

WPŁYW PRZEMYSŁOWYCH ZANIECZYSZCZEŃ POWIETRZA GENERUJĄCYCH STRES GLINOWY NA GRZYBY LEŚNE

The effects of air pollutants generating aluminium stress on forest fungi

Barbara MAJEWSKA, Antoni WERNER

Summary. Acid depositions affect microbiota of forest soil by causing shifts in species composition and activities of microbial population important to plant growth. In polluted areas some species of ectomycorrhizal and saprotrophic fungi show a tendency to disappear while activity of pathogenic fungi increases. Aluminium limits growth of fungal mycelia in pure cultures, however, its role in forest condition is unclear. The most tolerant fungi display mechanisms of Al detoxification. Potential mechanisms of the detoxification involve regulation of aluminium availability due to precipitation and complexation by low molecular weight organic compounds. Phosphorus precipitation of aluminium as insoluble aluminium polyphosphates (Al-PolyP complexes) decreases levels of both toxic ions of Al and available forms of P in mycelium. In laboratory, the most tolerant fungi can grow on substrates containing high amounts of aluminium due to the presence of agar and other compounds of the tested media that alleviate toxicity of aluminium. In forest conditions the same fungi may be far more sensitive to the aluminium stress. In this paper authors consider whether the tolerant ectomycorrhizal fungi may protect roots of conifer trees against aluminium toxicity and carry on a controversy about a potential influence of pollution on incidence of root and butt rots caused by *Heterobasidion annosum* and *Armillaria* sp.

Key words: fungi, aluminium, ectomycorrhiza, air pollutants, plant pathogenic fungi

Mgr Barbara Majewska, doc. dr hab. Antoni Werner, Zakład Fitopatologii, Instytut Dendrologii Polskiej Akademii Nauk, ul. Parkowa 5, 62–035, Kórnik

WSTĘP

Przemysł emituje do atmosfery głównie dwutlenek siarki i tlenki azotu. W odpowiednich warunkach powstają z nich kwaśne deszcze – główny czynnik obniżający pH gleby. Zanieczyszczenia tego typu są szczególnie groźne dla roślin, ponieważ w glebach o niskim pH zwiększa się dostępność glinu i metali ciężkich. Hipoteza glinowa sformułowana przez Ulricha w 1983 roku zakłada, że zjawisko zamierania lasów w Europie Środkowej powodują kwaśne deszcze uwalniając kationy glinowe [1].

Glin jest trzecim, po tlenie i krzemie, pierwiastkiem najbardziej rozpowszechnionym w skorupie ziemskiej. Wśród metali zajmuje pod tym względem pierwsze miejsce. Obecny głów-

nie w glinokrzemianach, może przechodzić do roztworu glebowego przy pH poniżej 5,0. Glin jest typowym pierwiastkiem amfoterycznym. W środowisku obojętnym tworzy wodorotlenek glinowy $\text{Al}(\text{OH})_3$, w roztworze o odczynie alkalicznym powstają aniony $\text{Al}(\text{OH})_4^-$, natomiast w warunkach niskiego pH występuje w formie kationów: $\text{Al}(\text{OH})_2^+$ (dihydroksyglinowego), AlOH^{2+} (hydroksyglinowego) oraz Al^{3+} . Kationowa forma glinu na trzecim stopniu utlenienia jest silnie toksyczna dla roślin i innych organizmów żywych. Szkodliwy wpływ jonów Al^{3+} wynika z ich właściwości chemicznych. Skutkiem wysokiego, dodatniego ładunku jonowego jest łączenie się Al z elektroujemnym jądrem i ścianą komórkową. W efekcie ściana komórkowa traci elastyczność, a DNA jądrowe nie ulega

replikacji. Powinowactwo Al^{3+} do kwasów nukleinowych wzmagą dodatkowo obecność grup PO_4^{3-} . Łatwość, z jaką wytrąca się $AlPO_4$ ma ogromne znaczenie dla całego metabolizmu opartego na przemianach ufosforylowanych substratów [15]. Glin oddziałuje również na błony biologiczne zmniejszając ich przepuszczalność, na przykład dla Ca^{2+} . U roślin widocznym objawem stresu glinowego jest zahamowanie wzrostu elongacyjnego korzeni na skutek gromadzenia się Al w tkance merystatycznej stożka wzrostu. Mechanizm toksyczności Al^{3+} w korzeniach może polegać na redukowaniu wzrostu komórek, uszkodzaniu struktury i funkcji błon, zaburzeniach syntezy DNA i przebiegu mitoz oraz zakłóceniach w pobieraniu soli mineralnych i przemianach metabolicznych [40]. Mechanizm toksyczności glinu został najlepiej poznany u roślin, mimo to nie można wykluczyć podobnego oddziaływania Al^{3+} na komórki grzybów.

