemnym i nadziemnym akceptorem węglowodanów (BABEL 1981; KOTTKE i AGERER 1983). Ciągłe nawadnianie podłoża powoduje wzrost korzeni na długość i rozwój systemów korzeniowych, które są regularnie, ale nie gęsto rozgałęzione. W efekcie sporadycznych okresów suszy, jakie występują w warunkach naturalnych naszej strefy klimatycznej (zwykle raz na rok), tworzą się rozgałęzione systemy korzeniowe z optymalną mikoryzacją (BABEL 1981; KOTTKE i AGERER 1983).

8.3.2.2. Temperatura

Temperatura wpływa na rozwój i utrzymanie ektomikoryzy zarówno przez bezpośrednie działanie na symbionta grzybowego jak i pośrednio, przez regulację przemieszczania związków węglowych z pędów do korzeni (HELLMERS i wsp. 1970; MARKS i FOSTER 1972). Szczególnie znacząca jest różnica między temperaturą pędu i korzenia. Wzrost temperatury strefy korzeniowej powoduje zwiększenie translokacji związków węglowych do części podziemnej rośliny, a w rezultacie silniejszy wzrost korzenia, w tym strefy infekcji mikoryzowej (LAWRENCE i OECHEL 1983a, b). Temperatura wpływa również na ilość i skład eksudatów korzeniowych, które są istotne w procesie tworzenia i utrzymania symbiozy mikoryzowej (ROVIRA 1969). W warunkach naturalnych rozwój ektomikoryzy rozpoczyna się wiosną, gdy górna warstwa gleby ma temperaturę 10–11°C, a w pewnych warunkach wzrost korzeni i infekcja mikoryzowa następują już w temperaturze 3–9°C (ORLOV 1957). Choć infekcja mikoryzowa zachodzi już w

stosunkowo niskich temperaturach, to wyższe temperatury przyspieszają ten proces.

W warunkach laboratoryjnych szczepy większości gatunków grzybów mikoryzowych mają zdolność wzrostu w temperaturach 8–27°C, z optimum 20–25°C. Gatunki i szczepy grzybów mikoryzowych różnią się wymaganiami termicznymi (MOSER 1956, 1958; LAIHO 1970; DENNIS 1985; CLINE i wsp. 1987). Ekotypy niektórych grzybów ektomikoryzowych (*Paxillus involutus*, *Suillus variegatus*, *S. plorans*) pochodzące ze stanowisk górskich mają w warunkach *in vitro* optimum wzrostu przy niższych temperaturach, niż szczepy nizinne (MOSER 1956, 1958). Minimum temperatury szczepów *P. involutus* i *S. variegatus* uzyskanych z owocników pochodzących z nizin mieściło się w zakresie 2–8°C, natomiast szczepy pochodzące z gór zachowały zdolność wzrostu w temperaturze –2–4°C, a w temperaturze –11°C przeżyły dwa miesiące (MOSER 1958). Podobnie, szczepy *Thelephora terrestris* i *Cenococcum graniphorme* (= *C. geophilum*) pochodzące ze stanowisk północnych były lepiej przystosowane do wzrostu w niższych temperaturach niż szczepy pochodzące ze stanowisk południowych (CLINE i wsp. 1987). Często jednak temperatury optymalne dla wzrostu nie są optymalne dla innych procesów fizjologicznych, na przykład dla oddychania, czy pobierania pokarmów (HARLEY i SMITH 1983).

Temperatura wpływa na zdolność symbiontów mikoryzowych do tworzenia i utrzymania ektomikoryzy z siewkami świerków hodowanych w warunkach kontrolowanych. Grzyb mikoryzowy *Thelephora terrestris* tworzył ektomikoryzy z siewkami *Picea glauca* w trzech badanych zakresach temperatur: 5–8°C, 15–17°C i 25–29°C, natomiast grzyb *Hebeloma crustuliniforme* – tylko w temperaturze 15–17°C (HUSTED i LAVENDER 1989). W sterylnych kulturach mikoryzowych siewek *Picea sitchensis* grzybnia ekstramatrykalna *Thelephora terrestris* była zdolna do przetrwania okresu zimy przy minimalnej temperaturze około 1°C, podczas gdy grzybnia ekstramatrykalna *Lac-*

caria proxima zanikała już w listopadzie w temperaturze 8°C (COUTTS i NICOLL 1990).

Temperatura odpowiednia dla rozwoju symbiozy mikoryzowej w warunkach naturalnych nie zawsze jest właściwa dla symbionta grzybowego rosnącego *in vitro*. Grzybnia *Pisolithus tinctorius* w warunkach laboratoryjnych zamiera w temperaturze 41°C (HARLEY i SMITH 1983), chociaż ektomikoryzy utworzone z tym grzybem tolerują wysokie temperatury gleby, które na hałdach pokopalanianych przekraczają nawet 60°C (SCHRAMM 1966; MARX 1977),

Wymagania termiczne gatunków i szczepów grzybów ektomikoryzowych są koniecznym kryterium przy selekcji grzybów do sztucznej inokulacji siewek w celu zalesiania nowych terenów. Aby właściwie ocenić poszczególne gatunki pod względem wymagań termicznych, należy zbadać wiele szczepów każdego gatunku. Cechy określające przydatność grzybów do inokulacji to: 1) wydajny wzrost inokulum, 2) dobry rozwój mikoryz w szkółce po inokulacji, 3) dobra przeżywalność i wzrost mikoryz po przesadzeniu siewek na stałe miejsce (TRAPPE 1977).

