

HANNA KWAŚNA, PIOTR ŁAKOMY, ROMAN GORNOWICZ

Grzyby saproksyliczne w resztkach pozrębowych sosny zwyczajnej*

Saproxylic fungi in the Scots pine woody debris

ABSTRACT

Kwaśna H., Łakomy P., Gornowicz R. 2016. Grzyby saproksyliczne w resztkach pozrębowych sosny zwyczajnej. Sylwan 160 (5): 355-364.

Awareness of the importance of the presence of deadwood in forest ecosystems has increased in recent decades. Today, deadwood is not only recognized as a key element in carbon sequestration, nutrient supply and water retention, but is also known to be a reservoir of saproxylic species (species associated with the decay of wood on living and dead trees). The amount of deadwood in clear-cut forest is currently higher than 100 years ago. The issue of how much deadwood and of what quality (including size) there should be in order to promote the conservation of saproxylic biodiversity and sustainable forest management is still vivid. Mycological analyses to determine (i) structure of fungal communities in Scots pine wood debris, (ii) sources and reservoirs of fungi, (iii) nutritional preferences of fungi, and (iv) potential rate and dynamics of wood decomposition were carried out on an 'old' and 'fresh' wood (stumps, branches and boughs) from Jedwabno Forest District (north-eastern Poland). Fungi from 62 wood samples were isolated on two artificial media (PDA and SNA) and identified according to their morphology. Eleven species of *Zygomycota*, 79 of *Ascomycota* and 15 of *Basidiomycota* were detected. The majority of species (91%) colonized many samples. Only 9% of species colonized single samples only. The most common species, with high rates of colonization, included *Acremonium* spp., *Alternaria* sp., *Aspergillus* spp., *Aureobasidium pullulans*, *Cladosporium* spp., *Epicoccum nigrum*, *Lecytophora* spp., *Mariannaea elegans*, *Ophiostoma* + *Sporothrix* spp., *Penicillium* spp., *Phialocephala* spp., *Phialophora* spp., *Phlebiopsis gigantea*, *Phoma* spp., *Sarocladium strictum*, *Scytalidium lignicola*, *Sydowia polyspora*, *Trichoderma* spp. (mainly *T. harzianum* and *T. viride*) and *Umbelopsis* spp. A few species occurred only on stumps or only on branches. More species occurred on 'old' wood than on 'fresh' wood. The average level of sample colonization by a single fungal species was higher (non-significantly) on 'old' than on 'fresh' wood, and on branches than on stumps. The results show that deadwood is a habitat for many fungal species that occur in succession. The presence of deadwood in clear-cut forest and in its neighborhood is necessary for the conservation of saproxylic fungal diversity and ecological sustainability of forests.

KEY WORDS

deadwood quality and amount, nutritional preferences, saproxylic fungi, succession

ADDRESSES

Hanna Kwaśna ⁽¹⁾ – e-mail: kwasna@up.poznan.pl

Piotr Łakomy ⁽¹⁾ – e-mail: plakomy@up.poznan.pl

Roman Gornowicz ⁽²⁾ – e-mail: gornowicz@up.poznan.pl

*Badania zostały sfinansowane ze środków Dyrekcji Generalnej Lasów Państwowych.

⁽¹⁾ Katedra Fitopatologii Leśnej, Uniwersytet Przyrodniczy w Poznaniu; ul. Wojska Polskiego 71c, 60-625 Poznań

⁽²⁾ Katedra Techniki Leśnej, Uniwersytet Przyrodniczy w Poznaniu; ul. Wojska Polskiego 71c, 60-625 Poznań

Wstęp

Drewno martwych drzew jest ważnym elementem ekosystemu leśnego, wpływającym korzystnie na fizyczne, chemiczne i biologiczne właściwości gleby, a także stwarzającym dobre warunki do rozwoju wielu organizmów. Martwe drewno występuje w 95% polskich lasów [Czerepko i in. 2014]. Jego przeciętna miąższość jest szacowana na około 5,7 m³/ha [Wielkoobszarowa... 2010] i rośnie wraz z wiekiem drzewostanów. W I klasie wieku wynosi ona 3,6 m³/ha, z czego 60% stanowią pniaki, a w V klasie wieku 18,4 m³/ha, z czego 50% stanowi leżanina.

Drewno na powietrzu ulega korozji pod wpływem czynników abiotycznych (fizycznych – wilgotności, temperatury, glebowych związków chemicznych) i biotycznych (organizmów żywych – owadów, grzybów, bakterii). Pęcznienie i skurcz drewna pod wpływem zmian wilgotności i temperatury powodują deformację i pękanie. Uszkodzone lub martwe drewno zostaje opanowane przez owady i skolonizowane przez specyficzne gatunki grzybów i bakterii, występujące w sukcesji w zależności od stopnia rozkładu. Owady są często wektorami grzybów i bakterii.

Organizmy zasiedlające martwe drewno i bytujące w nim określamy jako saproksyliczne. W przeszłości określenie to odnosiło się raczej do bezkręgowców, głównie owadów, rozwijających się w obumierających lub martwych i rozkładających się drzewach, często kosztem innych organizmów związanych z tym środowiskiem. Obecnie stosowane jest również dla grzybów uczestniczących w dekompozycji martwego drewna i obiegu materii organicznej w przyrodzie [Persiani i in. 2010; Stokland i in. 2012].