REAKCJA GRZYBÓW LEŚNYCH NA PRZEMYSŁOWE ZANIECZYSZCZENIA POWIETRZA

W lasach obserwuje się zanikanie wielu gatunków grzybów. Szczególnie wrażliwe na przemysłowe zanieczyszczenia powietrza i kwaśne deszcze są grzyby mikoryzowe [45, 48], niezbędne do prawidłowego rozwoju drzew iglastych. Mikoryzy występują powszechnie także u drzew liściastych. W mikoryzie zewnętrznej (ektomikoryzie) strzępki grzyba oplatają młode korzenie tworząc opilśń i wnikają pomiędzy komórki kory pierwotnej, gdzie powstaje sieć Hartiga. Obecność grzybni ekstramatrykalnej, przerastającej znaczne obszary gleby pozakorzeniowej, wydatnie zwiększa powierzchnię chłonną korzeni, a w konsekwencji usprawnia pobieranie wody i soli mineralnych. Nie mniej ważną funkcją mikoryz jest ochrona korzeni przed infekcją grzybów chorobotwórczych. Tylko nieliczne gatunki grzybów ektomikoryzowych, takie jak: *Laccaria laccata* (Scop. ex Fr.) Berk. et Br., *Suillus luteus* (L.) Gray, *Suillus bovinus* (L.) O. Kuntze, *Pisolithus tinctorius* (Pers.) Coker et Couch, *Thelephora terrestris*

(Ehrh.) Fr. czy *Cenococcum graniforme* (Sow.) Ferd. et Winge, tolerują wiele różnorodnych czynników skażających środowisko leśne [45, 50, 39]. Inne grzyby ektomikoryzowe tolerują tylko niektóre szkodliwe substancje, na przykład *Xerocomus badius* (Fr.) Kühn. ex Gilb., *Amanita muscaria* (L.) Pers., *Paxillus involutus* (Batsch ex Fr.) Fr. Grzyby zanikające w lasach, w naszym mniemaniu nieskażonych, należą do kategorii jeszcze bardziej wrażliwych. Do grzybów szczególnie wrażliwych należą bioindykatory powietrza, takie jak *Cantharellus cibarius* Fr. [45].

Reakcja grzybów mikoryzowych na zmiany zachodzące w środowisku może wynikać nie tylko z ich wrażliwości. Zanieczyszczenia przemysłowe mogą oddziaływać negatywnie na mikoryzy pośrednio, poprzez powodowanie zakłóceń w przebiegu procesu fotosyntezy, a w konsekwencji zmian w ilości i jakości wydzielin korzeniowych [48]. To, z kolei, powoduje odkształcenia w składzie mikroorganizmów ryzosfery mających istotny wpływ na nawiązywanie symbioz mikoryzowych, również układów grzyb-bakterie wspomagające powstawanie mikoryz (MHB).

W lasach okręgów przemysłowych proces powstawania mikoryz jest ograniczony na skutek zamierania korzeni krótkich. U sosny zaobserwowano dużą śmiertelność mikoryz, zakłócenia w formowaniu opilśni, niekiedy nadmierny rozrost grzyba w korze pierwotnej oraz wzrost liczebności mniej korzystnych mikoryz ektotroficznych [21, 37]. W efekcie zmniejsza się różnorodność i aktywność mikoryz w skażonych drzewostanach.

W środowisku leśnym obok grzybów mikoryzowych ważną rolę pełnią grzyby saprotroficzne. Obecność złożonych zbiorowisk grzybów saprotroficznych umożliwia prawidłowy przebieg szeregu procesów glebowych, w tym procesu mineralizacji materii organicznej. Populacje grzybów glebowych regulują wzajemnie swoją liczebność. W strefach skażonych stwierdzono natomiast brak w ryzosferze wielu antagonistycznych grzybów groźnego patogena korzeni drzew iglastych, grzyba *Heterobasidium annosum* (Fr.) Bref. *H. annosum* (korzeniowiec wieloletni), zwany hubą korzeniową, powoduje

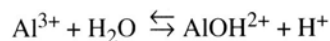
zgniliznę drewna korzeni i dolnej części pnia, co u młodych drzew kończy się zamarciem całej rośliny. Czynnikiem ograniczającymi jego występowanie w środowisku leśnym są konkurencyjne i antagonistyczne oddziaływania zbiorowisk grzybów glebowych, których niska frekwencja prowadzi do zaniku mikrobiologicznego oporu gleb w stosunku do *H. annosum* [9, 38, 49]. W lasach objętych szkodliwym oddziaływaniem emisji przemysłowych częstotliwość występowania huby korzeniowej rośnie podobnie jak innych, groźnych patogenów – grzybów z rodzaju *Armillaria* (Fr.) Staude, wywołujących opieńkową zgniliznę korzeni. Według Grzywacza i Ważnego [18] *A. mellea* (Vahl.) Quel. *sensu lato* jest najgroźniejszym patogenem korzeniowym w lasach osłabionych działalnością przemysłu. Obserwacje terenowe przeprowadzone przez Domańskiego [8] wskazują natomiast na *H. annosum*, jako patogena tolerującego nawet silne skażenie środowiska, w przeciwieństwie do opieńki. Świadczy o tym częste występowanie *A. mellea* w drzewostanach tylko nieznacznie uszkodzonych przez emisję przemysłową, natomiast w lasach poddanych długotrwałemu bądź silnemu skażeniu, większe szkody wyrządza *H. annosum*.