8.3.3. Stresy antropogeniczne

Skażenie powietrza i gleby toksycznymi substancjami pochodzącymi z emisji przemysłowych jest przyczyną uszkodzenia drzew, prowadzącego w skrajnych przypadkach do zamierania lasów na półkuli północnej, zwłaszcza lasów iglastych (SCHÜTT i COWLING 1985; KLEIN i PERKINS 1987). Do najpoważniejszych symptomów zamierania świerków zalicza się zmniejszenie liczby drobnych, żywiących korzeni i uszkodzenie korzeni. Biomasa drobnych korzeni, ich długość i stopień rozgałęzienia są uważane za wczesne wskaźniki zmian środowiskowych (FEIL i wsp. 1988; VOGT i wsp. 1993). Jednocześnie na silnie zanieczyszczonych stanowiskach obserwuje się mniejsze zróżnicowanie gatunkowe grzybów ektomikoryzowych i mniej liczne owocniki w porówna-

niu ze stanowiskami kontrolnymi (SCHLECHTE 1986; FELLNER 1989; AGERER 1989) oraz zmiany typów morfologicznych ektomikoryz (LISS i wsp. 1984; MEYER i wsp. 1988; KOCOUREK i BYSTRICAN 1989; MEJŠTRÍK i KOCOUREK 1992; VOGT i wsp. 1993). SCHLECHTE (1986) porównywał dwa stanowiska różniące się poziomem zanieczyszczeń powietrza. Na silnie zanieczyszczonym stanowisku *P. abies* w zachodniej części Niemiec stwierdzono występowanie 4 gatunków grzybów mikoryzowych, które rocznie wytwarzały 17 g suchej masy owocników w przeliczeniu na 100 m². Natomiast na stanowisku o niższym stopniu zanieczyszczenia występowały 22 gatunki, produkujące rocznie 53 g suchej masy owocników na 100 m².

Osobniki *P. abies* z widocznymi symptomami zamierania mają zwykle niższy udział wierzchołków mikoryzowych w systemie drobnych korzeni oraz niższą liczbę mikoryz na jednostkę powierzchni gruntu i jednostkę powierzchni igieł, niż drzewa zdrowe (MEYER i wsp. 1988). Obserwacje mikoryz świerków rosnących na terenach szczególnie dotkniętych zanieczyszczeniami przemysłowymi uwidocznily wyraźny związek między żywotnością mikoryz, a stanem zdrowotnym populacji świerków lub pojedynczych drzew (RITTER i wsp. 1986, 1989).

Stresy antropogeniczne mogą wpływać na mikoryzę za pośrednictwem przynajmniej trzech mechanizmów: 1) bezpośrednie działanie na grzyby mikoryzowe i mikoryzę, 2) wpływ na pobieranie związków mineralnych przez korzenie i zaopatrzenie rośliny w niezbędne pierwiastki, 3) wpływ za pośrednictwem pędu – zahamowanie procesów fotosyntezy oraz transportu węglowodanów do korzeni i mikoryz (ANDERSEN i RYGIOWICZ 1991).

8.3.3.1. Kwaśne opady

Zamieranie lasów spowodowane jest, przynajmniej częściowo, wzrostem zakwaszenia gleby na dużych obszarach leśnych (ULRICH 1983; SCHÜTT i COWLING 1985;

MURACH i ULRICH 1988). Wielkość kwaśnego opadu znacznie przekracza ilości kwasu, które mogą być zbuforowane przez substancje mineralne zawarte w glebie (MAZZARINO i wsp. 1983). Objawami zamierania korzeni świerka na stanowiskach leśnych zanieczyszczonych kwaśnym opadem są między innymi redukcja korzeni drugorzędowych, zahamowanie wzrostu drobnych korzeni (obniżenie średnicy, długości i powierzchni) (BLASCHKE i wsp. 1985), silny pionowy gradient biomasy drobnych korzeni (MURACH 1984), zwiększony udział procentowy martwych korzeni drobnych (MURACH 1984; LISS i wsp. 1984; BLASCHKE 1986a; MATZNER i wsp. 1986), zahamowanie rozwoju symbiozy mikoryzowej (BLASCHKE 1986a, b; GÖBL 1986; MEYER 1987), nienormalna budowa mikoryz (BLASCHKE 1990; METZLER i OBERWINKLER 1986) oraz zmiany w składzie chemicznym drobnych korzeni (MURACH 1984).

Na obszarach skażonych kwaśnym deszczem wyższą liczbę ektomikoryz świerka i większą różnorodność typów morfologicznych mikoryz obserwowano na glebach wapiennych niż na glebach piaszczystych (ALTEN i wsp. 1989). Silne zakwaszenie gleby może wpływać negatywnie zarówno na korzenie drzewa jak i na grzyby ektomikoryzowe. Stres zakwaszenia powoduje lizę ścian komórkowych zewnętrznych komórek najdrobniejszych korzeni *P. abies* (tzw. kwaśne dziury), destrukcję czapeczki i lizę komórek merystemu (VOGELEI i ROTHE 1988). W wyniku uszkodzenia korzeni następuje zmniejszenie pobierania wody i pokarmów, co jest stresem dla całego drzewa.

Optimum pH dla grzybów ektomikoryzowych hodowanych w warunkach laboratoryjnych zawiera się między pH 3,5 a pH 5,5 (LAIHO 1970; WILLENBORG i wsp. 1990). Wiele grzybów ektomikoryzowych rosnących na syntetycznych pożywkach toleruje silne zakwaszenie podłoża, a nawet wykazuje kwasolubność. Szczepy niektórych gatunków, jak *Piloderma bicolor*, *Paxillus involutus*, *Pisolithus tinctorius*, *Scleroderma aurantium*, *Suillus bovinus* rosną jednakowo

dobrze w zakresie pH 2,5–5,5 (WILLENBORG i wsp. 1990), a szczepy *Suillus tomentosus* najlepiej rosną przy pH 2,0 (DENNIS 1985). Niektórzy autorzy sugerują, że wzrost grzybów mikoryzowych i rozwój ektomikoryzy bardziej hamuje wzrost pH podłoża niż obniżenie pH. Jednakże reakcje grzybów na kwasowość podłoża są specyficzne nie tylko dla poszczególnych gatunków, lecz także szczepów (LAIHO 1970; HUNG i TRAPPE 1983; DENNIS 1985; WILLENBORG i wsp. 1990). Optimum pH niektórych grzybów mikoryzowych, jak na przykład *Hebeloma crustuliniforme*, *Hygrophorus eburneus*, *Laccaria laccata*, znajduje się w zakresie pH 6–7 (DENNIS 1985).

Zakwaszenie gleb leśnych jest przyczyną zanikania pewnych gatunków grzybów mikoryzowych. AGERER (1989), badając wpływ kwaśnego opadu na grzyby mikoryzowe i mikoryzy *Picea abies*, stwierdził zanikanie grzybów *Hygrophorus postulatus* i *Russula ochroleuca* na 16-letnich stanowiskach świerka oraz grzybów *Amanita crocea*, *A. vaginata*, *Russula cyanoxantha* i *R. olivacea* na stanowiskach 76 letnich. Grzyb *Russula mustelina* wyselekcjonowano jako wskaźnik biologiczny zanieczyszczeń powietrza kwaśnym opadem na stanowiskach górskich i podgórskich świerka w środkowej Europie (FELLNER 1989).

