

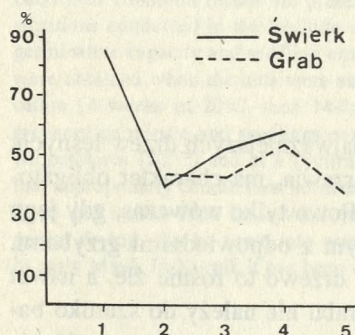
MARIA RUDAWSKA

7. MIKORYZA

Mikoryza u grabu, podobnie jak u naszych najważniejszych drzew leśnych, np. buka, świerka, sosny, dębu, jodły i modrzewia, ma charakter obligatoryjny. Oznacza to, że grab rozwija się prawidłowo tylko wówczas, gdy jego korzenie pozostają w związku symbiotycznym z odpowiednimi grzybami. W przypadku braku w glebie tych grzybów drzewo to rośnie źle, a nawet ginie (Meyer 1973). Jakkolwiek mikoryza grabu nie należy do szeroko badanych, to już w najwcześniejszych doniesieniach na temat współżycia grzybów z korzeniami różnych drzew wymienia się gatunek *Carpinus betulus* (Frank 1885; Jačewski 1933; Lobanov 1949; Zerova i Vorobiev 1952).

Zasadniczym typem współżycia mikoryzowego grabu jest ektomikoryza, czyli mikoryza zewnętrzna. Występuje ona szczególnie obficie w obrębie górnych, próchnicznych warstw gleby, gdzie przede wszystkim rozprzestrzeniają się korzenie tego drzewa. Grab tworzy system korzeniowy typu horyzontalnego, którego odgałęzienia nie wnikają szczególnie głęboko w niższe warstwy gleby (Stiptsov i in. 1988). Maksymalna głębokość, do której dochodzą korzenie wynosi 80-100 cm (Simonovič 1978). W tej strefie wiele korzeni krótkich oplecionych jest przez mufkę grzybniową, która stanowi charakterystyczny rys morfologiczny ektomikoryz (ryc. 2). Większość autorów ocenia liczbę mikoryz na korzeniach grabu, zarówno w młodych, jak i w starych drzewostanach, jako wysoką (Lobanov 1953; 1971; Dominik i Wojciechowska 1963; Pachlewski i Pachlewska 1965; Sobotka 1964). Na przykład w grądzie udział korzeni mikoryzowych u *C. betulus* wynosi około 54% (ryc. 1).

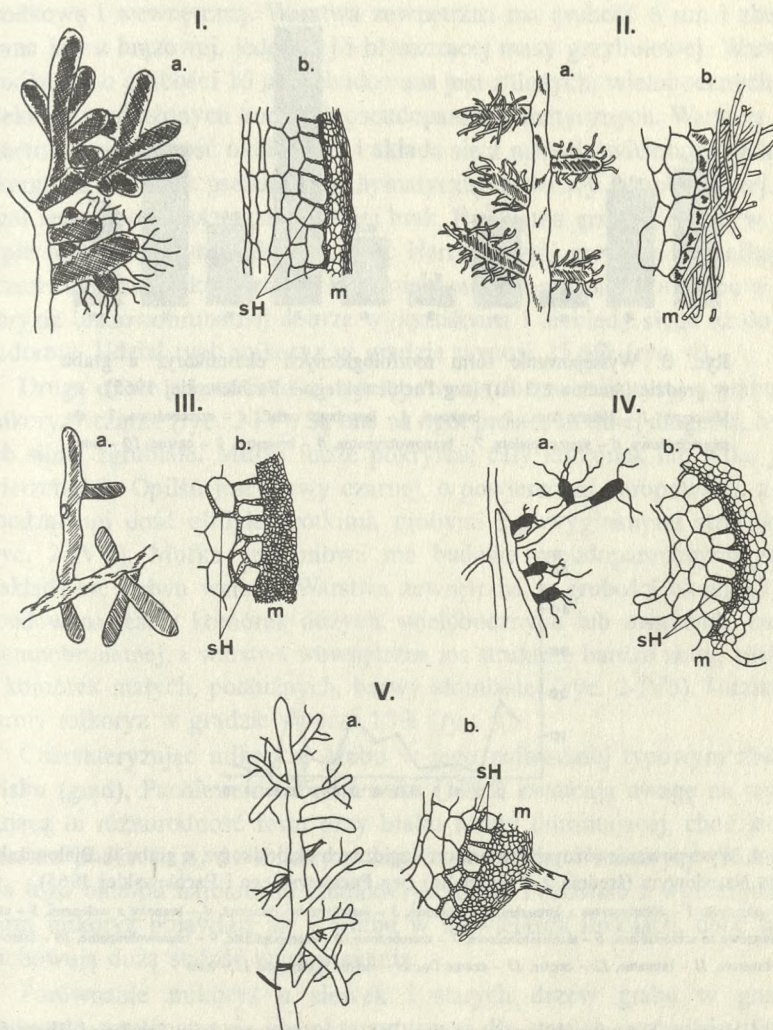
Dokładne dane na temat mikoryzy grabu zawdzięczamy Pachlewskiemu i Pachlewskiej (1965). Opisali oni mikoryzy u tego drzewa w naturalnych zespołach leśnych Białowieskiego Parku Narodowego, gdzie grab odgrywa ważną rolę jako element roślinny biocenoz puszczańskich. *Carpinus betulus* jest w Białowieskim Parku Narodowym głównym komponentem drzewostanów w zespołach leśnych ze związku *Carpinion betuli*. Mamy w nim do czynienia z najbardziej typowymi mikoryzami u grabu, gdyż warunki rozwoju tego drzewa są tam zbliżone do optimum ekologicznego i biocenotycznego.