Biały i brunatny rozkład drewna powodowany jest przez grzyby z gromady *Basidiomycota*. W przypadku zgnilizny białej grzyb wydziela do drewna enzymy rozkładające równomiernie ligninę i celulozę. Dwukrotnie większy udział celulozy powoduje, że po ubytku ligniny jej udział pozornie wzrasta. W ostatnim stadium procesu przy całkowitym rozkładzie ligniny zachowana zostaje spora ilość białej celulozy, nadającej drewnu kolor jaśniejszy od naturalnego. W przypadku zgnilizny brunatnej grzyb wydziela enzymy rozkładające celulozę, a nierozłożona lignina nadaje drewnu kolor ciemniejszy od naturalnego.

Szary (pleśniowy) rozkład drewna powodowany jest przez grzyby z gromad *Zygomycota* i *Ascomycota*. Rozkład ten w naturze przebiega przy przemiennie następującym zawilgoceniu i wysychaniu oraz przy wysokiej i zmiennej bezwzględnej wilgotności drewna (40-220%). Rozkład przebiega dość wolno i ogranicza się do powierzchniowych warstw drewna (2-4 mm), niszczo-nych w okresach podwyższonej wilgotności. Podczas suszy zniszczone drewno łuszczy się, udostępniając grzybni głębsze warstwy kolonizowane i rozkładane w okresie kolejnego zawilgocenia. W trakcie wieloletniego oddziaływania rozkład i rozpad drewna przybierają znaczne rozmiary. Enzymy wydzielane przez grzybnię niszczą wszystkie składniki drewna. Zaatakowane drewno przyjmuje kolor brunatny, po przesuszeniu szary do srebrzystego i pęka na drobne pryzmatyczne kosteczki (drewno zwietrzałe).

Grzyby mogą przyswajać wyłącznie substancje niskocząsteczkowe (głównie cukry proste). Wielkocząsteczkowe substancje drewna (celuloza, lignina) muszą wcześniej ulec rozkładowi pod wpływem enzymów. W zależności od gatunku grzyba wydzielane są enzymy celulolityczne (celulaza) i ligninolityczne (polifenoloksydazy). W wilgotnym środowisku celuloza rozkłada się do glukozy. Zużywana jest ona do budowy nowych komórek, wzrostu i rozmnażania. Glukoza

jest częściowo utleniana, z wydzielaniem energii wykorzystywanej przez grzyb oraz dwutlenku węgla i wody uwalnianych do otoczenia. W warunkach beztlenowych tworzą się kwasy organiczne, alkohol i związki aromatyczne, które mogą modyfikować środowisko i kształtować odmienne zbiorowiska mikroorganizmów.

Celem badań było poznanie: (i) struktury mykobioty zasiedlającej martwe drewno na zrębach sosnowych, (ii) możliwości naturalnego zasiedlenia drewna przez grzyby z otoczenia, (iii) preferencji pokarmowych stwierdzanych grzybów, (iv) przypuszczalnej szybkości rozkładu martwego drewna przez grzyby, (v) szybkości eliminowania drewna jako bazy pokarmowej dla *Armillaria* i *Heterobasidion*. Realizacja tych celów w lasach gospodarczych umożliwi wypracowanie skutecznych zasad gospodarowania martwym drewnem, zwłaszcza w kwestii tzw. docelowych miąższości, oraz uzyskanie kompromisu między potrzebami gospodarki leśnej i ochrony przyrody, zapewniającego zaspokojenie wszystkich funkcji lasu przy jednoczesnym zachowaniu środowisk rozwoju organizmów saproksylicznych.

Materiał i metody

Materiałem były próby drewna: pniaków, gałęzi (<5 cm średnicy) i konarów (>5 cm średnicy) „starych” i „świeżych” oraz leżaniny, czyli starej kłody, pobrane na zrębie sosny zwyczajnej w Nadleśnictwie Jedwabno, w północno-wschodniej Polsce (53°31'47"N, 20°43'47"E), latem 2013 roku. Próby „świeże” pochodziły z danego okresu wegetacyjnego, pobierano je na zrębie kilka-kilkanaście tygodni po ścinie. Próby „stare” pochodziły z co najmniej ubiegłorocznego cięcia i pozyskiwane były z powierzchni sąsiadującej ze zrębem. Następnego dnia po przewiezieniu prób do laboratorium wykonywano izolację grzybów. Fragmenty drewna o długości 5-10 mm wykładano na pożywkę glukozowo-ziemniaczaną (PDA; 39 g/l Difco PDA, pH 5,5) i agar syntetyczny (SNA; 1 g/l KH_2PO_4 , 1 g/l KNO_3 , 0,5 g/l $\text{MgSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$, 0,5 g/l KCl, 0,2 g/l glukoza, 0,2 g/l sacharoza, 20 g/l agar). Wyłożono 18 inokulów na PDA i 18 na SNA z każdej próby. Po 10 dniach inkubacji w temperaturze 25°C rozpoczęto identyfikację. Grzyby oznaczano na podstawie morfologii: szybkości wzrostu, rodzaju grzybni powietrznej, zabarwienia kolonii i typu zarodnikowania na PDA i SNA. Przy identyfikacji posługiwano się dostępnymi kluczami mykologicznymi. Obliczono średni stopień skolonizowania każdej próby przez jeden gatunek grzyba. Otrzymane wartości porównywano testem zgodności χ^2 przy $p=0,05$.