Doświadczenia w warunkach kontrolowanych wykazały, że symbioza mikoryzowa może być wskaźnikiem stresów działających za pośrednictwem gleby. Traktowanie 8-letnich siewek *P. abies* kwaśnym deszczem (pH 4,0) przez pięć sezonów wegetacyjnych powodowało zmniejszenie infekcji mikoryzowej w stosunku do siewek rosnących w glebie o pH 5,6 (BLASCHKE 1990). Mniejszą liczbę mikoryz obserwowano zwłaszcza w warstwie mineralnej gleby (BLASCHKE 1986b). Krótkotrwałe traktowanie siewek *Picea rubens* kwaśnym deszczem o pH 2,5 nie wpływało na całkowitą liczbę mikoryz, ale na częstość występowania poszczególnych typów morfologicznych ektomikoryz, co sugeruje zmiany udziału niektórych gatunków grzybów w tworzeniu

ektomikoryz na korzeniach świerka. Wzrastała na przykład liczba mikoryz utworzonych z grzybem *Cenococcum graniforme* (MEIER i wsp. 1989).

8.3.3.2. Toksyczność glinu

W kwaśnych glebach obserwuje się wysoką zawartość jonów glinu (Al^{3+}) i niski poziom kationów zasadowych, jak Ca^{2+} i Mg^{2+} (BOUDOT i wsp. 1994). Istnieje hipoteza, że jednym z głównych czynników ograniczających wzrost systemów korzeniowych drzew w silnie zakwaszonych glebach leśnych jest toksyczny glin (ULRICH i wsp. 1980; HÜTTERMANN i ULRICH 1984). Glin jest pospolitym pierwiastkiem skorupy ziemskiej i wód powierzchniowych. Występuje jako składnik kompleksów mineralnych i organicznych, rozpuszczalnych w kwaśnym środowisku. Przy pH 4,0 stężenie jonów glinu osiąga poziom toksyczny dla roślin. Aktywne biologicznie, toksyczne formy glinu to Al^{3+} , Al OH^{2+} i Al (OH)_2^+ (KINRAIDE i PARKER 1989). Prawdopodobnie inne monomeryczne i polimeryczne formy glinu mogą być również bardzo toksyczne dla roślin, ale ich działanie w warunkach naturalnych jest niejasne (ALVA i wsp. 1986; PARKER i wsp. 1989).

Toksyczność glinu należy rozpatrywać nie jako pojedynczy czynnik, ale jako kompleks czynników wpływających na szerokie spektrum procesów fizjologicznych. Główne mechanizmy, za pomocą których glin działa szkodliwie na rośliny, zostały przedstawione w przeglądowym artykule BOUDOT'a i współpracowników (1994). Obejmują one: 1) współzawodnictwo między jonami glinu (Al^{3+}) a jonami wapnia (Ca^{2+}) i magnezu (Mg^{2+}) w procesie pobierania jonów przez korzenie z roztworu glebowego i transportu przez błony komórkowe (podwyższone stężenie jonów glinu w podłożu może zmniejszyć zawartość wapnia w komórkach kory pierwotnej korzeni *P. abies* o ponad 80%); 2) zahamowanie aktywności mitotycznej i podziałów komórek merystematycznych, a w efekcie ograniczenie wzrostu korzeni; 3) zmiana struktury i prze-

puszczalności błon komórkowych korzeni; 4) obniżenie pobierania wody i związków pokarmowych; 5) zmiana aktywności ważnych systemów enzymatycznych korzeni; 6) powstanie w komórkach korzeni kompleksów glin-nieorganiczny fosforan, co obniża toksyczność glinu, ale jednocześnie jest przyczyną niedoboru fosforu w części nadziemnej. Doświadczenia prowadzone w warunkach laboratoryjnych wykazały negatywny wpływ glinu na wzrost siewek świerka oraz pobieranie pierwiastków odżywczych, takich jak wapń i magnez (GODBOLD 1991; GÖRANSSON i ELDHUSET 1991).

Niemikoryzowe siewki *Picea* spp., hodowane w warunkach laboratoryjnych, są zwykle bardziej wrażliwe na jony glinu niż *Pinus* spp. (tab. 8.5), jednakże wyniki uzyskane przez różnych autorów są niespójne. INGESTAD i współpracownicy (1985) stwierdzili redukcję biomasy korzeni *P. abies* o 20% w obecności 1,0 mM glinu, ROST-SIEBERT (1983) – przy stężeniu 0,3 mM, a ABRAHAMSEN (1984) przy stężeniu 0,74 mM. Już po 3 dniach działania 0,52 mM glinu obserwowano makroskopowo pęknięcia kory długich korzeni oraz zbrunatnienie systemu korzeniowego. Jednocześnie w mikroskopie świetlnym widać było wzmocnioną wakuolizację komórek czapeczki korzeniowej i kory oraz komórek merystematycznych (JORNS i HECHT-BUCHHOLZ 1985). W zamierających korzeniach *P. abies* stwierdzono także nagromadzenie substancji fenolowych w komórkach czapeczki i zewnętrznej warstwy kory (HÜTTERMANN 1985). W późniejszych stadiach uszkodzenie komórek merystematycznych prowadzi do zniszczenia merystemu i utworzenia nowych, podwierzchołkowych merystemów bocznych. W efekcie korzenie poddane działaniu glinu tworzą, wspomniane wcześniej, charakterystyczne widelcowate formy (ryc. 8.10) (METZLER i OBERWINKLER 1986).

