

EKTOMIKORIZA IN DROBNE KORENINE BUKVE (*FAGUS SYLVATICA* L.) V ODRASLIH SESTOJIH, MLADJU IN NA SADIKAH

Beech (*fagus sylvatica* L.) ectomycorrhiza and fine roots in mature forests, regeneration stands and on seedlings

Povzetek: Združbe ektomikoriznih gliv so pomemben člen v dinamiki kroženja hranil v gozdnih tleh in prispevajo k pestrosti gozdnih ekosistemov. S primerjavo ektomikoriz in drobnih korenin na osmih različnih rastiščih po Sloveniji smo ugotavljali vpliv starosti bukovega sestoja na parametre pestrosti združbe ektomikoriznih gliv. Tipe ektomikorize smo določili na osnovi anatomskih in molekularnih lastnosti, hkrati smo določili deleže posameznih tipov ektomikorize glede na vitalne drobne korenine ter indekse pestrosti. Ugotovili smo, da se indeksi pestrosti ektomikorize med odraslimi in mlajšimi sestoji ne razlikujejo, kar lahko razlagamo z dejstvom, da bukev sodi med vrste, ki so manj občutljive na zunanje dejavnike, in da so gozdni ekosistemi z bukvijo v Sloveniji dobro ohranjeni. Manjša izenačenost števila posameznih vrst in večje število drobnih korenin v mlajših sestojih pa potrjujeta za navadno bukev značilno strategijo intenzivnega zavzemanja razpoložljivega prostora in njeno veliko kompetitivnost z ostalimi vrstami v zgornjih plasteh tal.

Gljučne besede: anatomska in molekularna identifikacija, indeksi pestrosti, starost sestoja, tla, združba ektomikoriznih gliv

Summary: Ectomycorrhizal communities play an important role in the dynamics of forest floor nutrient cycling and contribute to the diversity of forest ecosystems. This study compared the differences of ectomycorrhiza and fine roots at eight different locations in Slovenia to ascertain the influence of stand age on the parameters of ectomycorrhizal communities. The types of ectomycorrhiza were quantified by counting and determined by their anatomical, and molecular characteristics. Diversity indices were calculated in relation to all fine roots in samples. The results indicated no difference in the diversity indices between mature stands and younger stands, which could be explained by the fact that common beech belongs to the group of species less sensitive to external factors, as well as the fact that common beech forest ecosystems in Slovenia are well preserved. Lower evenness of the number of individual species and higher number of fine roots in younger stands confirm that beech employs the strategy of intensive occupation of disposable space and is highly competitive against other species in upper soil horizons.

Keywords: anatomical and molecular identification, diversity indices, stand age, soil, ectomycorrhizal community

UVOD

Navadna bukev je značilna ektomikorizna drevesna vrsta zmerne pasu (Smith in Read, 2008), s širokim naravnim arealom v Evropi, kjer ima pomembno ekološko

vlogo v različnih združbah (Jalas in Suominen, 1976), široko pa je razširjena tudi v Sloveniji (Ficko in sod., 2008). Micelij ektomikoriznih gliv in ektomikoriza predstavljata ključno povezovalno komponento med viri in porabniki hranil v gozdnih tleh (Kraigher, 1996), drobne korenine pa doprinesejo znaten delež k celokupni količini ogljika, shranjenega v gozdnih tleh (Grebenc in Kraigher, 2009).

* Gozdarski inštitut Slovenije, Večna pot 2, SI-1000 Ljubljana, Slovenija,
e-pošta: anita.masek@gmail.com

V bukovih gozdovih Slovenije je bilo v preteklem desetletju opravljenih nekaj raziskav pestrosti ektomikorize in dinamike drobnih korenin glede na onesnaženost rastišč (Al Sayegh Petkovšek, 2004) in glede na različne načine gospodarjenja z gozdom (Westergren in sod., 2005; Grebenc, 2005, Grebenc in sod., 2009).

Na izbranih raziskovalnih ploskvah v Sloveniji smo ugotavljali, ali arbitrarno postavljena starostna kategorija sestaja (odrasel sestoj, mladje, nasad) vpliva na izbrane parametre združbe ektomikoriznih gliv in drobnih korenin pri navadni bukvi in s tem kaže na različne doprinose k celokupni pestrosti gozdnih ekosistemov z navadno bukvijo.