Wyniki

W 62 próbach drewna z pniaków, gałęzi, konarów i kłody stwierdzono 11, 79 i co najmniej 15 gatunków grzybów, odpowiednio z gromady *Zygomycota*, *Ascomycota* i *Basidiomycota*. Z innych mikroorganizmów stwierdzono śluzowce (*Myxomycota*) i bakterie (*Streptomyces*) (tab.). Drewno zostało naturalnie zasiedlone przez mikroorganizmy występujące w otoczeniu: na drewnie, roślinach lub w glebie.

Ponad połowa (51,9%) gatunków grzybów nie była związana z jedną kategorią drewna, ale występowała zarówno w drewnie pniaków, gałęzi i kłód, jak i w drewnie „starym” i „świeżym”. Inne występowały tylko w drewnie pniaków (30,7% gatunków), gałęzi (9,8%) i konarów (7,6%). W drewnie pniaków i gałęzi było odpowiednio 76,3 i 69,3% wszystkich gatunków grzybów. W pniakach „starych” i „świeżych” było odpowiednio 36 i 47% gatunków. W gałęziach „starych” było 67-88% gatunków. W kategorii „drewno świeże” 63 i 32% gatunków związane było odpowiednio z pniakami i gałęziami. Na drewnie „starym” na ogół stwierdzano 14-54 gatunki grzybów. Na drewnie „świeżym” było 6-42 gatunków.

Najczęściej (na największej liczbie prób) i najobficiej (na większej partii próby) wystąpiły *Acremonium* spp., *Alternaria* sp., *Aspergillus* spp., *Aureobasidium pullulans*, *Cladosporium* spp., *Epicoccum*

Tabela.

Stopień zaszczepienia próby [%] i liczba prób drewna zaszczepionych przez poszczególne gatunki grzybów (w nawiasie)
Rate of sample colonization [%] and number of samples colonized by the particular fungi species (in parentheses)

Takson Taxa	Pniaki Stumps		Gałęzie Branches		Konary Boughs		Stara kłoda Lying log
	Stare Old	Świeże Fresh	Stare Old	Świeże Fresh	Stare Old	Świeże Fresh	
<i>Myxomycota</i>							
<i>Zygomycota</i>							
<i>Absidia coerulescens</i> Bainier + A. glauca Hagem + A. heterospora Y. Ling			20%(2)	20%(2)			
<i>Mortierella alpina</i> Linnem. + <i>M. humilis</i> Linnem. + <i>M. macrospora</i> Linnem.	10%(1)		20%(1)	20%(1)	20%(1)		
<i>Mucor hiemalis</i> Wehmer	20%(1)	10%(2)			20%(1)		
<i>Piptopeziza cylindrospora</i> Bainier			20%(1)				
<i>Umbelopsis isabellina</i> (Oudem.) W. Gams + <i>U. ramanniana</i> (Möller) W. Gams + <i>U. vinacea</i> (Dixon-Stew.) Arx	10%(1)	10-30%(2)	20-60%(3)		20%(2)		
<i>Ascomycota</i>							
<i>Acremonium</i> sp.	10%(7)	10%(1)		10%(1)	20%(1)		
<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissl. + <i>Levia infectoria</i> (Fueckel) M.E. Barr & E.G. Simmons	10%(1)	10-40%(4)	10-20%(3)	10-20%(3)			
<i>Aspergillus fumigatus</i> Fresen. + <i>A. niger</i> Tiegh. + <i>A. ustus</i> (Bainier) Thom & Church	10-40%(2)			10%(1)	20%(1)		
<i>Aureobasidium pullulans</i> (de Bary) G. Arnaud	40%(1)	10-30%(4)	20%(1)	30-60%(4)			30%(1)
<i>Cadophora melnitii</i> Nannf.		10%(2)	20-60%(4)				
<i>Chaetosphaeria vermicularioides</i> (Sacc. & Roum.) W. Gams & Hol.-Jech.	10-40%(2)	40%(1)					
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) G.A. de Vries + <i>C. herbarum</i> (Pers.) Link + <i>C. sphaerospermum</i> Penz.		10%(1)	20-40%(2)	10-40%(3)			20%(1)
<i>Dicranidion fragile</i> Harkn.	20%(1)		10-60%(4)				
<i>Cylindrocarpon magnusianum</i> Wollenw.		10%(1)					
<i>Epicoecum nigrum</i> Link	10-20%(1)	10-30%(1)		20-80%(4)	20%(1)		
<i>Exophiala jeanselmei</i> (Langeron) McGinnis & A.A. Padhye			60%(1)				
<i>Fusarium sporotrichioides</i> Sherb.	20%(1)	10%(1)	20%(1)				
<i>Gibberella venenata</i> R.J. Cook		10%(1)	10%(1)				
<i>Gliocladium viride</i> Matr.	10-60%(3)				20%(1)		
<i>Hormographiella verticillata</i> Guarro, Gené & E. Guého			70%(1)				20%(1)