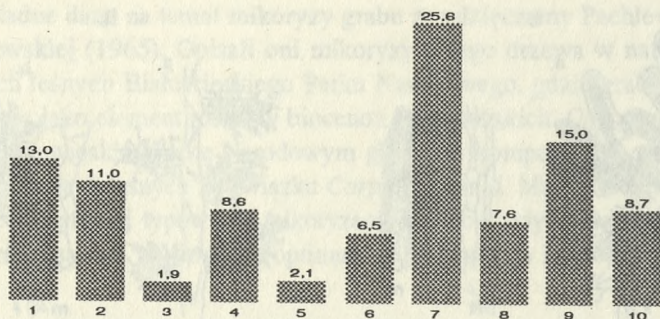
Ryc. 1. Procentowy udział korzeni mikoryzowych u świerka i grabu w biotopach Białowieskiego Parku Narodowego (średnia z 3 lat) (wg Pachlewskiego i Pachlewskiej 1965) na osi odciętych: 1 – bór bagienny, 2 – bór iglasty, 3 – bór mieszany, 4 – grąd, 5 – ols

Specyficzną cechą mikotrofizmu grabu we wszystkich zbiorowiskach jest różnorodność form morfologicznych, przy braku formy zdecydowanie dominującej (ryc. 3). Obserwacje korzeni *C. betulus* wykazały występowanie na nich charakterystycznej dla tego drzewa formy mikoryz brązowo-brunatnych (ryc. 2-I). Wyłączne występowanie tego typu mikoryz u grabu wskazuje na wąską amplitudę biologiczną grzyba tworzącego te mikoryzy. Drugą, równie typową formą są mikoryzy czarne (ryc. 2-IV), tworzone przez grzyb *Cenococcum graniforme*, który w przeciwieństwie do symbiontów formujących mikoryzy poprzednie, odznacza się wyjątkowo szerokim spektrum gospodarzy i warunków ekologicznych. Obie formy mikoryz odznaczają się u grabu dużą jednolitością i wyrazistością cech morfologiczno-anatomicznych.

Pachlewski i Pachlewska (1965) wyróżniają w zbiorowisku grądowym 9 form mikoryz występujących z dość dużą częstotliwością oraz kilka form występujących sporadycznie (ryc. 4).