METODOLOGIJA

OPIS RAZISKOVALNIH PLOSKEV

V članek smo vključili 8 raziskovalnih ploskev iz različnih bukovih sestojev (Preglednica 1). Za lokacijo Abitanti smo podatke zbirali in analizirali sami, za ostalih sedem pa smo podatke povzeli iz predhodnih raziskav.

METODA VZORČENJA, IDENTIFIKACIJE

Na vseh ploskvah (razen Kamenski hrib) sta bila vzorčenje ter analiza ektomikorize in drobnih korenin izvedena po

postopku, opisanem v Kraigher (1996), kjer se v standardnem volumnu tal (274 ml) analizira tipe ektomikorize in prešteje število kratkih (drobnih) korenin. Drobne korenine smo očistili delcev zemlje ter jih pod lupo ločili na staro ektomikorizo in vitalne tipe ektomikorize, ki smo jih nato identificirali na osnovi anatomskih in morfoloških lastnosti (Agerer, 1991) ter s primerjavo molekularnih markerjev (Kraigher, 1996, Grebenc in sod., 2009). Na lokaciji Kamenski hrib je bil vzorčen in analiziran celoten koreninski sistem sadik, čemur smo kasneje ustrezno prilagodili tudi statistično analizo podatkov, ki so neposredno povezani z volumnom analiziranih vzorcev.

V vseh vzorcih smo prešteli število vitalnih ektomikoriznih korenin, število odmrlih drobnih korenin, število tipov ektomikorize in izračunali indeks bogastva vrst, Shannon-Weaverjev indeks vrstne pestrosti, indeks izenačenosti in uravnoveženosti vrst (Atlas in Bartha, 1981) ter delež vitalnih ektomikoriznih korenin med vsemi drobnimi koreninami. Dobljene vrednosti smo statistično ovrednotili glede na lokacijo in starost sestoja, pri čemer smo postavili tri kategorije: »odrasel sestoj« - odrasel sestoj z bukvijo, brez bukovega mladja v podrasti, »mladje« - sestoj (mikrolokacija), v katerem prevladuje bukovo mladje do višine 4 m s prisotnimi posameznimi odraslimi drevesi, ter »sadike« - sadike bukve, sajene na provenienčnem poskusu Kamenski hrib.

Preglednica 1. Opis raziskovalnih ploskev

	Rastlinska združba	Klimatski pas	Nadmorska višina	Tip tal	Kamninska osnova
Abitanti	Ni podatka	Submediteranski	360 m	Ni podatka	fliš
Snežna jama	<i>Omphalodo-Fagetum</i>	Dinarski	880-890 m	rjava pokarbonatna	apnenec
Rajhenavski Rog	<i>Omphalodo-Fagetum</i>	Dinarski	850-900 m	rjava pokarbonatna	apnenec (kredni)
Kamenski hrib	Provenienčni nasad	Preddinarski	540 m	eutrični kambisol in haplični luvisol	apnenec
Zavodnje	<i>Castaneo-Fagetum sylvaticae</i> var. geogr. <i>Hieracium rotundatum</i>	Predalpski	830 m	distrična rjava tla	tonalit
Dobovec	<i>Dentario-Fagetum</i>	Predalpski	790 m	rendzina in rjava pokarbonatna tla	apnenec
Preža	<i>Lamio orvale-Fagetum praedinaricum</i>	Dinarski	670 m	rendzina in rjava pokarbonatna tla	apnenec
Moravske gredice	<i>Blechno-Fagetum</i>	Dinarski	540 m	distrična rjava tla	skrilavci, peščenjaki

Preglednica 2. Indeksi pestrosti, število in deleži vitalne ektomikorize, starih drobnih korenin, starost sestoja na mestu odvzema posameznega vzorca (1 - odrasel sestoj, 2 - mladje, 3 - sadike) in šifra (oznaka) vzorca, kot je navedena v izvorni objavi podatka.