Niektóre badania wykazały stosunkowo małą wrażliwość siewek *P. abies* na glin (EVERS 1983; VAN PRAAG i wsp. 1985; MAKONEN-SPIECKER 1985). Toksyczność glinu zależy bowiem nie tylko od stężenia toksy-

Tabela 8.5. Progowe stężenia Al powodujące istotną statystycznie redukcję wzrostu korzeni siewek różnych gatunków świerka (*Picea*) i sosny (*Pinus*) hodowanych w podłożu piaszkowym, w glebie lub w roztworze. Wskaźnikiem wzrostu była biomasa korzeni, chyba że zaznaczono inaczej. Symbol > oznacza brak istotnej redukcji wzrostu przy najwyższym zastosowanym w doświadczeniu stężeniu Al. (za: RAYNAL i wsp. 1990)

Autorzy	Gatunek	Stężenie progowe Al mM L ⁻¹	Podłoże
EVERS (1983)	<i>Picea abies</i>	>1,50	Roztwór
ROST-SIEBERT (1983)	<i>Picea abies</i>	0,30♦	Roztwór
ABRAHAMSEN (1984)	<i>Picea abies</i>	0,74♥	Roztwór
VAN PRAAG i wsp. (1985)	<i>Picea abies</i>	3,33	Piasek
MAKKONEN-SPIECKER (1985)	<i>Picea abies</i>	2,96	Piasek
INGESTAD i wsp. (1985)	<i>Picea abies</i>	1,00	Roztwór
SCHIER (1985)	<i>Picea rubens</i>	3,70♦	Roztwór
HUTCHINSON i wsp. (1986)	<i>Picea glauca</i>	0,37	Piasek
THORNTON i wsp. (1987)	<i>Picea rubens</i>	0,25♦	Roztwór
NOSKO i wsp. (1988)	<i>Picea glauca</i>	0,05	Piasek
	<i>Picea rubens</i>	0,37	Piasek
OHNO i wsp. (1988)	<i>Picea rubens</i>	>0,54	Gleba
JOSLIN i WOLFE (1988)	<i>Picea rubens</i>	0,25	Gleba
HUMPHREYS i TRUMAN (1964)	<i>Pinus radiata</i>	>0,74	Roztwór
MCCORMICK i STEINER (1978)	<i>Pinus rigida</i>	4,44	Roztwór
	<i>Pinus sylvestris</i>	4,44♦	Roztwór
	<i>Pinus virginiana</i>	4,44♦	Roztwór
WILLIAMS (1982)	<i>Pinus clausa</i>	1,22♦	Roztwór
	<i>Pinus taeda</i>	1,22♦	Roztwór
HUTCHINSON i wsp. (1986)	<i>Pinus banksiana</i>	1,48	Piasek
	<i>Pinus strobus</i>	2,96	Piasek
ELDHUSET i wsp. (1987)	<i>Pinus sylvestris</i>	3,0–5,0	Roztwór
PAGANELLI i wsp. (1987)	<i>Pinus taeda</i>	0,19♣	Piasek

♦ Wskaźnikiem wzrostu było wydłużenie korzeni.

♥ Wskaźnikiem wzrostu była biomasa całej rośliny.

♣ Wskaźnikiem wzrostu był względne tempo wzrostu.

cznych jonów w glebie, ale także od warunków zewnętrznych, jak pH i siła jonowa roztworu glebowego, stężenia wapnia i magnezu oraz od stosunków molarnych Ca/Al i Mg/Al (ROST-SIEBERT 1983; HECHT-BUCHHOLZ i wsp. 1987; SCHAEDEL i wsp. 1989). U 30-letnich świerków z widocznymi symptomami zamierania, liczba mikoryz przypadająca na jednostkę powierzchni gruntu była pozytywnie skorelowana ze stężeniem wapnia i magnezu, stosunkiem molarnym Ca/Al w roztworze glebowym i z zawarto-

ścią wapnia oraz magnezu w igłach (MEYER i wsp. 1988). Wrażliwość świerków na glin jest zależna również od struktury genetycznej drzew (proweniencji) (SCHAEDEL i wsp. 1989) i zmienia się wraz z ich wiekiem (THORNTON i wsp. 1987). Wzrost stężenia magnezu w podłożu zapobiega uszkodzeniu korzeni świerka przez wysokie stężenia jonów glinu (0,52 mM i 1,7 mM Al) (HECHT-BUCHHOLZ i wsp. 1987).

Szkodliwemu działaniu glinu ulegają też grzyby mikoryzowe. Badania prowadzone

w warunkach *in vitro* wykazały różnicowaną tolerancję na glin gatunków i szczepów grzybów ektomikoryzowych. Tolerancyjne na obecność w podłożu wysokich stężeń jonów glinu okazały się szczepy *Suillus luteus*, *S. bovinus* (HINTIKKA 1988; LESKI i wsp. 1995; KIELISZEWSKA-ROKICKA i wsp. 1996), a także *S. variegatus*, *Paxillus involutus* (HINTIKKA 1988), podczas gdy do wrażliwych zaliczono grzyby z rodzajów *Amanita* i *Tricholoma* (HINTIKKA 1988) oraz *Pisolithus* i *Rhizopogon* (KIELISZEWSKA-ROKICKA i wsp. 1996). LESKI i współpracownicy (1995) stwierdzili, że szczepy grzybów ektomikoryzowych pochodzące ze stanowisk leśnych o wysokiej zawartości jonów glinu w glebie, wykazują często w warunkach laboratoryjnych większą tolerancję na glin, niż szczepy pochodzące ze stanowisk kontrolnych.

Organizmy mają zdolność do przetrwania w obecności toksycznych metali dzięki pewnym fizjologicznym mechanizmom obronnym (GAAD 1993). Niektóre grzyby nie absorbują toksycznych jonów nawet wówczas, gdy ich stężenie w podłożu jest wysokie (TYLER 1980). Inne grzyby absorbują i akumulują metale, ale mają zdolność ich detoksyfikacji w cytoplazmie (TURNAU i wsp. 1992), w wakuolach (KOTTKE 1991; TURNAU i wsp. 1993) i w ścianach komórkowych (VÄRE 1990).