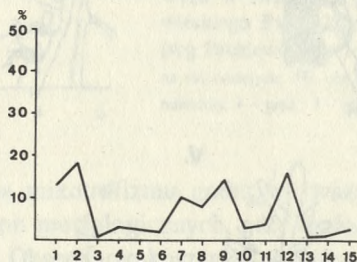


Ryc. 2. Przykłady różnych form ektomikoryz u grabu (wg Pachlewskiego i Pachlewskiej)
 I – mikoryzy brązowobrunatne; II – mikoryzy żółtobrązowe z kutnerem; III – mikoryzy szaropieliate; IV – mikoryzy czarne; V – mikoryzy słoniastobeżowe: a – fragment korzenia mikoryzowego pokrytego mufką grzybnową, b – przekrój przez korzeń mikoryzowy z widoczną opilnią tworzącą mufkę (m) i siecią Hartiga (sH) w przestworach międzykomórkowych



Ryc. 3. Występowanie form morfologicznych ektomikoryz u grabu w grądzie (średnia z 3 lat) (wg Pachlewskiego i Pachlewskiej 1965)

Mikoryzy: 1 – żółto-brąz. kutn., 2 – brązowe, 3 – jasnobrąz. omsz., 4 – szarobeżowe, 5 – słomiastobeżowe, 6 – szaropopielate, 7 – brązowobrunatne, 8 – brunatne, 9 – czarne, 10 – inne



Ryc. 4. Występowanie różnych form morfologicznych ektomikoryz u grabu w Białowieżskim Parku Narodowym (średnia z 4 biotopów) (wg Pachlewskiego i Pachlewskiej 1965)

na osi odciętych: 1 – żółto-brązowe z kuterem, 2 – brązowe, 3 – jasnobrązowe omszone, 4 – brązowe z welonami, 5 – szaro-żółto-brązowe ze szczecinkami, 6 – słomiastobeżowe, 7 – szarobeżowe, 8 – szaropopielate, 9 – brązowobrunatne, 10 – szaro-brunatno-brązowe, 11 – brunatne, 12 – czarne, 13 – czarne D₁, 14 – czarne błyszczące, 15 – inne

Mikoryzy brązowobrunatne (ryc. 2-I a) są przeważnie średniej długości, silnie zgrubiałe, drzewkowato rozgałęzione, występują w pęczkach, rzadziej pojedynczo. Opilśń tworząca mufkę ma barwę zróżnicowaną w zależności od stadium rozwojowego, od jasnobrązowej przez ciemnobrunatną do czarnobrunatnej, o powierzchni od gładkiej do silnie chropowatej. Na przekroju (ryc. 2-I b) wyróżnić można trzy warstwy komórek mufki: zewnętrzną,

środkową i wewnętrzną. Warstwa zewnętrzna ma grubość 6 μm i zbudowana jest z brązowej, jednolitej i błyszczącej masy grzybniowej. Warstwa środkowa, o grubości 16 μm , zbudowana jest z dużych, wielobocznych lub niekiedy wydłużonych komórek pseudoparenchymatycznych. Warstwa wewnętrzna ma grubość około 7 μm i składa się z małych, wielobocznych lub okrągłych komórek pseudoparenchymatycznych, barwy jasnobrązowej. Na ogół jest słabo wykształcona lub jej brak. Przeciętna grubość mufki w tym typie mikoryzy wynosi 30 μm . Sieć Hartiga, czyli grzybnia przenikająca przestwory międzykomórkowe kory pierwotnej korzenia jest u grabu w mikoryzie brązowobrunatnej dobrze wykształcona i niekiedy sięga aż do endodermy. Udział tych mikoryz w grądzie wynosi 25,6% (ryc. 4).

Druga co do częstotliwości występowania forma mikoryzy u grabu, to mikoryzy czarne (ryc. 2-IV). Są one na ogół proste, średniej długości, lekko lub silnie zgrubiałe. Mufka może pokrywać cały korzonek lub tylko jego wierzchołek. Opilśń jest barwy czarnej, o powierzchni chropowatej, z odchodzącymi dość obficie krótkimi, grubymi i powyginanymi strzępkami (ryc. 2-IV a). Mufka grzybniowa ma budowę pseudoparenchymatyczną i składa się z dwu warstw. Warstwa zewnętrzna, o grubości około 17 μm zbudowana jest z komórek dużych, wielobocznych lub owalnych, barwy ciemnobrunatnej, a warstwa wewnętrzna ma strukturę bardzo zbitą, złożoną z komórek małych, podłużnych, barwy słoniastej (ryc. 2-IVb). Udział tej formy mikoryz w grądzie wynosi 15% (ryc. 4).