Lokacija	Abitanti						Snežna jama				Rajhenavski Rog								
Šifra vzorca	1	2	3	4	5	6	1	2	9	10	1	2	5	6	7	8	9	10	
Starost	1	1	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	1	1	
Št. tipov ECM	12	5	8	9	8	9	5	5	9	11	9	12	7	8	2	6	10	12	
Št. vitalnih korenin	3027	681	741	1226	800	984	788	844	647	425	243	417	563	521	114	431	688	823	
Št. starih ECM	2450	3004	3300	5583	6291	4643	1717	1441	1834	1629	938	1218	895	1150	451	635	1144	1296	
Skupaj korenin	5477	3685	4041	6809	7091	5627	2505	2285	2481	2054	1181	1635	1458	1671	565	1066	1832	2119	
Bogastvo vrst	3.16	1.41	2.44	2.59	2.41	2.67	0.60	0.59	1.24	1.65	1.46	1.82	0.95	1.12	0.21	0.82	1.38	1.64	
Shannon Weaver indeks	1.36	1.06	1.88	1.93	1.62	1.43	1.02	0.78	1.75	1.45	1.34	2.28	1.50	1.62	0.17	1.55	1.40	2.15	
Izenačenost	0.17	0.16	0.29	0.27	0.24	0.21	0.15	0.12	0.27	0.24	0.24	0.38	0.24	0.26	0.04	0.26	0.21	0.32	
Uravnoveženost	1.26	1.51	2.09	2.02	1.80	1.49	1.46	1.12	1.83	1.40	1.40	2.11	1.77	0.18	0.57	2.00	1.40	2.00	
% ECM	55.27	18.48	18.34	18.01	11.28	17.49	31.46	36.94	26.08	20.69	20.58	25.50	38.61	31.18	20.18	40.43	37.55	38.84	
Referenca	Ta študija						Grebenc, 2005; Grebenc in sod., 2009				Grebenc, 2005; Grebenc in sod., 2009								

Lokacija	Kamenski hrib			Zavodnje				Dobovec					Preža				Moravske gredice			
Šifra vzorca	Sella	Idrija	Nizbor	Zb1	Zb2	Zb II	Zb III	Zb IV	D1	D2	DsIII	Db3II	III	P1	P2 II	PA1 III	PA III	Mg2	Mg2 II	Mg III
Starost		3	3	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
St. tipov ECM	8	14	9	11	15	16	10	10	10	12	10	8	8	17	9	7	9	13	7	10
St. vitalnih korenin	1213	4338	2522	1873	2901	2551	1606	1026	1214	1342	1108	1180	751	1160	1875	1773	1667	1550	1511	2408
St. starih ECM	3127	2718	1916	14414	11460	3131	1705	2537	3528	3367	2739	935	2265	4526	3544	2032	2046	2685	3301	3480
Skupaj korenin	4340	7056	4438	16287	14361	5682	3311	3563	4742	4709	3847	2115	3016	5686	5419	3805	3713	4235	4812	5888
Bogastvo vrst	2,27	3,57	2,35	3,10	4,00	4,40	2,80	3,00	2,90	3,50	2,90	2,30	2,40	5,20	2,40	1,80	2,50	3,80	1,90	2,70
Shannon Weaver indeks	1,80	1,68	1,59	1,50	2,00	2,00	1,40	1,30	1,60	2,30	2,00	1,80	1,80	2,60	1,60	2,60	1,80	2,80	1,30	1,90
Izenačenost	0,87	0,64	0,72	0,60	0,70	0,70	0,60	0,60	0,70	0,90	0,90	0,90	0,90	0,90	0,70	0,70	0,80	1,10	0,70	0,80
Uravnoveženost	1,99	1,47	1,67	1,44	1,70	1,66	1,40	1,30	1,60	2,13	2,00	1,99	1,99	2,11	1,68	3,08	1,89	2,51	1,54	1,90
% ECM	27,95	61,48	56,83	11,50	20,20	44,90	48,50	28,80	25,60	28,50	28,80	55,80	24,90	20,40	4,60	46,60	44,90	36,60	31,40	40,90
Referenca	Westergren in sod., 2004			Al Sayegh Petkovšek, 2004				Al Sayegh Petkovšek, 2004					Al Sayegh Petkovšek, 2004				Al Sayegh Petkovšek, 2004			

ski hrib, ki so bile v času vzorčenja stare 7 let (Westergren in sod., 2004). Za podatke s po tremi kategorijami (indeksi in deleži) smo za primerjavo uporabili test ANOVA, za parno primerjavo absolutnih vrednosti števila korenin in ektomikorize pa Studentov T test.

REZULTATI

V bukovem sestoju na ploskvi Abitanti smo skupno analizirali 32730 drobnih korenin, od katerih je bilo 7459 ektomikoriznih in so na osnovi anatomsko-morfoloških lastnosti pripadale 43 različnim tipom ektomikorize. Iz ostalih študij smo povzeli podatke še za okoli 42000 vitalnih ektomikoriznih korenin ter skupno 131876 drobnih korenin (Preglednica 2).