Rozprzestrzenianiu się grzybów chorobotwórczych często towarzyszy zjawisko przeciwne, a mianowicie zanikanie gatunków wrażliwych na skażenie powietrza. Grzywacz [16], obok wielu innych, wymienia mączniaka dębu *Microspheera alphitoides* Griff. et Maubl., czerniaka klonu *Rhitisma acerinum* (Pers.) Fries, rdzę kory sosny *Cronartium flaccidum* (Wild.) Fr. Być może nieprzypadkowo wśród grzybów faworyzowanych przez zmienione warunki środowiska są pasożyty względne, takie jak *H. annosum* i *Armillaria ostoyae* (Romagn.) Herink, a wśród wrażliwych – pasożyty bezwzględne. Życie tych ostatnich, podobnie jak grzybów mikoryzowych, jest w większym stopniu uzależnione od niezakłóconego przebiegu procesów fizjologicznych drzewa. Można założyć, że szkodliwe składniki powietrza oddziałują bezpośrednio i pośrednio na patogeny bezwzględne. Te same czynniki mogą natomiast sprzyjać rozwojowi patogenów względnych, pomimo negatywnego

wpływu zanieczyszczenia powietrza na grzybnę. Osłabienie reakcji obronnych drzew w obszarach skażonych sprawia, iż łatwiej ulegają one zakażeniu, po czym na długo stają się bazą pokarmową dla patogenów względnych, gwarantując ich szybki rozwój i propagację.

TOLERANCJA GRZYBÓW NA GLIN W CZYSTYCH KULTURACH

Zbiorowiska grzybów glebowych pod wpływem przemysłowych zanieczyszczeń powietrza ulegają silnym przekształceniom. Jaką rolę pełni w tym procesie stres glinowy? Teoretycznie, acidofilne grzyby ryzosferowe powinny dobrze tolerować wysoki poziom glinu. Podczas testów laboratoryjnych grzyby wykazują dużą zmienność w stosunku do Al^{3+} , również w obrębie gatunku. Do grzybów tolerancyjnych zaliczono maślaki: *Suillus luteus*, *S. variegatus* (Sw.) O. Kuntze, *S. bovinus*, krowiaka podwiniętego *Paxillus involutus*, lakówkę *Laccaria bicolor* (Maire) P. D. Orton; do średnio wrażliwych, na przykład muchomora *Amanita muscaria*, gaskę *Tricholoma albobrunneum* (Pers.) Kumm., a do najwrażliwszych, między innymi, mleczaje *Lactarius rufus* (Scop.) Fr. i *L. hepaticus* Plowr. ap. Boud. [50, 19, 26]. Jednym z przykładów wewnątrzgatunkowego zróżnicowania reakcji grzybów na glin jest *Pisolithus tinctorius*. Wśród szczepów tego grzyba znaleziono zarówno wrażliwe, średniowrażliwe, jak i tolerancyjne [50, 10, 30]. Wartość maksymalnego stężenia kationów Al^{3+} tolerowanego przez dany szczep zależy od rodzaju soli glinowej, pożywki i metody zastosowanej w doświadczeniu. Niektóre grzyby tolerowały jeszcze 200 mM Al, kiedy do pożywki dodano $Al_2(SO_4)_3$, natomiast w obecności chlorku $AlCl_3$ ich tolerancja zmniejszyła się do 20 mM [19]. Siarczan glinu, jako sól mocnego kwasu i słabej zasady hydroлізуje w wodzie, silnie zakwaszając środowisko:



Kationy hydroksyglinowe $AlOH^{2+}$ są znacznie mniej toksyczne niż Al^{3+} [32], dlatego stosowanie w doświadczeniach siarczanu glinu łagodzi stres, podobnie jak obecność jonów Ca^{2+} ,

Mg^{2+} , NO_3^- , PO_4^{3-} [50, 26, 22]. Marschner i in. [42] twierdzą wręcz, że dotychczasowo określone zakresy tolerancji dla grzybów są obciążone zbyt dużym błędem z powodu stosowania w doświadczeniach agaru. Ich zdaniem tolerancja wielu gatunków jest w rzeczywistości znacznie mniejsza niż początkowo przypuszczano.

Literatura dotycząca tolerancji na glin grzybów saprotroficzných jest wyjątkowo uboga. Organizmy te, izolowane z silnie kwaśnych siedlisk, wykazywały bardzo dużą tolerancję na glin. Wysokie stężenia tego metalu nie ograniczały wzrostu niektórych grzybów z rodzajów *Oidiodendron*, *Penicillium*, *Aspergillus*, *Trichoderma*, *Chrysosporium* i innych [6, 7, 19, 27, 29]. Z kolei liczne gatunki grzybów saprotroficzných rozkładających drewno wykazują znacznie większą wrażliwość [19].

Jeden z patogenicznych szczepów *Armillaria* sp., którego występowanie w terenie skażonym ograniczał nieznaną czynnik, odznaczał się większą wrażliwością na niskie pH oraz wzrost stężenia SO_4^{2-} niż na stres glinowy [11]. *H. annosum* został zaliczony przez Grzywacza [17] do grzybów średnio wrażliwych na SO_2 . Odczyn gleby prawdopodobnie nie ma większego wpływu na występowanie huby korzeniowej, ponieważ optymalne pH dla wzrostu grzybni określono na 4,0–5,7 a szeroki zakres tolerancji w stosunku do tego czynnika (2,5–9,5) sprzyja jej występowaniu zarówno na glebach kwaśnych jak i alkalicznych, bogatych w $CaCO_3$ [35]. Istnieje wręcz pogląd, że *H. annosum* preferuje gleby z dużą zawartością wapnia, o wysokim z reguły pH [44, 41, 35]. Nie wiadomo jednak czy te preferencje dotyczą samego odczynu gleby, czy decydujące znaczenie ma brak konkurencyjnych i antagonistycznych grzybów w środowisku. Nieznana jest też tolerancja *H. annosum* na znajdujący się w kwaśnej glebie glin. Badania nad wpływem niskiego pH i jonów Al^{3+} na występowanie huby korzeniowej pozwoliłyby określić ryzyko pojawienia się choroby w odnowieniach zakładanych na kwaśnych glebach.