<i>Hyalodendron</i> sp.					10%(1)		
<i>Leocyphophora hoffmannii</i> (J.F.H. Beyma) W. Gams & McGinnis + <i>L. mutabilis</i> (J.F.H. Beyma) W. Gams & McGinnis	20-90%(7)	10-90%(5)	40-100%(7)	20-40%(5)	40%(1)	20-60%(4)	
<i>Leptographium lundbergii</i> Lagerb. & Melin	10%(1)						
<i>Mariannaea elegans</i> (Corda) Samson	10-100%(6)	10-50%(4)	100%(1)	10%(1)	20%(1)	20%(1)	
<i>Metacarpocarpus chlamydosporia</i> (H.C. Evans) G.H. Sung, J.M. Sung, Hywel-Jones & Spatafora	10-30%(2)	20%(1)	20%(1)		20%(1)		
<i>Monacrosporium hembicoides</i> (Drechsler) Subram.	10%(1)						
<i>Myrmecridium schulzeri</i> (Sacc.) Arzanlou, W. Gams & Crous	10-50%(4)				20%(1)		
<i>Ophiostoma</i> + <i>Sporothrix</i> spp.	10-60%(7)	10-70%(13)	20-40%(3)	40%(1)	20-60%(2)		
<i>Oidiodendron tenuissimum</i> (Peck) S. Hughes							
<i>Paeclomyces marquandii</i> (Masse) S. Hughes + <i>P. variotii</i> Bainier	10-40%(2)	20%(1)			20%(1)		
<i>Pepulospora immersa</i> Hotson	20%(1)		60%(1)				
<i>Penicillium aurantigriseum</i> Dierckx + <i>P. canescens</i> Sopp. + <i>P. citrinum</i> Thom + <i>P. commune</i> Thom + <i>P. daleae</i> Zaleski + <i>P. glabrum</i> (Wehmer) Westling + <i>P. janacewskii</i> Zaleski + <i>P. purpurascens</i> (Sopp) Biourge + <i>P. raistrickii</i> G. Sm. + <i>P. restrictum</i> J.C. Gilman & E.V. Abbott + <i>P. roseopurpureum</i> Dierckx + <i>P. simplicissimum</i> (Oudem.) Thom + <i>P. spinulosum</i> Thom + <i>P. thomii</i> Maire + <i>P. vinaceum</i> J.C. Gilman & E.V. Abbott + <i>Talaromyces variabilis</i> (Sopp) Samson, Yilmaz, Frisvad & Seifert	10-90%(9)	10-100%(14)	10-80%(8)	10-100%(6)	20-40%(3)	20-60%(3)	
<i>Phialocephala dimorphospora</i> W.B. Kendr. + <i>P. cf. fusca</i> W.B. Kendr.	10-50%(5)	40%(1)	20%(1)			20%(1)	
<i>Phialophora botuliformis</i> Cole & W.B. Kendr. + <i>P. bubakii</i> (Laxa) Schol-Schwarz + <i>P. legerbergii</i> (Melin & Nannf.) Conant + <i>Phialophora</i> sp.	10-100%(4)	40%(1)	40-60%(3)	10-20%(2)	20%(1)		
<i>Phoma eupyrena</i> Sacc. + <i>P. glomerata</i> (Corda) Wollenw. & Hochapfel + <i>P. minutella</i> Sacc. & Penz. + <i>Phoma</i> sp.	40%(1)	20-40%(2)	100%(1)	10-40%(2)			
<i>Rhinocladiella aquaspersa</i> (Borelli) Schell, McGinnis & Borelli + <i>R. atrocinereus</i> Nannf.	40%(1)	60-100%(2)			40%(1)		
<i>Sarocladium strictum</i> (W. Gams) Sumnerb.	40-100%(2)	10%(1)			100%(1)		
<i>Sclerotinia sclerotiorum</i> (Lib.) de Bary		30%(1)					
<i>Sydatium lignicola</i> Pesante	10-20%(2)	20-80%(2)			60%(1)		
<i>Sphaeropsis sapinea</i> (Fr.) Dyko & B. Sutton			10%(1)	10%(3)	20%(3)		
<i>Sydowia polyspora</i> (Bref. & Tave) E. Müll.	10-100%(6)	10-90%(10)	30-100%(6)	20-60%(7)	20-40%(2)	40-60%(3)	
<i>Torulomyces indicus</i> (S.B. Sakseena) M.H. Hashmi, W.B. Kendr. & E.B.G. Jones	10-50%(2)				20%(2)		
<i>Trichoderma atroviride</i> P. Karst. + <i>T. citrinoviride</i> Bissett + <i>T. harzianum</i> Rifai + <i>T. konigii</i> Oudem. + <i>T. longibrachiatum</i> Rifai + <i>T. polysporum</i> (Link) Rifai + <i>T. pubescens</i> Bissett + <i>T. viride</i> Pers.	10-70%(13)	10-100%(11)	10-100%(11)	10-60%(3)	20-80%(5)	40%(1)	50%(1)