Szkodliwe działanie jonów glinu na rośliny może być łagodzone przez symbiozę mikoryzową. W doświadczeniach laboratoryjnych stwierdzono, że mikoryzy siewek świerka utworzone z grzybem *Paxillus involutus* akumulują glin, uniemożliwiając transport toksycznych jonów do tkanek rośliny (WILKINS i HODSON 1989; HODSON i WILKINS 1991; HENTSCHEL i wsp. 1993). Obecne w strzępkach grzybni polifosforany wiążą jony glinu, tworząc liczne nierozpuszczalne granule glinowo-polifosforanowe (VÄRE 1990; KOTTKE 1991; TURNAU i wsp. 1992, 1993; MARTIN i wsp. 1994). Dodatkowym efektem wiązania jonów glinu z jonami fosforanowymi jest obniżenie poziomu dostępnego fosforu w grzybni mikoryzowej

oraz w podłożu i ograniczenie transportu fosforu do części nadziemnej (CUMMING i wsp. 1985). Jednak ektomikoryza nie zawsze ochrania roślinę przed toksycznym działaniem glinu. JENTSCHKE i współpracownicy (1991b) stwierdzili, że ektomikoryzy utworzone przez grzyby *Lactarius rufus* i *L. thejogalus* na korzeniach siewek świerka nie zmniejszały pobierania glinu przez tkanki roślin, a pierwszą barierę dla tego pierwiastka stanowiła endoderma. Mikoryza siewek świerka z grzybem *P. involutus* zmniejszała negatywny wpływ glinu (0,8 mM Al) na zawartość chlorofilu w igłach tylko w czasie pierwszych 5 tygodni hodowli siewek w obecności tego metalu, natomiast po 10 tygodniach zawartość chlorofilu w siewkach mikoryzowych i niemikoryzowych była podobna (MARSCHNER i wsp. 1992). Ochronna rola ektomikoryzy zależy więc przede wszystkim od właściwości symbionta grzybowego. Jeżeli tolerancja grzybów mikoryzowych na glin okaże się cechą stabilną, wówczas tolerancyjne szczepy będzie można stosować do inokulacji siewek przeznaczonych do zalesiania terenów skażonych kwaśnym opadem, o wysokiej zawartości jonów glinu w podłożu.

8.3.3.3. Metale ciężkie

Zanieczyszczenie powietrza metalami ciężkimi, jak ołów, kadm, cynk, miedź, żelazo, rtęć, prowadzi do ich akumulacji w glebach leśnych, zwłaszcza w warstwie humusowej (GRESZTA i wsp. 1979; ZÖTTL 1985). Postępujące zakwaszanie gleb leśnych powoduje wzrost stężenia wolnych jonów metali ciężkich w roztworze glebowym i zwiększone pobieranie ich przez korzenie drzew. W Czechach, na terenach silnie zanieczyszczonych (Krušné Hory), stwierdzono wyższe stężenia kobaltu, miedzi, żelaza, ołowiu i cynku w korzeniach świerków niż na stanowiskach kontrolnych (Šumava). Jednocześnie masa żywych i martwych korzeni była znacząco niższa na terenach zanieczyszczonych: Krušné Hory – biomasa 70–170 kg ha⁻¹, nekromasa 920–

1490 kg ha⁻¹; Šumava – biomasa 340–500 kg ha⁻¹, nekromasa 7410–8770 kg ha⁻¹ (KOCOUREK i BYSTRČAN 1989).

Metale ciężkie są toksyczne dla roślin, gdy ich stężenie w roztworze glebowym przekroczy pewien poziom, który jest zależny od właściwości fizyko-chemicznych metalu, czynników środowiska oraz od tolerancji organizmu (GAAD 1993). Cynk, kadm i ołów, w stężeniach podobnych do stężeń występujących w roztworze glebowym zanieczyszczonych ekosystemów leśnych, silnie hamują wzrost niemikoryzowych korzeni siewek świerka w płynnych kulturach (GODBOLD i wsp. 1987) i zmieniają dystrybucję kationów w roślinie (GODBOLD i wsp. 1988a). Ponadto metale ciężkie zakumulowane w warstwie organicznej gleb leśnych hamują wiele procesów zachodzących w glebie, a przeprowadzanych przez mikroorganizmy glebowe, jak oddychanie, nityfikacja czy amonifikacja (ZWOLIŃSKI 1995, 1996). W efekcie zmniejszają szybkość rozkładu tej warstwy glebowej i ograniczają uwalnianie pierwiastków odżywczych (TYLER 1972; ZWOLIŃSKI 1995, 1996). Wpływ metali na spowolnienie dekompozycji związków organicznych może następować przez bezpośrednie działanie na mikroorganizmy glebowe lub na enzymy, które one produkują.

Metale ciężkie mogą być także toksyczne dla grzybów mikoryzowych, jednakże stwierdzono, że poszczególne gatunki, szczepy tego samego gatunku, stadia wzrostu, a także formy wegetatywne i reprodukujące tego samego organizmu reagują w sposób zróżnicowany na obecność metali ciężkich w podłożu (GAAD 1993). Na terenach silnie zanieczyszczonych miedzią i cynkiem obserwowano redukcję biomasy grzybni w glebie o 60% w stosunku do powierzchni kontrolnej, a liczba gatunków grzybów mikoryzowych tworzących owocniki zmniejszyła się z 35 do 15 (RÜHLING i wsp. 1984). Do gatunków tolerancyjnych na miedź autorzy zaliczyli *Amanita muscaria*, *A. porphyria*, *Cantharellus tubaeformis*, *Laccaria laccata*, *Leccinum scabrum*, *Tricholoma im-*

bricatum. Gatunkami wrażliwymi, których populacja malała wraz ze wzrostem stężenia miedzi w glebie były *Cantharellus cibarius*, *Paxillus involutus*, *Tricholoma portentosum*, oraz gatunki z rodzaju *Cortinarius*, *Lactarius* i *Russula*. Badania grzybów mikoryzowych rosnących w promieniu 6 km od huty ołowiu pozwoliły wyróżnić gatunki tolerancyjne na zawartość ołowiu i kadmu w glebie (*A. muscaria*, *L. scabrum*, *P. involutus*), natomiast gatunki z rodzaju *Russula* nie tolerowały wysokiej zawartości tych metali ciężkich w podłożu (LEPŠOVÁ i MEJSTRÍK 1989). Na terenach silnie zanieczyszczonych emisjami z huty cynku (Świerklaniec) nie występowały owocniki *P. involutus*, chociaż gatunek ten był jednym z najobficiej owocujących na porównywalnych stanowiskach leśnych wolnych od zanieczyszczeń (KOWALSKI i wsp. 1989).