WPLYW GLINU NA FORMOWANIE SIĘ I FUNKCJONOWANIE MIKORYZ

W porównaniu z poziomem wolnego glinu jaki występuje w kwaśnej glebie (0,2–0,7 mM), w warunkach kontrolowanych szereg grzybów mikoryzowych znosi o wiele wyższe stężenia. Czy wobec tego mufka grzybniowa może stanowić barierę chroniącą korzenie przed toksycznością glinu? Jak dotąd brak jednoznacznej odpowiedzi na to pytanie. W doświadczeniu Entry'ego i in. [12] 1,85 mM stężenie Al hamowało, w podłożu o niskim pH, tworzenie się mikoryz *Abies balsamea* (L.) Mill. z *Laccaria laccata*, *Cenococcum graniforme* i *Hebeloma crustuliniforme* (Bull. ex Saint-Amans) Quéf. Grzyby wybrane do tego doświadczenia budzą kontrowersję, jako że część badaczy zalicza je do gatunków wrażliwych na glin [28, 2, 24]. Schier i McQuattie [47] oraz Jentschke i in. [22] nie stwierdzili natomiast wpływu 400–740 μM Al na tworzenie się mikoryz *Pisolithus tinctorius* z *Pinus rigida* Mill. i *Paxillus involutus* z *Picea abies* Karst. Już istniejące mikoryzy wpływają na siewki poddane stresowi glinowemu niejednoznacznie. Obserwacje większości autorów potwierdzają pogląd, że w obecności Al^{3+} siewki mikoryzowe rosną lepiej niż niemikoryzowe [5, 14, 34, 46]. Ich zdaniem obecność symbionta stymuluje wzrost pędu, ułatwia pobieranie soli mineralnych, ogranicza transpirację i gromadzenie się Al w igłach oraz opóźnia pojawianie się chloroz. Równocześnie ektomikoryzy nie mają większego wpływu na proces hamowania wzrostu elongacyjnego korzeni przez glin [22]. Gdy stres glinowy jest dostatecznie silny, pogorszeniu ulega jakość samych mikoryz: zanikają mikoryzy koraloidalne, zmniejsza się grubość opilśni, a sieć Hartiga nie rozwija się [31]. Badania anatomiczne wierzchołków korzeni *Picea abies* wykazały gromadzenie się Al głównie w sieci Hartiga i ścianach komórek kory pierwotnej, przy czym obecność grzyba powodowała wzrost akumulacji glinu w tkance [3, 20]. Jentschke i in. [23] stwierdzili, że strzępki *Lactarius rufus* nie stanowiły bariery dla transportu Al w poprzek kory pierwotnej aż do endodermy i nie zapobiegały zaburzeniom w pobie-

ranium Ca i Mg przez korzenie. W skrajnym przypadku mikoryza *Rhizopogon rubescens* (Tul.) Tulasne z *Pinus banksiana* Lamb. zwiększała wrażliwość siewek na glin [25]. Z obserwacji przeprowadzonych na kilkumiesięcznych siewkach wynika, że mikoryza może modyfikować reakcję drzew iglastych na glin. Nie wiadomo jednak, czy siewki chronione początkowo przez niektóre grzyby ektomikoryzowe będą prawidłowo rozwijały się w glebie leśnej o podwyższonym poziomie Al^{3+} .

FIZJOLOGIA STRESU GLINOWEGO U GRZYBÓW

Tolerowanie wysokich stężeń glinu przez grzyby świadczy o istnieniu mechanizmów znoszących toksyczny wpływ kationów tego metalu na komórki. Tyler, cytowany przez Väre'a [52], podzielił grzyby tolerancyjne na dwie kategorie: wzrost jednych jest możliwy dzięki akumulowaniu Al w formie nietoksycznej, a pozostałych funkcjonuje mechanizm wykluczania glinu z grzybni. Strategia detoksyfikacji Al^{3+} wewnątrz komórek polega głównie na wytrącaniu kompleksów glinowo-polifosforanowych. Väre [52] zlokalizował Al w licznych ziarnistościach bogatych w fosfor, tworzących się na powierzchni strzępek *Suillus variegatus*, natomiast Kottke i Martin [36] wykryli aluminium w granulach polifosforanowych gromadzonych w wakuolach. Po długotrwałym oddziaływaniu Al na strzępki takie granule tworzyły się dodatkowo w sąsiedztwie błony komórkowej. Glin gromadzi się również w melaninie pokrywającej ciemno zabarwione strzępki grzybów z rodzaju *Cenococcum* [51]. Inne sposoby kompleksowania jonów Al^{3+} w grzybni, na przykład przez kwasy organiczne albo $Al(OH)_4^-$, mają prawdopodobnie mniejsze znaczenie [43]. Mechanizm detoksyfikacji glinu przez polifosforany jest efektywny dzięki zdolności grzybów do gromadzenia zapasów fosforu nawet przy jego niedoborze w glebie. Z drugiej strony unieruchomienie fosforu w postaci kompleksów Al-PolyP albo obniżenie poziomu fosforu w grzybni pod wpływem glinu przyczynia się do zahamowania wzrostu strzępek [52, 51]. Istotą tolerancji grzy-