Izhodiščno hipotezo, ki predvideva razlike med sestoji različnih starosti, smo potrdili le za število vitalnih ektomikoriznih korenin in število tipov ektomikorize (vrst gliv), ki se odraža tudi v sicer neznačilni razliki parametra bogastva vrst. V obeh primerih je bilo število značilno večje v odraslem sestoju brez mladja. Značilno razliko med izenačenostjo analiziranih skupin ($p=0.0055$) smo ugotovili predvsem na račun vzorcev sadik iz provenienčnega poskusa (Preglednica 3).

DISKUSIJA

Navadna bukev je pomembna vrsta slovenskih gozdov, tako s stališča lesne produkcije kot s stališča nosilca biotske raznovrstnosti gozdnih ekosistemov, v katerih se pojavlja. V predhodnih študijah smo ugotavljali, da lahko nekateri vplivi, kot je kronično izpostavljanje sestoji povečanim koncentracijam ozona v krošnjah, značilno vplivajo na pojavljanje tipov ektomikorize in na število drobnih ko-

renin (Grebenc in Kraigher, 2007, Zeleznik in sod., 2007), pa tudi na hitrost in čas življenjskega cikla (Mainiero in sod., 2009), medtem ko se indeksi raznovrstnosti različno onesnaženih gozdnih raziskovalnih ploskev bukovih sestojev niso značilno razlikovali (Al Sayegh Petkovšek, 2004). Celostni pregled parametrov pestrosti glede na starost sestoja oziroma gospodarjenje do sedaj še ni bil narejen, razen za primer analize vpliva sestojne vrzeli, kjer pojav vrzeli pričakovano vpliva na drastično zmanjšanje števila drobnih korenin in vrstne pestrosti tipov ektomikorize (Grebenc, 2005; Grebenc in sod., 2009).

Pregled razpoložljivih in primerljivih analiz ektomikorize in drobnih korenin na navadni bukvi za Slovenijo je pokazal, da se indeksi pestrosti ektomikorize (bogastvo vrst in z njim povezan Shannon Weaverjev indeks vrstne pestrosti) med analiziranimi kategorijami ne razlikujejo. Značilno večji koeficient izenačenosti v kategoriji »odrasel sestoj« pa kaže, da je število posameznih vrst v teh vzorcih bolj izenačeno kot pri kategorijah »mladje« in »sadike«, kjer med opaženimi tipi ektomikorize prevladuje samo en ali pa manjše število tipov.

Za skupno število drobnih korenin smo v odraslem sestoju v primerjavi z mladjem ugotovili neznačilno manjše vrednosti, razlika pa je postala statistično značilna, če smo ločeno analizirali samo vitalne ektomikorizne korenine. Neznačilne razlike lahko razlagamo z (v splošnem) dobro ohranjenostjo gozdnih ekosistemov z bukvijo v Sloveniji ter dejstvom, da navadna bukev sodi med vrste, ki so manj občutljive na zunanje dejavnike (onesnažila) (Al Sayegh Petkovšek, 2004, Kraigher in Al Sayegh Petkovšek, 2011). Manjše število drobnih korenin v starejših sestojih je v skladu s predhodnimi preglednimi objavami (Finer in sod., 2007).

Za navadno bukev je v primerjavi z drugimi drevesnimi vrstami značilna strategija intenzivnega zavzemanja razpoložljivega prostora (gozdnih tal) (Leuschner in sod., 2001) in velika kompetitivnost z morebitnimi ostalimi vrstami v sestoju, predvsem v zgornjih plasteh tal (Curt in Prévosto, 2003), ki smo jih analizirali tudi mi. V tem smislu lahko dodatno potrdimo odsotnost značilnih razlik v skupnem številu drobnih korenin med analiziranimi starostnimi kategorijami. Prispevek navadne bukve k biotski raznovrstnosti mikoriznih gliv je ne glede na starostno kategorijo sestoja nesporen, kar kažejo tudi primerjave z indeksi pestrosti sestojev drugih ektomikoriznih vrst gozdnega drevja (Kraigher, 1999; Kernaghan in Harper, 2001; Al Sayegh Petkovšek, 2004).