W kulturach *in vitro* reakcje grzybów ektomikoryzowych na podwyższone stężenia metali ciężkich są również bardzo zróżnicowane (COLPAERT i VAN ASSCHE 1987, 1992). Do gatunków stosunkowo tolerancyjnych autorzy zaliczają *Amanita muscaria*, *Hebeloma crustuliniforme*, gatunki z rodzaju *Suillus* (MC CREIG i SCHROEDER 1982; PACHLEWSKI i CHRUŚCIAK 1986; WILLENBORG i wsp. 1990). Wzrost grzybni *Suillus luteus* był hamowany przez kadm, nikiel i ołów 5–10 razy silniej niż wzrost *S. brevipes* i *S. grevillei* (MC CREIGHT i SCHROEDER 1982), a *H. crustuliniforme* był bardziej tolerancyjny na obecność rtęci i kadmu niż *A. muscaria*, *Piloderma bicolor*, *Paxillus involutus*, *Pisolithus tinctorius*, *Scleroderma aurantium*, *Suillus bovinus* i *S. grevillei* (WILLENBORG i wsp. 1990).

Metale ciężkie wpływają niekorzystnie na tworzenie i rozwój ektomikoryz drzew (GÖBL i MUTSCH 1985; KOCOUREK i BYSTRČAN 1989; KROPAČEK i wsp. 1989). Z drugiej strony kolonizacja mikoryzowa może łagodzić toksyczne działanie metali ciężkich na drzewa. Toksyczne metale mogą być selektywnie pobierane przez grzybnię i akumulowane w ścianach komórkowych lub wewnątrz komórek symbionta grzybowego

(TURNAU 1993). Mikoryzy z grzybem *Laccaria laccata* ograniczały transport Cd do pędów i igieł siewek świerka o ponad 50% w stosunku do roślin niemikoryzowych, ponieważ kadm był akumulowany w korzeniach mikoryzowych. Tylko 23% Cd zatrzymanego w korzeniach mikoryzowych znaleziono w symplacie, natomiast pozostała część znajdowała się w apoplacie korzenia oraz w mufce grzybniowej i sieci HARTIGA (GALLI i wsp. 1993).

Niektóre badania nie wykazały selektywnego pobierania i akumulacji toksycznych metali przez ektomikoryzy. JENTSCHKE i współpracownicy (1991a) stwierdzili brak znaczących różnic w zawartości ołowiu w ścianach komórkowych kory korzeni niemikoryzowych siewek świerka i siewek mikoryzowych z grzybami *Lactarius rufus* i *Paxillus involutus*. Wykazali oni, że zarówno w korzeniach siewek niemikoryzowych, jak i mikoryzowych pierwszą barierą w transporcie radialnym ołowiu jest endoderma i sugerowali, że można wykluczyć działanie mufki grzybniowej i sieci HARTIGA jako filtra.

Zróznicowanie reakcji mikoryz na metale ciężkie jest prawdopodobnie związane z różnymi mechanizmami detoksyfikacji. Jony metali mogą łączyć się ze związkami organicznymi, wydzielanymi na zewnątrz grzybni, na przykład z kwasem szczawiovym (CROMACK i wsp. 1975) lub z barwnikami, jak na przykład melanina (GAAD i DE ROME 1988). Detoksyfikacja metali ciężkich może następować także wewnątrz komórek grzybni. Stwierdzono też, że grzyby stosunkowo tolerancyjne na metale ciężkie, jak *Pisolithus tinctorius* zawierają indukcyjne peptydy (kadystyna) lub białka (metalotioneina), których nie znaleziono u nietolerancyjnego na metale *Cenococcum graniforme* (= *C. geophilum*) (MORSELT i wsp. 1986). Metale ciężkie, podobnie jak glin, ulegają detoksyfikacji w połączeniu z jonami fosforanowymi w granulach polifosforanowych zlokalizowanych w wakuolach (TURNAU i wsp. 1993). Mechanizmy detoksyfikacyjne działające w obrębie grzybni znacznie

zwiększają zużycie węgla (ERNST 1976), co powoduje skierowanie związków węglowych do korzeni i mikoryz z innych organów rośliny. Dostępność węgla może być czynnikiem ograniczającym skuteczność mechanizmów detoksyfikacji, szczególnie w przypadku zadziałania innych stresów (TINGLEY i ANDERSEN 1991).

8.3.3.4. Nadmiar azotu

Symbioza mikoryzowa jest zakłócana przez nadmiar nieorganicznego azotu w podłożu (BJÖRKMAN 1942; HARLEY i SMITH 1973). Ponadoptymalne zawartości azotu w glebie, spowodowane długotrwałym dopływem tlenków azotu (NO_x) lub amoniaku (NH_3) do ekosystemów leśnych środkowej Europy, mogą być przyczyną zmniejszenia rozgałęzień korzeniowych i masy systemu korzeniowego oraz udziału mikoryz (MEYER 1985). Podwyższone stężenia azotu nie tylko użyźniają glebę, ale także powodują zmiany chemiczne, polegające na wypłukiwaniu z roztworu glebowego wielu kationów i zakwaszaniu gleby, którego efektem jest wysokie stężenie jonów glinu (PAPKE i wsp. 1987).

Nadmiar azotu stymuluje wzrost drzew, czego następstwem jest zwiększone zapotrzebowanie na pierwiastki pokarmowe jak magnez, potas i fosfor. Z drugiej strony zmniejsza się pobieranie pokarmów z powodu ich mniejszej dostępności oraz zniszczenia korzeni drobnych przez toksyczne jony glinu. Zahamowanie rozwoju ektomikoryz świerka pod wpływem nawożenia azotowego obserwowano w doświadczeniach doniczkowych (MEYER 1985), jak i w warunkach leśnych (HAUG i wsp. 1992).

Azot w formie amonowej (NH_4^+) prowadzi do silniejszego zakwaszenia podłoża niż azot w formie azotanowej (NO_3^-). Jony NH_4^+ są pobierane przez korzenie *P. abies* 3–4 razy szybciej niż jony NO_3^- , przy czym pobieranie jonów NH_4^+ i wydzielanie jonów H^+ jest zrównoważone molarnie (MAR-SCHNER i wsp. 1991). Korzenie mikoryzowe

wydzielają mniej jonów wodorowych niż korzenie niemikoryzowe, co sugeruje, że obecność mikoryzy może buforować roztwór glebowy ryzosfery (RYGIEWICZ i wsp. 1984). Zakwaszenie podłoża zależy też od gatunku drzewa. Porównanie wydzielania jonów H^+ przez korzenie trzech gatunków iglastych pozwoliło uszeregować je następująco: *Pseudotsuga menziesii* > *Picea sitchensis* > *Tsuga heterophylla* (RYGIEWICZ i wsp. 1984).