bów na glin może być zdolność do aktywnego pobierania P w warunkach stresu. Jongbloed i Borst-Pauwels [26] zauważyli, że podwyższenie poziomu fosforu w pożywce zwiększało tolerancję wrażliwych na glin mleczejaków. W reakcji na stres grzybnie *Suillus tomentosus* (Kauff.) Singer, Snell & Dick, *Rhizopogon rubescens* i *Hebeloma crustuliniforme* gromadziły wraz z glinem również fosfor [2]. W komórkach *Laccaria amethystea* (Bolt. ex Hooker) Murr. rosła z czasem liczba lub wielkość granul polifosforanowych zawierających glin. Dalsze losy kompleksów Al-PolyP nie są znane, wiadomo tylko, że po 9 dniach od czasu ekspozycji na glin nie zostały uruchomione [36, 43]. Gerlitz [13] wiąże odporność grzybni *Suillus bovinus* na Al ze zmianą metabolizmu fosforanowego komórek. Według tego autora toksyczne jony glinu są wyłapywane przez końcowe grupy PO_4^{3-} krótkich łańcuchów polifosforanowych, uwalnianych z nierozpuszczalnego materiału zapasowego. Mechanizm, który warunkuje odporność grzybów na glin jest aktywny; związany z uwalnianiem energii w procesie oddychania [52]. Efektem długiej ekspozycji *Laccaria amethystea* na 5 mM $AlCl_3$ były zaburzenia w strukturze komórek i obumieranie części strzępek [36].

Wolny glin stymulując pobieranie P przez komórki grzybów obniża w nich jednocześnie poziom wapnia, a czasami także Mg, K i Fe. U grzybów stwierdzono więc podobny wpływ Al na pobieranie Ca przez komórki jak u roślin. W doświadczeniu Browninga i Hutchinsona [2] grzyby reagowały odmiennie na rosnące stężenie Ca w pożywce z Al. Złagodzenie stresu widoczne u *Hebeloma crustuliniforme* nie miało miejsca w przypadku *Rhizopogon rubescens*, a na wzrost *Suillus tomentosus* wpłynęło negatywnie. W fizjologii stresu glinowego u grzybów pewną rolę odgrywa źródło azotu. Grzyby, preferując jony amonowe NH_4^+ , jednocześnie utrudniają dostęp Al^{3+} do komórek na skutek współzawodnictwa kationów [4].

Pod wpływem stresu glinowego w komórkach grzybów zmienia się poziom białka i aktywność enzymów. Obecność Al powiązana z niskim pH hamowała aktywność reduktazy azotanowej w grzybni *Hebeloma mesophacus*, ale

tylko przy obniżonym poziomie Ca w pożywce. Kwaśna fosfataza ulegała w tych warunkach prawie całkowitej inhibicji. Zmniejszeniu aktywności enzymów towarzyszyło nieznaczne obniżenie poziomu białka w grzybni [33]. Według Kieliszewskiej-Rokickiej i in. [30] niskie stężenie jonów glinowych może stymulować aktywność kwaśnej fosfatazy i podwyższać poziom białka w grzybni. Ponieważ enzym ten jest odpowiedzialny za uruchamianie nierozpuszczalnych fosforanów w glebie, jego aktywność może być związana z tolerancją danego szczepu na Al.

Najlepiej poznanym mechanizmem unieruchamiania Al w grzybni jest synteza kompleksów glinowo-polifosforanowych. Inne proponowane sposoby wiązania glinu w komórkach grzybów to wytrącanie się glinokrzemianów, synteza kompleksów metaloorganicznych, wykorzystanie cukrów jako ligandów oraz chelatowanie metalu na zewnątrz strzępek przez wydzielanie kwasów organicznych, na przykład kwasu szczawiowego [52, 20]. Devèvre i in. [6] uważają zjawisko wydzielania dużych ilości kwasów organicznych przez grzyby ryzosferowe za niekorzystne dla roślin, gdyż przyczynia się ono do obniżenia pH gleby i wypłukiwania z niej mikro – i makroelementów.

Wolny glin wpływa na morfologię, anatomię i fizjologię grzybów. Widocznym objawem toksyczności Al^{3+} jest hamowanie wzrostu strzępek, a tym samym zmniejszenie powierzchni i masy grzybni. Mechanizm toksyczności glinu w grzybów nie jest jeszcze w pełni poznany. Z powodu dużej aktywności chemicznej kationów Al^{3+} w pożywkach trudno ustalić nawet rzeczywistą tolerancję grzybów na stres glinowy. Stężenia aluminium, które znacznie ograniczają wzrost grzybni charakteryzuje duża rozpiętość: od 30 μM dla gatunków wrażliwych do 10 mM i powyżej dla tolerancyjnych. Różnice w tolerancji szczepów tego samego gatunku nie zawsze można wytłumaczyć ich pochodzeniem. Ponadto glin pobudza czasami wzrost grzybów [42]. U roślin takie zjawisko tłumaczy się łagodzeniem przez Al^{3+} toksyczności jonów H^+ . Z teoretycznego punktu widzenia interesujące są przypadki tolerowania glinu przez grzyby wrażliwe na ni-

skie pH (*Laccaria bicolor*) oraz wrażliwość na glin gatunków kwasolubnych (*Laccaria laccata*, *Lactarius rufus*, *L. hepaticus*) [26, 24]. Zanikanie grzybów w lasach skażonych kwaśnymi deszczami może więc wynikać nie tylko z ich wrażliwości na glin, lecz także na niskie pH, metale ciężkie, SO_2 i inne czynniki abiotyczne.