Preglednica 3. Statistično ovrednotenje razlik med starostnimi kategorijami sestoja za izbrane parametre ektomikorize in drobnih korenin s testom ANOVA ali studentovim t testom

	P	F	Test
Št. tipov ECM	0.021	/	Student T test
Št. vitalnih korenin	0.032	/	Student T test
Skupaj korenin	0.46	/	Student T test
Bogastvo vrst	0.11	2.369	Anova
Shannon Weaver indeks	0.28	1.309	Anova
Izenačenost	0.0055	6.059	Anova
Uravnoveženost	0.22	1.58	Anova
% ECM	0.041	3.5	Anova

VIRI

1. **Agerer R. (1991)** Characterization of ectomycorrhiza. *Methods in Microbiology*, 23: 25-73
2. **Al Sayegh Petkovšek S. (2004)** Biodiversity of types of ectomycorrhizae in *Fagus* stands in differently polluted forest research plots. *Zbornik Gozdarstva in Lesarstva*, 75: 5-19
3. **Atlas R., Bartha R. (1981)** Introduction to microbiology. Addison-Wesley Publishing Company, Reading, 560
4. **curt T., prévosto B. (2003)** Rooting strategy of naturally regenerated beech in silver birch and Scots pine woodlands. *Plant Soil*, 255: 265-279
5. **Ficko A., Klopčič M., Matijašič D., poljanec A., Bončina A. (2008)** The distribution of beech and structural characteristics of beech stands in Slovenia. *Zbornik Gozdarstva in Lesarstva*, 87: 45-60
6. **Grebenc T. (2005)** Types of ectomycorrhizae on beech (*Fagus sylvatica* L.) in natural and managed forest. Doctoral dissertation. Biotechnical Faculty, University of Ljubljana, Ljubljana, 174
7. **Grebenc T., christensen M., vilhar u., čater M., martin M.P., simončič p., Kraigher H. (2009)** Response of ectomycorrhizal community structure to gap opening in natural and managed temperate beech-dominated forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 39 (7): 1375-1386
8. **Grebenc T., Kraigher H. (2007)** Changes in the community of ectomycorrhizal fungi and increased fine root number under adult beech trees chronically fumigated with double ambient ozone concentration. *Plant Biology (Stuttg.)*, 9 (2): 279-287
9. **Grebenc T., Kraigher H. (2009)** Interakcije v mikorizosferi določajo dinamiko ogljika v ekosistemu bukovih gozdov. *Zbornik Gozdarstva in Lesarstva*, 88: 11-19
10. **Jalas J., suominen J. (1976)** Atlas Florae Europaeae. Cambridge University Press, Cambridge UK, 128
11. **Kernaghan G., Harper K.A. (2001)** Community structure of ectomycorrhizal fungi across an alpine/subalpine ecotone. *Ecography*, 24: 181-188
12. **Kraigher H. (1996)** Types of ectomycorrhizae - their taxonomy, role and application. *Zbornik Gozdarstva in Lesarstva*, 49: 33-66
13. **Kraigher H. (1999)** Diversity of Types of Ectomycorrhizae on Norway Spruce in Slovenia. *Phyton*, 39 (3): 199-202
14. **Kraigher H., Al sayegh petkovšek s. (2011)** Mycobioindication of stress in forest ecosystems. V: Rai M (ur.) in Varma A (ur.): Diversity and biotechnology of ectomycorrhizae. (Soil biology, vol. 25). Springer, Heidelberg; New York, 301-322
15. **Leuschner C., Hertel D., Coners H., Büttner V. (2001)** Root competition between beech and oak: a hypothesis. *Oecologia*, 126: 276-284
16. **Mainiero R., Kazda M., Häberle K.H., Simeonova Nikolova p., Matyssek R. (2009)** Fine root dynamics of mature European beech (*Fagus sylvatica* L.) as influenced by elevated ozone concentrations. *Environmental Pollution*, 157: 2638-2644
17. **Smith S.E., Read D.J. (2008)** Mycorrhizal symbiosis, Third edition. Academic Press, London, 787
18. **Westergren M., Grebenc T., Božič G., Brus R., Kraigher H. (2004 [i.e. 2005])** Identification of types of ectomycorrhizae on seedlings in a beech provenance trial. *Zbornik Gozdarstva in Lesarstva*, 75: 87-104
19. **Železnik p., Hrenko M., Then C., Koch N., Grebenc T., Levanič T., Kraigher H. (2007)** CASIROZ : root parameters and types of ectomycorrhiza of young beech plants exposed to different ozone and light regimes. *Plant Biology (Stuttg.)*, 9 (2): 298-308