Azot w formie siarczanu amonu w ilości 300 kg/ha spowodował, w pierwszym i drugim roku po nawożeniu, wzrost liczby i masy drobnych korzeni (do ≈ 5 mm) *Picea sitchensis*, ale po dwóch sezonach wegetacyjnych stwierdzono obniżenie parametrów wzrostu korzeni, prawdopodobnie z powodu silnego wzrostu pędów. Jednocześnie nastąpiło zmniejszenie liczby korzeni mikoryzowych, szczególnie z grzybem *Cenococcum graniforme* (ALEXANDER i FAIRLEY 1983). Zanieczyszczenie powietrza związkami azotowymi przyczynia się do redukcji wzrostu grzybni ekstrapatykalnej, a w rezultacie zmniejszenia liczby i różnorodności ektomikoryz i grzybów ektomikoryzowych (DIGHTON i JANSEN 1991). Nawożenie azotowe zmienia obfitość występowania owocników grzybów mikoryzowych w drzewostanach świerkowych (FIEDLER i HUNGER 1963; GARBAYE i LE TACON 1982; AGERER 1989). Zmiany zależą od rodzaju nawozu, typu gleby i gatunku grzyba mikoryzowego. Do szczególnie wrażliwych na nadmiar azotu w glebie zalicza się grzyby z rodzaju *Lactarius*. Jako mniej wrażliwe wymienia się *Russula ochroleuca*, *Xerocomus badius*, *Hydrophorus olivaceoalbus*, *Dermocybe seminanguinea* i *D. cinnamomea* (GUILLITTE i wsp. 1989).

W młodnikach *P. abies*, rosnących na terenach dawnych pastwisk, obserwowano mniejszą różnorodność typów morfologicznych mikoryz (3–4) niż w porównywalnych młodnikach leśnych (6–8) (BÜCKING 1979). W sterylnych kulturach piaskowych azot azotanowy (NO_3^-) w stężeniu 2,7 mM nie miał znaczącego wpływu na stopień rozwoju

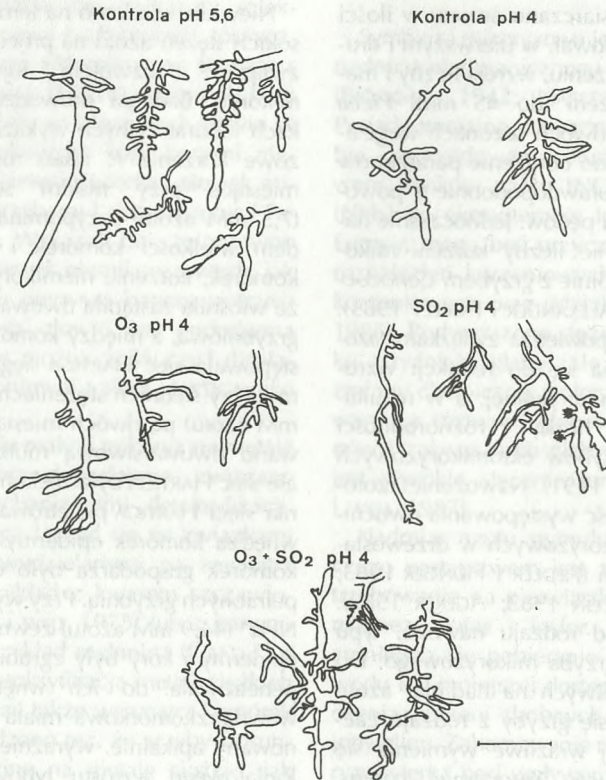
ju mikoryzy siewek świerka z grzybami *Lactarius rufus* i *L. thejogalus*, podczas gdy azot amonowy (NH_4^+) w stężeniach 1,5 mM i 2,7 mM wpływał negatywnie (JENTSCHKE i wsp. 1989). W czystych kulturach niektóre grzyby mikoryzowe rosną lepiej na pożywce zawierającej amon (*Cenococcum graniforme*, *Thelephora terrestris*), a inne rosną równie dobrze w obecności amonu jak i azotanu (*Pisolithus tinctorius*, *Suillus granulatus*) (DICKSON 1989).

Niewiele wiadomo na temat wpływu wysokich stężeń azotu na procesy komórkowe związane z rozwojem i funkcjonowaniem mikoryz. Badania prowadzone w warunkach laboratoryjnych wykazały, że mikoryzowe korzenie *P. abies* rosnące przez 2 miesiące przy niskim stężeniu NH_4^+ (7,5 mM azotu) przypominały, pod względem wielkości komórek i liczby warstw komórek, korzenie niemikoryzowe. Jednakże włókniki zastąpiła dwuwarstwowa mułka grzybniowa, a między komórkami kory występowała sieć HARTIGA sięgająca endodermi. Przy średnich stężeniach NH_4^+ (15 i 30 mM azotu) po dwóch miesiącach obserwowano dwuwarstwową mułkę grzybniową, ale sieć HARTIGA była niekompletna. Grzybnia sieci HARTIGA penetrowała z rzadka do wnętrza komórek epidermy i kory, a kilka komórek gospodarza było całkowicie wypełnionych grzybnią. Przy wysokim stężeniu NH_4^+ (44,9 mM azotu) zewnętrzne komórki epidermy i kory były zgrubiałe, a grzybnia penetrowała do ich wnętrza. Grzybnia wewnątrzkomórkowa miała wzrost zdominowany apikalnie, wyraźnie różny od wielopłatowego wzrostu typowego dla sieci HARTIGA. Podobnie wyglądały korzenie ektomikoryzowe przy stężeniu azotu 85 mM. Amon w stężeniu 252 ppm powodował śmierć siewek (BRUNNER i SCHEIDEGGER 1994). W mikoryzach świerka utworzonych z grzybem *Pisolithus tinctorius*, stwierdzono zatrzymanie rozwoju sieci HARTIGA i penetrację grzybni do wnętrza komórek w obecności wysokich stężeń azotu, zarówno w formie azotanowej (NO_3^-) jak i amonowej (NH_4^+) (HAUG i wsp. 1992).