PODSUMOWANIE

Proces zamierania lasów w sąsiedztwie okręgów przemysłowych postępuje pomimo ograniczenia emisji SO_2 . W ciągu najbliższych lat pozostanie do rozwiązania problem zalesienia ubytków po zmarłych drzewostanach. W odnowieniu sosny, świerka czy jodły siewki powinny rosnąć w obecności grzybów mikoryzowych. Wprowadzanie takich grzybów do gleby może odbywać się bezpośrednio, przez infekowanie siewek już w szkółce wyselekcjonowanymi szczepami gatunków, na przykład z rodzaju *Suillus*, odpornymi na niskie pH i stres glinowy. Przygotowane w ten sposób sadzonki mogłyby także skuteczniej opierać się atakowi *Heterobasidion annosum*. Ze względu na duże znaczenie gospodarcze tego patogena, na uwagę zasługuje idea wprowadzania grzybów mikoryzowych do młodych upraw o podwyższonym ryzyku wystąpienia huby korzeni. Grzyby mikoryzowe mogą bowiem chronić korzenie drobne przed pierwotnym zakażeniem *H. annosum* [53, 54].

LITERATURA

- [1] BIAŁOBOK S. 1989. Zagrożenie lasów w Polsce przez zanieczyszczenia powietrza. W: S. BIAŁOBOK (red.), *Życie drzew w skażonym środowisku*. PWN, Warszawa-Poznań, s. 9–48.
- [2] BROWNING M. H. R., HUTCHINSON T. C. 1991. The effects of aluminum and calcium on the growth and nutrition of selected ectomycorrhizal fungi of jack pine. *Can. J. Bot.* **69**(8): 1691–1699.
- [3] BRUNNER I., FREY B. 2000. Detection and localization of aluminum and heavy metals in ectomycorrhizal Norway spruce seedlings. *Environmental Pollution* **108**(2): 121–128.
- [4] CUMMING J. R. 1990. Nitrogen source effects on Al toxicity in nonmycorrhizal and mycorrhizal pitch pine (*Pinus rigida*) seedlings. II. Nitrate reduction and NO_3^- uptake. *Can. J. Bot.* **68**(12): 2653–2659.
- [5] CUMMING J. R., WEINSTEIN L. H. 1990. Aluminum-