Charakteryzując mikoryzę grabu w jego najbardziej typowym zbiorowisku (grąd), Pachlewski i Pachlewska (1965) zwracają uwagę na występującą tu różnorodność form przy braku formy dominującej, choć jednocześnie podkreślają, że mikoryzy brązowobrunatne i mikoryzy czarne są dla tego biotopu najbardziej charakterystyczne. Pozostałe z wyróżnionych form mikoryz pojawiają się u grabu w niewielkich ilościach, choć także zachowują dużą stałość występowania.

Porównanie mikoryz u siewek i starych drzew grabu w grądzie wykazało występowanie charakterystycznej dla starych osobników formy mikoryz szaropopielatych (ryc. 2-III), spotykanych u siewek tylko sporadycznie.

Oprócz najbardziej charakterystycznych dla grabu zbiorowisk grądowych drzewo to spotykamy także w takich biotopach jak ols, bór mieszany i bór iglasty.

W olsie udział korzeni mikoryzowych u grabu jest niższy niż w grądzie i wynosi 38%; wiele mikoryz jest obumarłych lub zdegenerowanych przy stosunkowo małej ilości mikoryz o pełnym turgorze i dynamice rozwojowej. Świadczyłyby to o krótkim cyklu rozwojowym mikoryz w danym układzie warunków ekologicznych. Podobnie jak w grądzie także w olsie obserwuje się u graba dużą różnorodność form ektomikoryz przy braku formy dominującej. Mikotrofizm grabu w borze mieszanym i borze iglastym nie wykazuje odrębnych cech; występuje wiele form mikoryz, a ich udział na korzeniach w obu tych biotopach wynosi 43%.

Podobnie jak u innych drzew, także u grabu obserwuje się okresowe wznawianie wzrostu korzeni mikoryzowych w ciągu sezonu wegetacyjnego. Obserwacje przeprowadzone przez Pachlewskiego i Pachlewską (1965) w zespołach leśnych Białowieskiego Parku Narodowego pozwoliły stwierdzić, że najintensywniejsze wznawianie wzrostu występuje z końcem kwietnia do pierwszej połowy czerwca. Od drugiej połowy czerwca intensywność tego procesu wyraźnie maleje. Drugi okres intensywnego wznawiania wzrostu ma miejsce w jesieni, począwszy od drugiej połowy sierpnia do końca października. W tym okresie obserwujemy duże nasilenie mikoryz dojrzałych w pełnym turgorze. W okresie późnej jesieni i wczesnej zimy wznawianie wzrostu mikoryz ulega częściowemu zahamowaniu. Całkowity brak wzrostu mikoryz obserwuje się od końca stycznia przez luty i marzec. Duży wpływ na przebieg procesu okresowego wznawiania wzrostu mikoryz mają warunki środowiska. U grabu najprawdopodobniej zaznacza się rytmika sezonowego wznawiania wzrostu mikoryz w grądzie. W borze mieszanym, borze iglastym i olsie wznawianie wzrostu mikoryz zaznaczone jest słabo, bez wyraźnej rytmiki. U siewek pojawiają się pierwsze mikoryz we wszystkich przebadanych biotopach występuje w wieku 4-5 miesięcy. Łączy się to z wykształceniem przez nie pierwszej pary listków. Do chwili wykształcenia mikoryz korzonki siewek grabu pokryte są bardzo obficie włosnikami.

Symbionty tworzące mikoryzę z korzeniami *Carpinus betulus* reprezentują 3 jednostki systematyczne w obrębie grzybów: klasę workowców (=workowców) – *Ascomycetes*, podstawczaków – *Basidiomycetes* oraz grzybów niedoskonałych – *Deuteromycetes* (=Fungi imperfecti) (według Gumińskiej i Wojewody 1988).