Tabela ciąg dalszy

Takson Taxa	Pniaki Stumps		Gałęzie Branches		Konary Boughs		Stara kłoda Lying log
	Stare Old	Świeże Fresh	Stare Old	Świeże Fresh	Stare Old	Świeże Fresh	
Inne	20%(1)	40%(1)		10-100%(3)		40%(1)	
Other							
<i>Basidiomycota</i>							
<i>Coniophora puteana</i> (Schumach.) P. Karst.	10%(1)						
<i>Diplomitoporus florescens</i> (Bres.) Domański	10%(1)						
<i>Haerobasidium annosum</i> (Fr.) Bref.	50%()	50%()					
<i>Hypoboloma fasciculare</i> (Huds.) P. Kumm.	20%(1)	10%(1)					
<i>Peniophora pini</i> (Schleich.) Boidin			10%(1)		10%(1)		
<i>Phlebiopsis gigantea</i> (Fr.) Jülich	30-100%(2)	10-100%(8)	20%(1)	40-100%(2)		80%(1)	
<i>Resinicium bicolor</i> (Alb. & Schwein.) Parmasto					10%(1)		
<i>Stereum sanguinolentum</i> (Alb. & Schwein.) Fr.			30%(3)				
<i>Tremella</i> sp.			10%(1)				
<i>Trichaptum fuscocilicatum</i> (Ehrenb.) Ryvarden							
Inne; Other	10%(3)						
Niezarodnikujące Non-sporulating	10-30%(3)	10%(1)	20-100%(3)	30-80%(2)	100%(2)	40%(1)	
<i>Streptomyces</i> sp.	20%(1)	10-30%(3)	50-60%(2)	10%(1)	20%(2)		
Liczba gatunków na PDA Number of species on PDA	37	42	19	14	12	8	4
Liczba gatunków na SNA Number of species on SNA	49	34	32	19	26	6	6
Liczba prób zbadanych Number of examined samples	14	16	13	8	6	4	1
Średni stopień skolonizowania próby przez jeden gatunek grzyba (PDA) Average rate of colonization of sample by one species of fungi (PDA)	34,9	33,2	39,6	34,0	45,0	40,0	25,0
Średni stopień skolonizowania próby przez jeden gatunek grzyba (SNA) Average rate of colonization of sample by one species of fungi (SNA)	29,1	29,0	40,0	33,2	31,7	33,8	23,3

nigrum, *Lecythophora* spp., *Mariannaea elegans*, *Ophiostoma* + *Sporothrix* spp., *Penicillium* spp., *Phialocephala* spp., *Phialophora* spp., *Phlebiopsis gigantea*, *Phoma* spp., *Sarocladium strictum*, *Scytalidium lignicola*, *Sydowia polyspora*, *Trichoderma* spp. (głównie *T. harzianum* i *T. viride*) i *Umbelopsis* spp. Tylko na pniakach wystąpiły *Chaetosphaeria vermicularioides*, *Leptographium lundbergii*, *Monacrosporium bembicodes* i *Sclerotinia sclerotiorum*, a tylko na gałęziach *Absidia* spp. Tylko na „starym” drewnie wystąpiły *Dicranidion fragile*, *Exophiala jeanselmei*, *Gliocladium viride*, *Hormographiella verticillata*, *Metacordyceps chlamydosporia*, *Monacrosporium bembicodes*, *Mortierella* spp., *Myrmecridium schulzeri*, *Oidiodendron tenuissimum*, *Papulaspora immersa*, *Piptocephalis cylindrospora*, *Rhinoctadiella atrovirens* i *Torulomyces indicus*, a tylko na „świeżym” drewnie *Cylindrocarpon magnusianum*, *Hyalodendron* sp., *Mortierella* spp. i *Sclerotinia sclerotiorum*. Pniaki zasiedlane były częściej i silniej.

Preferencje pokarmowe (drewno „stare” versus „świeże”) stwierdzanych grzybów pozwalają zaklasyfikować *A. alternata*, *A. pullulans*, *C. magnusianum*, *Cladosporium* spp., *E. nigrum*, *Lewia infectoria*, *Ophiostoma* + *Sporothrix*, *Penicillium* spp., *P. gigantea*, *Phoma* spp., *S. sclerotiorum* i *S. polyspora* do gatunków pionierskich, a *Acremonium*, *Cadophora melinii*, *D. fragile*, *E. jeanselmei*, *G. viride*, *H. verticillata*, *L. hoffmannii*, *M. elegans*, *M. chlamydosporia*, *M. schulzeri*, *Mortierella* spp., *Paecilomyces* spp., *P. immersa*, *Phialocephala* spp., *Phialophora* spp., *R. atrovirens*, *S. strictum*, *T. indicus* i *Trichoderma* spp. do gatunków wtórnych [Niemelä i in. 1995; Holmer i in. 1997; Toljander i in. 2006]. Wśród gatunków wtórnych tylko pojedyncze, np. *Mortierella* spp. i *S. strictum*, należą do gatunków glebowych, co oznacza, że proces rozkładu „starego” drewna nie osiągnął jeszcze poziomu humifikacji.

Średni stopień skolonizowania próby przez jeden gatunek grzyba był wyższy na drewnie „starym” niż „świeżym” oraz wyższy na drewnie gałęzi i konarów niż pniaków. Różnice te nie były istotne statystycznie.

Dyskusja

Zamiarom pozostawiania martwego drewna w lasach gospodarczych powinny towarzyszyć wskazówki co do jego ilości oparte na udokumentowanych i publikowanych badaniach naukowych. Zalecenia takie precyzowane są rzadko i oparte są zazwyczaj na trosce o los pojedynczych gatunków ptaków lub owadów. Badania naukowe z zakresu mykologii wykonywane są sporadycznie i lokalnie.

Prezentowane badania pokazują, że drewno martwe na zrębie jest ogromnym rezerwuarem grzybów saproksylicznych i glebowych. Jest ważnym elementem ekosystemu, stwarzającym warunki rozwoju wielu mikroorganizmów. Warunkuje ono prawidłowe odnowienie lasu, szczególnie na siedliskach hydrogenicznym i górskich [Zielonka 2006].