- mycorrhizal interactions in the physiology of pitch pine seedlings. *Plant and Soil* **125**: 7–18.
- [6] DEVÈVRE O., GARBAYE J., BOTTON B. 1996. Release of complexing organic acids by rhizosphere fungi as a factor in Norway spruce yellowing in acidic soils. *Mycol. Res.* **100**(11): 1367–1374.
- [7] DEVÈVRE O., GARBAYE J., ROQUEBERT M. F. 1994. Yellowing of Norway spruce on acid soil in the Vosges, and rhizosphere fungi. *Revue Forestiere Francaise* **46**(2): 117–126.
- [8] DOMAŃSKI S. 1978. Fungi occurring in forests injured by air pollutants in the Upper Silesia and Cracow Industrial Regions of Poland. VI. Higher fungi colonizing the roots of trees in converted forest stands. *Acta Soc. Bot. Pol.* **47**(3): 285–295.
- [9] DOMAŃSKI S., KOWALSKI S., KOWALSKI T. 1987. Emisje przemysłowe a działalność patogeniczna i zmiany biotroficzne grzybów ze szczególnym odniesieniem do GOP i KOP. W: R. SIWECKI (red.), *Reakcje biologiczne drzew na zanieczyszczenia przemysłowe*. II Krajowe Sympozjum, Kórnik 1984, Wydawnictwo Naukowe UAM w Poznaniu, s. 281–288.
- [10] EGERTON-WARBURTON L. M., GRIFFIN B. J. 1995. Differential responses of *Pisolithus tinctorius* isolates to aluminium in vitro. *Can. J. Bot.* **73**(8): 1229–1233.
- [11] ENTRY J. A., CROMACK K. Jr. 1987. Effect of pH, aluminum and sulfate on a high-elevation *Armillaria* isolate cultured in vitro. *Can. J. For. Res.* **17**: 260–262.
- [12] ENTRY J. A., CROMACK K., STAFFORD S. G., CASTELLANO M. A. 1987. The effect of pH and aluminum concentration on ectomycorrhizal formation in *Abies balsamea*. *Can. J. For. Res.* **17**: 865–871.
- [13] GERLITZ T. G. M. 1996. Effects of aluminium on polyphosphate mobilization of the ectomycorrhizal fungus *Suillus bovinus*. *Plant and Soil* **178**(1): 133–140.
- [14] GÖRANSSON A., ELDHUSET T. D. 1991. Effects of aluminium on growth and nutrient uptake of small *Picea abies* and *Pinus sylvestris* plants. *Trees* **5**: 136–142.
- [15] GREGER M., TILLBERG J. E., JOHANSSON M. 1992. Aluminium effects on *Scenedesmus obtusiusculus* with different phosphorus states. Growth, photosynthesis and pH. *Physiol. Plant.* **84**: 202–208.
- [16] GRZYWACZ A. 1973. Występowanie niektórych grzybów chorobotwórczych w lasach okręgów przemysłowych. *Sylwan* **9**: 29–37.
- [17] GRZYWACZ A. 1976. Wpływ dwutlenku siarki na wzrost niektórych patogennych grzybów drzew leśnych. *Folia Forestalia Polonica* **22**: 165–173.
- [18] GRZYWACZ A., WAŻNY J. 1973. The impact of industrial air pollutants on the occurrence of several important pathogenic fungi of forest trees in Poland. *Eur. J. For. Path.* **3**: 129–141.
- [19] HINTIKKA V. 1988. High aluminium tolerance among ectomycorrhizal fungi. *Karstenia* **28**: 41–44.
- [20] HODSON M. J., WILKINS D. A. 1991. Localization of aluminium in the roots of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] inoculated with *Paxillus involutus* Fr. *New Phytol.* **118**(2): 273–278.
- [21] HOLDENRIEDER O., SIEBER T. N. 1992. Fungal associations of serially washed healthy non-mycorrhizal roots of *Picea abies*. *Mycol. Res.* **96**: 151–156.
- [22] JENTSCHKE G., BRANDES B., HEINZEMANN J., MARSCHNER P., GODBOLD D. L. 1999. Sand culture of mycorrhizal plants. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* **162**(1): 107–112.
- [23] JENTSCHKE G., SCHLEGEL H., GODBOLD D. L. 1991. The effect of aluminium on uptake and distribution of magnesium and calcium in roots of mycorrhizal Norway spruce seedlings. *Physiol. Plant.* **82**: 266–270.
- [24] JONES D., MUEHLCHEN A. 1994. Effects of the potentially toxic metals, aluminium, zinc and copper on ectomycorrhizal fungi. *J. Environ. Sci. Health. Part A, Environ. Sci. Engineer.* **29**(5): 949–966.
- [25] JONES M. D., BROWNING M. H. R., HUTCHINSON T. C. 1986. The influence of mycorrhizal associations on paper birch and jack pine seedlings when exposed to elevated copper, nickel or aluminium. *Water, Air and Soil Pollution* **31**(1–2): 441–448.
- [26] JONGBLOED R. H., BORST-PAUWELS G. W. F. H. 1992. Effects of aluminium and pH on growth and potassium uptake by three ectomycorrhizal fungi in liquid culture. *Plant and Soil* **140**: 157–165.
- [27] KANAZAWA S., KUNITO T. 1996. Preparation of pH 3.0 agar plate, enumeration of acid-tolerant, and Al-resistant microorganisms in acid soils. *Soil Sci. Plant Nutr.* **42**: 165–173.
- [28] KASUYA M. C. M., MUCHOJEJ R. M. C., MUCHOJEJ J. J. 1990. Influence of aluminium on in vitro formation of *Pinus caribaea* mycorrhizae. *Plant and Soil* **124**(1): 73–77.
- [29] KAWAI F., ZHANG D. M., SUGIMOTO M. 2000. Isolation and characterization of acid- and Al-tolerant microorganisms. *FEMS Microbiol. Lett.* **189**: 143–147.
- [30] KIELISZEWSKA-ROKICKA B., RUDAWSKA M., LESKI T. 1996. Wpływ glinu na wzrost grzybni i aktywność kwaśnej fosfatazy ektomikoryzowych symbiontów sosny. W: R. SIWECKI (red.), *Reakcje biologiczne drzew na zanieczyszczenia przemysłowe*. III Krajowe Sympozjum, Kórnik 1994, Wydawnictwo Sorus, Poznań, s. 471–479.
- [31] KIELISZEWSKA-ROKICKA B., RUDAWSKA M., LESKI T., KURCZYŃSKA E. U. 1998. Effect of low pH and aluminium on growth of *Pinus sylvestris* L. seedlings mycorrhizal with *Suillus luteus* (L. ex Fr.) S. F. Gray. W: E. PAOLETTI (red.), *Stress factors and air pollution*. Selected papers from the 17th International meeting for specialists in air pollution effects on forest ecosystems held in Florence, Italy, 14–19 September 1996. *Chemosphere* **36** (4–5): 751–756.
- [32] KINRAIDE T. B. 1991. Identity of the rhizotoxic aluminium species. *Plant and Soil* **134**: 167–178.
- [33] KONG F. X., LIU Y., CHENG F. D. 1997. Aluminium Toxicity and Nutrient Utilization in the Mycorrhizal Fungus *Hebeloma mesophacus*. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* **59**(1): 125–131.
- [34] KONG F. X., LIU Y., HU W., SHEN P. P., ZHOU C. L., WANG L. S. 2000. Biochemical responses of the mycorrhizae in *Pinus massoniana* to combined effects of Al, Ca and low pH. *Chemosphere* **40**(3): 311–318.
- [35] KORHONEN K., STENLID J. 1998. Biology of *Heteroba-*