W klasie *Ascomycetes* grab ma tylko kilka symbiontów mikoryzowych skupionych w rzędzie *Pezizales* (syn. *Tuberales*) (Hawksworth i in. 1983). Z rodziny *Geneaceae* gatunek *Genea klotzchii* uznawany jest jako pewny symbiont mikoryzowy *C. betulus*, a jako prawdopodobne podaje się grzyby *Genea verrucosa* i *Choiromyces meandriformis* – piestrak jadalny (*Terfeziaceae*) oraz *Tuber nitidum* – trufla (*Tuberaceae*) (Fontana i Centrella 1967).

Bardzo popularnym symbiontem mikoryzowym grabu, podobnie jak i wielu innych drzew, jest grzyb *Cenococcum geophilum* (= *C. graniforme*), który przez wiele lat zaliczany był do grzybów niedoskonałych, a obecnie przez niektórych autorów włączany bywa do *Ascomycetes* (Harley i Smith 1983; Froidevaux i Schwarzel 1977). Najwięcej symbiontów mikoryzowych grabu należy do klasy podstawczaków (tab.1.).

Dokładnych badań nad funkcjonowaniem mikoryz u grabu nie przeprowadzano. Można jedynie przypuszczać, że fizjologia mikoryzy u tego ga-

Tabela 1

Lista gatunków grzybów mikoryzowych z klasy *Basidiomycetes*, tworzących mikoryzę z grabem (Trappe 1962)

<i>Amanita</i>	<i>inaurata, pantherina, strobiliformis</i>
<i>Cantharellus</i>	<i>cibarius</i>
<i>Clitopilus</i>	<i>prunulus</i>
<i>Cortinarius</i>	<i>collinitus</i>
<i>Gyroporus</i>	<i>castaneus</i>
<i>Hygrophorus</i>	<i>penarius</i>
<i>Inocybe</i>	<i>dulcamera</i>
<i>Lactarius</i>	<i>pyrogalus, torminosus, volemus</i>
<i>Leccinum</i>	<i>aurantiacum, duriusculum, nigrescens, scabrum</i>
<i>Phallus</i>	<i>impudicus</i>
<i>Rhodophyllus</i>	<i>sinuatus</i>
<i>Russula</i>	<i>alutacea, cyanoxantha, decolorans, lepida, lilacea, palumbina</i>
<i>Scleroderma</i>	<i>verrucosum</i>
<i>Tricholoma</i>	<i>sejunctum</i>

tunku nie różni się w sposób zasadniczy od innych drzew leśnych, szczególnie liściastych, odznaczających się, podobnie jak grab, mikoryzą o charakterze obligatoryjnym (na przykład buk – *Fagus sylvatica*, Rudawska

1990). Ektomikoryzy u grabu funkcjonują jako organy wielokrotnie zwiększające powierzchnię chłonną systemu korzeniowego, umożliwiające pobieranie nieprzyswajalnych dla korzeni niemikoryzowych substancji pokarmowych z gleby, a także zwiększające odporność korzeni na czynniki chorobotwórcze.