Przewaga grzybów z gromad *Zygomycota* i *Ascomycota* wskazuje, że drewno „starych” i „świeżych” pniaków, gałęzi, konarów i leżaniny ulega głównie szaremu (pleśniowemu) rozkładowi, powodowanemu przez obie gromady. Stwierdzone gatunki grzybów są bardzo ekspansywne, odporne na stres i niewymagające pod względem pokarmowym – zadowolają się śladowymi ilościami substancji pokarmowych. Wymagają jednak odpowiednich warunków fizycznych: temperatury 5-35°C (optimum 18-27°C), wilgotności powietrza 50-100%, wilgotności drewna 20-80% (optimum 36-40%), odczynu w granicach pH 4-6 oraz stagnacji powietrza opóźniającej przesychanie drewna. Stwierdzone grzyby mają właściwości celulolityczne. Po zasiedleniu drewna rozkładają jego elementy i mineralizują związki chemiczne ulegające depolimeryzacji, utlenianiu i redukcji. Reakcje katalizowane są przez promieniowanie ultrafioletowe, którego naturalnym źródłem jest słońce. Początkowo grzybnia, zasiedlając komórki drewna, wykorzystuje łatwo dostępne substancje odżywcze znajdujące się wewnątrz nich (białka, skrobię, tłuszcze, cukry i związki mineralne). Po ich wyczerpaniu rozpoczyna się rozkład ścian komórkowych i rozpad drewna.

Biały rozkład drewna, uważany za najczęściej występujący w lesie, wywołwany był przez *D. flavescens* H. *annosum*, *H. fasciculare*, *P. pini*, *Ph. gigantea*, *R. bicolor*, *S. sanguinolentum* i *T. fuscosirolaceum*, które występowały częściej na drewnie „świeżym”, głównie na świeżych pniakach. Wśród *Basidiomycota* były gatunki wywołujące również brunatny rozkład drewna, tj. *C. puteana*. Jest on często spotykany na gatunkach iglastych.

Drewno „świeże”, zwłaszcza pniaków, było często i silnie zasiedlane przez grzyby siniznowe, m.in. *Ophiostoma* + *Sporothrix* spp. i *S. polyspora*. Kolonizują one drewno wczesne, ze względu na specyficzne wymagania wilgotnościowe (wilgotność drewna 25-90%). Powodują wgłębne przebarwienia, których większa wilgotność sprzyja dalszej kolonizacji drewna przez inne grzyby.

Phlebiopsis gigantea był najczęściej występującym reprezentantem *Basidiomycota*. Odgrywa on ważną rolę w rozkładzie drewna drzew iglastych na półkuli północnej [Kallio 1965; Greig 1976; Petäistö 1978; Eriksson i in. 1981; Rönnerberg i in. 2006; Łakomy i in. 2007]. Częstsze i bardziej obfite występowanie grzyba na drewnie świeżym (pniaków, gałęzi, konarów) potwierdza jego wysokie wymagania wilgotnościowe. Z punktu widzenia stopnia agresywności i właściwości korozyjnych należy on do mało szkodliwej grupy III, powodującej słaby powierzchniowy rozkład drewna. W warunkach lasu rozkład karpki w glebie trwa zwykle około 2 lat. Obecność tego grzyba na pniakach, gałęziach i konarach potwierdza jego wszechobecność i możliwość naturalnego rozprzestrzeniania przez zarodniki płciowe – basidiospory tworzone na owocniku i zarodniki bezpłciowe – artrokonidia powstałe przez fragmentację strzępek. Basidiospory mają wysoką energię kiełkowania i przenoszone są przez wiatr nawet na setki kilometrów [Rishbeth 1959]. Artrokonidia mogą być przenoszone przez owady [Hunt, Cobb 1982; Hsiau, Harrington 2003]. Drewno zasiedlane przez *Ph. gigantea* jest mniej chętnie kolonizowane przez gatunki pionierskie, m.in. *Cladosporium*, *Epicoccum* i *Phoma* spp., i jest chętniej kolonizowane przez *Penicillium* i *Trichoderma* spp. [Roy i in. 2003; Varese i in. 2003]. Generalnie jest to gatunek saprotroficzny, posiada jednak pewne znaczenie dla sadzonek iglastych na zrębie. Jest ono jednak nieoczywiste. Jak podają Asiegbu i in. [1996], grzyb ten może kolonizować i rozkładać niezdrewniałe korzenie świerka. Według Vasiliauskasa i in. [2007] na korzeniach sadzonek gatunków iglastych wytwarza mufkę sugerującą formowanie się ektomykoryzy.

Ubogie warunki agaru syntetycznego (SNA) sprzyjały zarodnikowaniu grzybów. W efekcie na SNA stwierdzano większą liczbę gatunków w próbie w porównaniu z PDA. Zastosowanie SNA pozwoliło wykazać, że drewno „stare” jest zasiedlane przez zdecydowanie większą liczbę gatunków grzybów w porównaniu z drewnem „świeżym”. Na drewnie „starym” pojawiały się gatunki wtórne korzystające ze związków powstałych z rozkładu drewna przez gatunki pionierskie lub z masy strzępek i metabolitów gatunków pionierskich.

Obserwowany wzrost liczby gatunków wtórnych i sukcesja grzybów w miarę przesychnienia drewna znajduje potwierdzenie w literaturze [Niemelä i in. 1995; Renvall 1995]. Sukcesja z pewnością często była zgodna ze schematem. Pierwsze pojawiały się pasożyty mogące przejść na saprotroficzny tryb życia, drugie i trzecie to saprotrofy wykorzystujące proste związki organiczne we wciąż świeżych tkankach (głównie *Ascomycota*) oraz rozkładające celulozę i ligninę (głównie *Basidiomycota*). Gatunki mogące rosnąć również w glebie pojawiły się jako ostatnie. Sukcesje na drewnie mogą być jednak mniej lub bardziej przypadkowe. U tych ostatnich określone gatunki wtórne pojawiają się po określonych gatunkach pionierskich [Niemelä i in. 1995].