- sidium annosum*. W: S. WOODWARD, J. STENLID, R. KARJALAINEN, A. HÜTTERMANN (red.), *Heterobasidium annosum: Biology, Ecology, Impact and Control*. CAB INTERNATIONAL, Cambridge, s. 43–70.
- [36] KOTTKE I., MARTIN F. 1994. Demonstration of aluminium in polyphosphate of *Laccaria amethystea* (Bolt. ex Hooker) Murr. by means of electron energy-loss spectroscopy. *J. Microscopy* **174**(3): 225–232.
- [37] KOWALSKI S., RYBA Z., LONC K., DOMAŃSKI T. 1996. Możliwość poprawy mikotrofizmu sosny zwyczajnej wysadzonej w glebę zdegradowaną zanieczyszczeniami przemysłowymi. W: R. SIWECKI (red.), *Reakcje biologiczne drzew na zanieczyszczenia przemysłowe*. III Krajowe Sympozjum, Kórnik 1994, Wydawnictwo Sorus, Poznań, s. 577–587.
- [38] KOWALSKI S., STEPNIĘWSKA H., KRZAN Z., JANUSZEK K. 1992. Zbiorowiska grzybów ryzosferowych jako kryterium oceny zagrożenia chorobowego wybranych gatunków drzew przez hubę korzeni w przebudowywanych drzewostanach sosnowych w Górnośląskim Okręgu Przemysłowym. *Zesz. Nauk. AR w Krakowie* Nr 275, Sesja Naukowa Z. **36**: 137–155.
- [39] KOWALSKI S., WOJEWODA W., BARTNIK C., RUPIK A. 1989. Mycorrhizal species composition and infection patterns in forest plantations exposed to different level of industrial pollution. *Agric. Ecosys. Environ.* **28**: 249–255.
- [40] MAJEWSKA B. 1994. Reakcja korzeni dwóch odmian pszenicy (*Triticum aestivum* L.) na stres glinowy. Praca magisterska, Zakład Ekofizjologii Roślin UAM w Poznaniu.
- [41] MAŃKA M. 1998. Ważniejsze choroby infekcyjne. W: A. BORATYŃSKI, W. BUGAŁA (red.), *Biologia świerka pospolitego*. Bogucki Wydawnictwo Naukowe, Poznań, s. 427–455.
- [42] MARSCHNER P., KLAM A., JENTSCHKE G., GOBOLD D. L. 1999. Aluminium and lead tolerance in ectomycorrhizal fungi. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* **162**(3): 281–286.
- [43] MARTIN F., RUBINI P., CÔTÉ R., KOTTKE I. 1994. Aluminium polyphosphate complexes in the mycorrhizal basidiomycete *Laccaria bicolor*: A ²⁷Al-nuclear magnetic resonance study. *Planta* **194**: 241–246.
- [44] MODRZYŃSKI J. 1998. Zarys ekologii świerka. W: A. BORATYŃSKI, W. BUGAŁA (red.), *Biologia świerka pospolitego*. Bogucki Wydawnictwo Naukowe, Poznań, s. 303–359.
- [45] RUDAWSKA M. 1993. Mikoryza a skażenie środowiska. W: S. BIAŁOBOK, A. BORATYŃSKI, W. BUGAŁA (red.), *Biologia sosny zwyczajnej*. Wydawnictwo Sorus, Poznań-Kórnik, s. 158–173.
- [46] SCHIER G. A., MCQUATTIE C. J. 1995. Effect of aluminium on the growth, anatomy, and nutrient content of ectomycorrhizal and nonmycorrhizal eastern white pine seedlings. *Can. J. For. Res.* **25**(8): 1252–1262.
- [47] SCHIER G. A., MCQUATTIE C. J. 1999. Effect of Nitrogen Source on Aluminium Toxicity in Nonmycorrhizal and Ectomycorrhizal Pitch Pine Seedlings. *J. Plant Nutr.* **22**(6): 951–965.
- [48] SMITH W. H. 1987. The atmosphere and the rhizosphere: linkages with potential significance for forest tree health. *Technical Bulletin* **527**: 30–94.
- [49] STEPNIĘWSKA H. 1992. Fungi antagonistic to *Heterobasidium annosum* (Fr.) Bref. in the rhizosphere of forest trees affected by industrial emissions. *Phytopath. Polonica* **4**: 24–30.
- [50] THOMPSON G. W., MEDVE R. J. 1984. Effects of Aluminium and Manganese on the Growth of Ectomycorrhizal Fungi. *Appl. Environ. Microbiol.* **48**(3): 556–560.
- [51] TURNAU K. 1993. Mikoryza w siedliskach skażonych metalami toksycznymi. *Wiad. Bot.* **37**(1–2): 43–58.
- [52] VÄRE H. 1990. Aluminium polyphosphate in the ectomycorrhizal fungus *Suillus variegatus* (Fr.) O. Kuntze as revealed by energy dispersive spectrometry. *New Phytol.* **116**: 663–668.
- [53] WERNER A. 1999. Rola i funkcje mikoryz w szkółkach. *Nowe tendencje w szkółkarstwie ozdobnym*. Instytut Sadownictwa i Kwiaciarnictwa, Skierniewice 18–19.11. Materiały Konferencji, s. 19–28.
- [54] WERNER A., NAPIERAŁA A. 1995. Protection against attack of *Heterobasidium annosum* on Scots pine seedlings by mycorrhizal fungi. W: M. MAŃKA (red.), *Environmental biotic factors in integrated plant disease control*. The Polish Phytopathological Society, Poznań, s. 605–609.