Institut Dendrologii PAN
ul. Parkowa 5
62-035 Kórnik

LITERATURA

- Dominik T., Wojciechowska H. 1963. Badanie mikotrofizmu dwu zespołów z drzewostanem sosnowym na terenie Wielkopolskiego Parku Narodowego: *Dicrano-Pinetum* i *Periclymeno-Quercetum*. Prace IBL, 253: 55-74.
- Fontana A., Centrella E. 1967. Cytomycorrhizae produced by hypogeous fungi (in Piedmont). *Allionia* 13: 149-176.
- Frank A. B. 1885. Über die auf wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Baume durch Pilze. *Ber. d. Deut. Bot. Ges.* 3: 1-128.
- Gumińska B., Wojewoda W. 1988. Grzyby i ich oznaczanie, Wyd. IV, PWRiL, Warszawa, 505 s.
- Hawksworth D. L., Sutton B. C., Ainsworth G. C. 1983. *Ainsworth and Bisby's Dictionary of the fungi*. 7 th ed., Commonwealth Mycological Institute, Kew, Surrey, 445 s.
- Jačevskii A. A. 1933. *Osnovy mikologii*. Moskva-Leningrad, Sel'khozgiz.
- Lobanov N. V. 1949. Formirovanie ektotrofných mikoriz na kornjach derevev v tečenije vegetacionogo perioda. *Doklady AN SSSR* 64/4.
- Lobanov N. V. 1953. Mikotrofnost' drevesnych rastenij. Gosudarstvennoje Izdatelstvo. Sovetskaja Nauka, Moskva, 232 s.
- Lobanov N. V. 1971. Mikotrofnost' drevesnych rastenij. Lesnaja promyslennost'. Moskva, 215 s.
- Meyer F. H. 1973. Distribution of Ectomycorrhizae in Native and Man-made Forest. W: Marks G. C., Kozłowski T. T. (red.). *Ectomycorrhizae, their ecology and physiology*, 79-106, Academic Press, New York, London.
- Pachlewski R., Pachlewska J. 1965. Badania nad mikoryzą świerka (*Picea excelsa*) i graba (*Carpinus betulus*) w naturalnych zespołach leśnych Białowieskiego Parku Narodowego. *Prace IBL* 280: 3-52.
- Rudańska M. 1990. Mikoryza. W: Białobok S. (red.). *Buk zwyczajny. Nasze drzewa leśne*, 10: 159-184. PWN, Warszawa-Poznań.
- Simonovič V. 1978. A quantitative study of roots in the forest ecosystem. *Biologia (Bratislava)* 33: 543-550.
- Sobotka A. 1964. Príspevek k otázce mykotrofnosti lesnich drevin. *Prace Vyz. Ustavu Les. CSSR*, 29: 181-226.

- Stiptsov V., Stoyanova N., Zakharieva M. 1988. Root systems of beech and hornbeam in mixed stands. *Gorsko Stopanstvo* 44: 20-22.
- Trappe J. M. 1962. Fungus associates of ectotrophic mycorrhizae. *Bot. Rev.* 28: 538-606.
- Zerova M. Ja., Vorob'ev D. V. 1952. Mikorizy i problema lesorazvedenija v stepi Ukrainskoj SSR. *Bot. Žurn.* 7/1.

MYCORRHIZAL SYMBIOSIS

Summary

For hornbeam, mycorrhiza is of the obligatory type. This means that without the symbiotic relationship of roots with fungi this tree cannot develop properly. The basic form of symbiosis is ectomycorrhizal. Both in young and old stands it occurs on roots quite abundantly. A characteristic feature of the mycotrophy of this tree in various forest communities is that it demonstrates various morphological forms. The most characteristic ectomycorrhizae of hornbeam are reddish brown and black mycorrhizae. The fungal symbionts entering an ectomycorrhizal relationship with roots of hornbeam belong as a rule to the *Basidiomycetes* with a very small participation of *Ascomycetes*.



Brzeziński, J. 1958. Odmiany drzewostanów w Parku Narodowym Roztoczańskim. Rozprawy i Sprawozdania z badań i prac terenowych Instytutu Leśnictwa i Wodnictwa, Warszawa, 10, 1-10.

Brzeziński, J. 1962. Odmiany drzewostanów w Parku Narodowym Roztoczańskim. Rozprawy i Sprawozdania z badań i prac terenowych Instytutu Leśnictwa i Wodnictwa, Warszawa, 15, 1-10.

Brzeziński, J. 1968. Odmiany drzewostanów w Parku Narodowym Roztoczańskim. Rozprawy i Sprawozdania z badań i prac terenowych Instytutu Leśnictwa i Wodnictwa, Warszawa, 21, 1-10.

Brzeziński, J. 1971. Odmiany drzewostanów w Parku Narodowym Roztoczańskim. Rozprawy i Sprawozdania z badań i prac terenowych Instytutu Leśnictwa i Wodnictwa, Warszawa, 24, 1-10.

Brzeziński, J. 1974. Odmiany drzewostanów w Parku Narodowym Roztoczańskim. Rozprawy i Sprawozdania z badań i prac terenowych Instytutu Leśnictwa i Wodnictwa, Warszawa, 27, 1-10.