Drewno „stare” zasiedlane przez większą liczbę gatunków grzybów pochodziło z co najmniej ubiegłorocznego cięcia i pozyskiwane było z powierzchni sąsiadującej ze zrębem. Okazuje się więc, że powierzchnie sąsiednie spełniają ważne funkcje biologiczne. Bogactwo gatunków i zagęszczenie osobników powodują, że są one rezerwuarem mikroorganizmów, w tym grzybów, również

gatunków rzadkich. Uczestniczą w utrzymaniu naturalnej odporności i stabilności ekosystemu leśnego.

Wyraźne różnice w stopniu zasiedlenia prób spowodowane były nierówną kolonizacją wszystkich komórek drewna. Do jednych strzępki wrastały często, inne komórki były omijane. Kolonizację często uniemożliwiają przeszkody fizyczne. Zależała ona z pewnością również od koncentracji substancji pokarmowych w komórkach i chemotropizmu strzępek.

Niektóre ze stwierdzanych grzybów, m.in. *Ophiostoma* spp., *Penicillium* spp., *Ph. gigantea*, *S. lignicola* i *Trichoderma* spp., są znanymi antagonistami *Armillaria* i *Heterobasidion* i będą zabezpieczały przed zasiedleniem drewna przez oba patogeny [Rishbeth 1951, 1952; Kallio, Hallaksela 1979; Holdenrieder 1984; Capretti, Mugnai 1989; Nicolotti, Varese 1996; Nicolotti i in. 1999; Varese i in. 1999, 2003; Berglund i in. 2005].

Drewno sosny posiada 4 klasę naturalnej odporności na grzyby (norma DIN EN 350-2). Stwierdzone grzyby powodują ubytek jego masy wynoszący 0,2-17,8% w ciągu 6 miesięcy [Witowski 2005; Fukasawa i in. 2011]. *Basidiomycota* rozkładają drewno bardziej intensywnie niż *Ascomycota* i *Zygomycota*. Ubytek masy zależy od stopnia rozkładu drewna i wilgotnościowych preferencji grzybów występujących w sukcesji, np. *Trichoderma* spp. woli drewno częściowo lub silnie rozłożone.

W warunkach Nadleśnictwa Jedwabno drewno, w zależności od stopnia rozdrobnienia, ulegnie całkowitemu rozkładowi w ciągu kilku-kilkunastu lat. Tyle będzie trwało wyeliminowanie go jako bazy pokarmowej dla *Armillaria* i *Heterobasidion*. Pozyskiwanie części biomasy pozostałej po zrębie nie spowoduje zubożenia mykobioty drewna. Obecność podobnej pod względem jakościowym mykobioty na/w drewnie w drzewostanach przylegających do powierzchni zrębowych świadczy, że będzie ono naturalnym rezerwuarem grzybów i będzie sprzyjało naturalnej kolonizacji pozostawionej na zrębie biomasy przez grzyby.

Podsumowanie

Właściwe gospodarowanie martwą materią organiczną w lesie jest jednym z zadań współczesnego leśnictwa wielofunkcyjnego. Rozkładające się drewno to ostoje i siedliska wielu gatunków grzybów. Pozostawianie w lesie martwego drewna na zrębie sprzyja ochronie różnorodności biologicznej oraz zachowaniu trwałości lasu i ciągłości jego funkcji. Bogactwo gatunków i zagęszczenie osobników powodują, że powierzchnie sąsiadujące ze zrębem są rezerwuarem grzybów, w tym gatunków rzadkich. Przyczyniają się one do zwiększenia naturalnej odporności i stabilności ekosystemu leśnego.

Literatura

- Asiegbu F. O., Daniel G., Johansson M. 1996. Cellular interaction between the saprotroph *Phlebiopsis gigantea* and non-suberized roots of *Picea abies*. *Mycological Research* 100: 409-417.
- Berglund M., Rönnerberg J., Holmer L., Stenlid J. 2005. Comparison of five strains of *Phlebiopsis gigantea* and two *Trichoderma* formulations for treatment against natural *Heterobasidion* spore infections on Norway spruce stumps. *Scandinavian Journal of Forest Research* 20: 12-17.
- Capretti P., Mugnai L. 1989. *In vitro* tests of antagonism against *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. *Phytopathologia Mediterranea* 28: 150-154.
- Czerepko J., Hilszczański J., Jabłoński M. 2014. Martwe drewno – żywy problem. *Studia i Materiały CEPL* 41: 35-45.
- Eriksson J., Hjortstam K., Ryvarden L. 1981. The *Corticaceae* of North Europe. Vol 6. *Phlebia-Sarvodontia*. *Fungiflora A/S*, Oslo, Norway. 1051-1276.
- Fukasawa Y., Osono T., Takeda H. 2011. Wood decomposing abilities of diverse lignicolous fungi on nondecayed and decayed beech wood. *Mycologia* 103 (3): 474-482.
- Greig B. J. W. 1976. Biological control of *Fomes annosus* by *Peniophora gigantea*. *European Journal of Forest Pathology* 6: 65-71.