8.3.3.5. Ozon

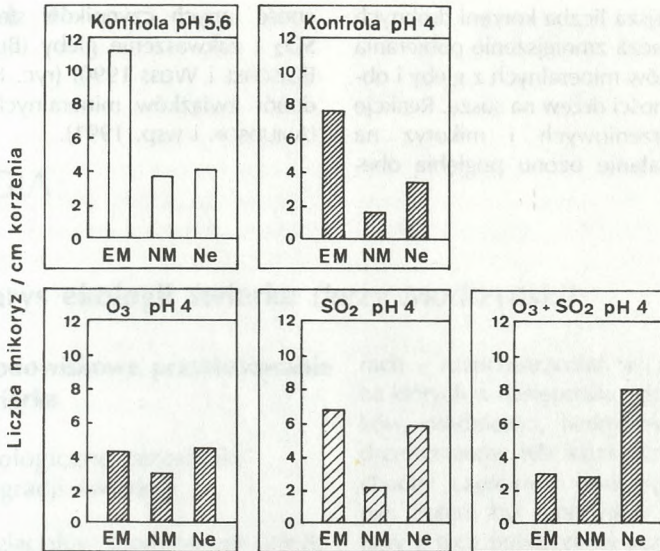
Świerk jest uważany za gatunek bardziej wrażliwy na działanie ozonu (O_3), niż na przykład sosna (SKEFFINGTON i ROBERTS 1985). Najczęściej opisywaną reakcją drzew na działanie ozonu jest zahamowanie wzrostu pędów i korzeni, przy czym wzrost korzeni jest z reguły silniej hamowany niż wzrost

pędów (DARRAL 1989; ANDERSEN i RYGIIEWICZ 1991). Jednocześnie u drzew rosnących w atmosferze zawierającej podwyższone stężenia ozonu obserwowano ograniczony rozwój mikoryz (BLASCHKE 1990; BLASCHKE i WEISS 1990; HOLOPAINEN i RANTANEN 1992) (ryc. 8.12). Ograniczenie wzrostu korzeni i rozwoju mikoryz jest wczesnym symptomem szkodliwego działania ozonu, obser-



Ryc. 8.12. Morfologia korzeni ektomikoryzowych 8-letnich siewek świerka poddanych działaniu ozonu i dwutlenku siarki przez 5 kolejnych sezonów wegetacyjnych w kontrolowanych warunkach. Średnie roczne stężenie O_3 – 100 g m^{-3} , z wierzchołkami $130\text{--}360 \text{ g m}^{-3}$, średnie stężenie SO_2 – $50\text{--}180 \text{ g m}^{-3}$. Siewki rosły w podłożu o pH 5,6 lub 4,0 (wg BLASCHKE 1990, rys. H. Narożna)

- 1 – kontrola, pH 5,6 – mikoryzy monopodialnie piramidalne z gładką mułką grzybniową;
 - 2 – kontrola, pH 4,0 – nieregularne piramidalne mikoryzy;
 - 3 – O_3 , pH 4,0 – proste wydłużone mikoryzy lub obumarłe wierzchołki korzeniowe;
 - 4 – SO_2 , pH 4,0 – proste mikoryzy nieregularnie rozmieszczone na wydłużonych odcinkach korzeniowych, pojedyncze mikoryzy z grzybem *Cenococcum graniforme*;
 - 5 – $O_3 + SO_2$, pH 4,0 – wierzchołki korzeniowe rozgałęzione nieregularnie, proste mikoryzy;
- Skala równa jest 2 cm



Ryc. 8.13. Wpływ ozonu i dwutlenku siarki na liczbę ektomikoryzowych (EM), niemikoryzowych (NM) i nekrotycznych (Ne) korzeni 8-letnich siewek świerka poddawanych działaniu tych gazów przez 5 kolejnych sezonów wegetacyjnych w kontrolowanych warunkach. Średnie roczne stężenie O₃ – 100 g m⁻³, z wierzchołkami 130–360 g m⁻³; średnie stężenie SO₂ – 50–180 g m⁻³. Siewki rosły w podłożu o pH 5,6 lub 4,0. (wg BLASCHKE 1990, rys. H. Narożna)

wowanym przed ukazaniem się jakichkolwiek widocznych reakcji części nadziemnej. Ozon działa na systemy korzeniowe drzew pośrednio przez wpływ na funkcje aparatów szparkowych, procesy fotosyntezy i oddychania oraz transport węglowodanów z pędów do korzeni. Zakłócenie alokacji węglowodanów do korzeni hamuje wzrost mikoryz i grzybów mikoryzowych (COOLEY i MANNING 1987; SHAW i wsp. 1992). Bezpośredni kontakt ozonu z częścią podziemną rośliny jest mało prawdopodobny.

Doniesienia na temat wpływu ozonu na mikoryzę drzew leśnych są często niejednoznaczne. Niektórzy autorzy stwierdzili stymulację aktywności fotosyntetycznej siewek świerka (WALLIN i wsp. 1990) i rozwoju mikoryz pod wpływem krótkotrwałego działania ozonu w stężeniach nieznacznie przekraczających stężenie O₃ w otoczeniu (1,3–1,6 x) (WÖLLMER i KOTTKE 1990; HOLOPAINEN i RANTANEN 1992; RANTANEN i wsp. 1994). Jednocześnie obniżył się wagowy stosunek

pędu do korzenia, co wskazuje, że wczesnym efektem ekspozycji na O₃ jest alokacja węgla z pędu do korzenia (RANTANEN i wsp. 1994). Rozwój mikoryz stymuluje pobieranie wody i związków mineralnych przez system korzeniowy i w efekcie – wzrost siewek. Przypuszcza się, że stymulacja aktywności fotosyntetycznej pod wpływem małych dawek ozonu jest związana z procesami detoksyfikacji i adaptacji roślin do warunków stresowych (SCHMIEDEN i Wild 1995).

Jednakże długotrwałe działanie ozonu (kilka sezonów wegetacyjnych) w stężeniach, które występują w słoneczny letni dzień (100–200 g m⁻³) zmniejsza translokację produktów asymilacji do korzenia (WILLENBRINK i SCHATTEEN 1993). Po 5 sezonach wzrostu w obecności podwyższonego stężenia ozonu (średnia roczna 100 g m⁻³, maksymalne stężenia 130–360 g m⁻³), siewki świerka miały obniżoną, w stosunku do kontroli, liczbę mikoryz oraz nienormalną morfologię korzeni mikoryzowych (BLASCH-