Brzeziński, J. 1977. Odmiany drzewostanów w Parku Narodowym Roztoczańskim. Rozprawy i Sprawozdania z badań i prac terenowych Instytutu Leśnictwa i Wodnictwa, Warszawa, 30, 1-10.

Brzeziński, J. 1980. Odmiany drzewostanów w Parku Narodowym Roztoczańskim. Rozprawy i Sprawozdania z badań i prac terenowych Instytutu Leśnictwa i Wodnictwa, Warszawa, 33, 1-10.

Brzeziński, J. 1983. Odmiany drzewostanów w Parku Narodowym Roztoczańskim. Rozprawy i Sprawozdania z badań i prac terenowych Instytutu Leśnictwa i Wodnictwa, Warszawa, 36, 1-10.

Brzeziński, J. 1986. Odmiany drzewostanów w Parku Narodowym Roztoczańskim. Rozprawy i Sprawozdania z badań i prac terenowych Instytutu Leśnictwa i Wodnictwa, Warszawa, 39, 1-10.

Brzeziński, J. 1989. Odmiany drzewostanów w Parku Narodowym Roztoczańskim. Rozprawy i Sprawozdania z badań i prac terenowych Instytutu Leśnictwa i Wodnictwa, Warszawa, 42, 1-10.

Brzeziński, J. 1992. Odmiany drzewostanów w Parku Narodowym Roztoczańskim. Rozprawy i Sprawozdania z badań i prac terenowych Instytutu Leśnictwa i Wodnictwa, Warszawa, 45, 1-10.

Brzeziński, J. 1995. Odmiany drzewostanów w Parku Narodowym Roztoczańskim. Rozprawy i Sprawozdania z badań i prac terenowych Instytutu Leśnictwa i Wodnictwa, Warszawa, 48, 1-10.

Brzeziński, J. 1998. Odmiany drzewostanów w Parku Narodowym Roztoczańskim. Rozprawy i Sprawozdania z badań i prac terenowych Instytutu Leśnictwa i Wodnictwa, Warszawa, 51, 1-10.

Brzeziński, J. 2001. Odmiany drzewostanów w Parku Narodowym Roztoczańskim. Rozprawy i Sprawozdania z badań i prac terenowych Instytutu Leśnictwa i Wodnictwa, Warszawa, 54, 1-10.

Brzeziński, J. 2004. Odmiany drzewostanów w Parku Narodowym Roztoczańskim. Rozprawy i Sprawozdania z badań i prac terenowych Instytutu Leśnictwa i Wodnictwa, Warszawa, 57, 1-10.

Brzeziński, J. 2007. Odmiany drzewostanów w Parku Narodowym Roztoczańskim. Rozprawy i Sprawozdania z badań i prac terenowych Instytutu Leśnictwa i Wodnictwa, Warszawa, 60, 1-10.

Brzeziński, J. 2010. Odmiany drzewostanów w Parku Narodowym Roztoczańskim. Rozprawy i Sprawozdania z badań i prac terenowych Instytutu Leśnictwa i Wodnictwa, Warszawa, 63, 1-10.

Brzeziński, J. 2013. Odmiany drzewostanów w Parku Narodowym Roztoczańskim. Rozprawy i Sprawozdania z badań i prac terenowych Instytutu Leśnictwa i Wodnictwa, Warszawa, 66, 1-10.

Brzeziński, J. 2016. Odmiany drzewostanów w Parku Narodowym Roztoczańskim. Rozprawy i Sprawozdania z badań i prac terenowych Instytutu Leśnictwa i Wodnictwa, Warszawa, 69, 1-10.

Brzeziński, J. 2019. Odmiany drzewostanów w Parku Narodowym Roztoczańskim. Rozprawy i Sprawozdania z badań i prac terenowych Instytutu Leśnictwa i Wodnictwa, Warszawa, 72, 1-10.

Brzeziński, J. 2022. Odmiany drzewostanów w Parku Narodowym Roztoczańskim. Rozprawy i Sprawozdania z badań i prac terenowych Instytutu Leśnictwa i Wodnictwa, Warszawa, 75, 1-10.

Roztoczański Park Narodowy. Około 30-letni zwarty drzewostan grabowy w grądzie (fot. A. Boratyński)