- Holdenrieder O. 1984. Investigations on biological control of *Heterobasidion annosum* in Norway spruce (*Picea abies*) with antagonistic fungi. II. Interaction experiments in wood. *European Journal of Forest Pathology* 14: 17-32.
- Holmer L., Renvall P., Stenlid J. 1997. Selective replacement between species of wood-rotting basidiomycetes, a laboratory study. *Mycological Research* 101: 714-720.
- Hsiao P. T. W., Harrington T. C. 2003. Phylogenetics and adaptations of basidiomycetous fungi fed upon by bark beetles (*Coleoptera: Scolytidae*). *Symbiosis* 34: 111-132.
- Hunt R. S., Cobb F. W. Jr. 1982. Potential arthropod vectors and competing fungi of *Fomes annosus* in pine stumps. *Canadian Journal of Plant Pathology* 4: 247-253.
- Kallio T. 1965. Studies on the biology of distribution and possibilities to control *Fomes annosus* in southern Finland. *Acta Forestalia Fennica* 78: 1-21.
- Kallio T., Hallaksela A.-M. 1979. Biological control of *Heterobasidion annosum* (Fr.). Bref. (*Fomes annosus*) in Finland. *European Journal of Forest Pathology* 9: 298-308.
- Łakomy P., Wojtczak K., Frański H. 2007. *Phlebiopsis gigantea* survival after treatment and its natural stumps colonization. Program and Abstracts of the 12th International Conference on Root and Butt Rots. IUFRO Working Party 7.02.01. August 12-19. Berkeley. California and Medford. Oregon.
- Nicolotti G., Gonthier P., Varese G. C. 1999. Effectiveness of some biocontrol and chemical treatments against *Heterobasidion annosum* on Norway spruce stumps. *Forest Pathology* 29: 339-346.
- Nicolotti G., Varese G. C. 1996. Screening of antagonistic fungi against air-borne infection by *Heterobasidion annosum* on Norway spruce. *Forest Ecology and Management* 88: 249-257.
- Niemelä T., Renvall P., Penttilä R. 1995. Interactions of fungi at late stages of wood decomposition. *Annales Botanici Fennici* 32: 141-152.
- Persiani A. M., Audisio P., Lunghini D., Maggi O., Granito V. M., Biscaccianti A. B., Chiavetta U., Marchetti M. 2010. Linking taxonomical and functional biodiversity of saproxylic fungi and beetles in broad-leaved forests in southern Italy with varying management histories. *Plant Biosystems* 144 (1): 250-261.
- Petäistö R.-L. 1978. *Phlebia gigantea* and *Heterobasidion annosum* in pine stumps on cuttings area in Suomenniemi and Savitaipale. *Folia Forestalia* 373: 1-9.
- Renvall P. 1995. Community structure and dynamics of wood-rotting *Basidiomycetes* on decomposing conifer trunks in northern Finland. *Karstenia* 35: 1-51.
- Rishbeth J. 1951. Observations on the biology of *Fomes annosus*, with particular reference to East Anglian pine plantations. II. Spore production, stump infection, and saprophytic activity in stumps. *Annals of Botany* 15: 1-21.
- Rishbeth J. 1952. Control of *Fomes annosus*. *Fr. Forestry* 25: 41-50.
- Rishbeth J. 1959. Dispersal of *Fomes annosus* Fr. and *Peniophora gigantea* (Fr.) Masee. *Transactions of the British Mycological Society* 42: 243-260.
- Rönnerberg J., Petrylaite E., Nilsson G., Pratt J. 2006. Two studies to assess the risk to *Pinus sylvestris* from *Heterobasidion* spp. in southern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research* 21: 405-413.
- Roy G., Laflamme G., Bussières G., Dessureault M. 2003. Field tests on biological control of *Heterobasidion annosum* by *Phaeothea dimorphospora* in comparison with *Phlebiopsis gigantea*. *Forest Pathology* 33: 127-140.
- Stokland J. N., Siitonen J., Jonsson B. G. 2012. *Biodiversity in Dead Wood*. Cambridge University Press, The Edinburgh Building, Cambridge CB2 8RU, UK.
- Toljander Y., Lindahl B., Holmer L., Högberg N. 2006. Environmental fluctuations facilitate species co-existence and increase decomposition in communities of wood decay fungi. *Oecologia* 148: 625-631.
- Varese G. C., Buffa G., Luppi A. M., Gonthier P., Nicolotti G., Cellerino G. P. 1999. Effects of biological and chemical treatments against *Heterobasidion annosum* on the microfungual communities of *Picea abies* stumps. *Mycologia* 5: 747-755.
- Varese G. C., Gonthier P., Nicolotti G. 2003. Impact of biological and chemical treatments against *Heterobasidion annosum* on non-target micro-organisms. W: Laflamme G., Bérubé J. A., Bussières G. [red.]. *Root and Butt Rot of Forest Trees – Proceedings of the 10th International Conference on Root and Butt Rots*. IUFRO Working Party 7.02.01, Québec. Canada. September 16-22, 2001. Laurentian Forestry Centre. Quebec. Canada. 145-154.
- Vasilias R., Menkis A., Finlay R. D., Stenlid J. 2007. Wood-decay fungi in fine living roots of conifer seedlings. *New Phytologist* 174: 441-446.
- Wielkoobszarowa inwentaryzacja stanu lasów w Polsce. 2010. Wyniki za okres 2008-2012. BULiGL, Sękocin Stary.
- Witowski P. 2005. Zagrożenia drewna w zabytkach powodowane przez grzyby. Konferencja Krajowa „Potrzeby Konserwatorskie Obiektów Sakralnych na przykładzie makroregionu łódzkiego”, Łódź, 9-10 grudnia 2005 r.
- Zielonka T. 2006. When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement? *Journal of Vegetation Science* 17 (6): 739-746.