

IZABELA KAŁUCKA, ANDRZEJ M. JAGODZIŃSKI

Grzyby ektomykoryzowe w obiegu węgla w ekosystemach leśnych*

Ectomycorrhizal fungi and carbon dynamics in forest ecosystems

ABSTRACT

Kałużka I., Jagodziński A. M. 2013. Grzyby ektomykoryzowe w obiegu węgla w ekosystemach leśnych. Sylwan 157 (11): 817-830.

In boreal and temperate forests fungi play a particularly important role, since most trees form a symbiotic relationship with many species of ectomycorrhizal (ECM) fungi, providing them with assimilates in exchange for minerals. Mycorrhiza is considered one of the most significant factors affecting functioning of forest ecosystems, and in particular the processes of carbon cycling and storage. ECM fungi are involved both directly through carbon accumulation in the mycelial system, and indirectly through their influence on tree biomass production and organic matter decomposition. The amount of carbon transferred to ECM fungi usually varies from 10 to 25 or even 50% of the host's net photosynthesis, thus they are a group of organisms that significantly affect carbon flow into the soil. Most of that carbon is built into the mycelial system and its structures (fungal parts of ECM roots, extramatrical hyphae and rhizomorphs, sporocarps, etc.). Carbon allocation to the underground part of trees, and thus to ECM roots, changes with stand age and stand development phase. The biomass of active ECM roots and mycelium usually reaches its maximum in young stands, in the canopy closure phase; frequently, this is also true for the standing biomass of fruit bodies. A large share of ECM sporocarps in the forest carbon budget and high levels of ECM vegetative mycelium respiration are considered to be among the main pathways for the release of CO₂ from forest soil, indicating a significant role of ECM fungi in fast carbon flow via forest ecosystems. On the other hand, dead ECM fine roots and extramatrical mycelia are a very rich and important pool of sequestered carbon in the soil.

KEY WORDS

carbon sequestration, carbon flux, organic matter, soil carbon, NPP, ECM fungi, mycorrhiza, forest biomass

ADDRESSES

Izabela Kałużka ⁽¹⁾ – e-mail: ikalucka@biol.uni.lodz.pl

Andrzej M. Jagodziński ^(2,3) – e-mail: amj@man.poznan.pl

⁽¹⁾ Katedra Algologii i Mykologii; Uniwersytet Łódzki; ul. Banacha 12/16; 90-237 Łódź

⁽²⁾ Instytut Dendrologii PAN; ul. Parkowa 5; 62-035 Kórnik

⁽³⁾ Katedra Łowiectwa i Ochrony Lasu; Uniwersytet Przyrodniczy w Poznaniu; ul. Wojska Polskiego 71d; 60-625 Poznań

Wstęp

Integralnym ogniwem obiegu pierwiastków w ekosystemach lądowych są mikroorganizmy, a wśród nich grzyby [Dighton 1995]. W lasach strefy borealnej i umiarkowanej grzyby odgrywają szczególnie ważną rolę, większość drzew tworzy bowiem symbiozę z licznymi gatunkami grzybów ektomykoryzowych (ECM), przekazując im asymilaty w zamian za związki mineralne [Smith,

* Praca powstała w ramach projektu badawczego pt. „Bilans węgla w biomase drzew głównych gatunków lasotwórczych Polski” finansowanego przez Dyрекcję Generalną Lasów Państwowych w Warszawie (2007-2011) oraz przy współudziale środków z grantu MNiSW nr N N305 299640.

Read 2008], a rozkład ściółki i martwego drewna zachodzi przy znaczącym udziale grzybów saprotroficznych [Tanesaka i in. 1993; Boddy i in. 2008].

Mykoryza, czyli symbiotyczny związek grzybów z korzeniami roślin, jest zjawiskiem powszechnym: tworzy ją niemal 90% roślin występujących na Ziemi. Ma ona charakter mutualistyczny – roślina (fotobiont) dostarcza węgiel związany fotosyntetycznie, stanowiący źródło energii dla grzyba, a grzyb (mykobiont) znacząco zwiększa zaopatrzenie rośliny w pierwiastki biogenne, głównie azot (N) i fosfor (P), pobierane z gleby za pośrednictwem strzępek. Mykoryza zapewnia także roślinom lepsze zaopatrzenie w wodę, ochronę przed patogenami korzeniowymi oraz zwiększa możliwości adaptacyjne. Grzybnia łączy korzenie, tworząc wspólną podziemną sieć między roślinami, co modyfikuje ich wzajemne relacje oraz wpływa na strukturę i dynamikę zbiorowisk roślinnych [Smith, Read 2008].

Dla ekosystemów leśnych szczególne znaczenie mają grzyby ECM, tworzące symbiozę z około 8 tysiącami gatunków roślin, głównie z drzewami, m.in. z rodzin *Betulaceae*, *Pinaceae*, *Fagaceae* i *Salicaceae* [Taylor, Alexander 2005]. Liczbę grzybów tworzących związki ektomykoryzowe szacuje się na 8-10 tysięcy gatunków [Taylor, Alexander 2005; Rinaldi i in. 2008]. Są to głównie podstawczaki (*Basidiomycota*), wiele workowców (*Ascomycota*) i jeden rodzaj – *Endogone* – reprezentujący sprzężniaki (*Zygomycota*). Szacuje się, że jeden gatunek rośliny, w obrębie całego zasięgu geograficznego, może tworzyć związki symbiotyczne z tysiącami gatunków grzybów, a na korzeniach jednego drzewa lub w niewielkim jednogatunkowym drzewostanie mogą ich być dziesiątki [Bruns 1995]. Zwykle grzyby słabo wyspecjalizowane kolonizują większą część korzeni i stanowią grupę dominującą, natomiast pojedyncze korzenie drobne są zasiedlane przez mniejszą liczbę gatunków wyspecjalizowanych względem danego gatunku gospodarza [Horton, Bruns 1998]. U podstaw zróżnicowania stopnia specjalizacji grzybów co do fotobionta oraz zróżnicowania struktury i składu gatunkowego zbiorowisk grzybów ECM na korzeniach drzew leżą prawdopodobnie mechanizmy związane z różną alokacją węgla (różny nakład energetyczny) w konkretnych układach symbiontów oraz różne możliwości wykorzystania nieorganicznych i organicznych źródeł N i P przez różne gatunki grzybów [Abuzinadah, Read 1986; Molina i in. 1992; Gardes, Bruns 1996; Horton, Bruns 1998; Bruns i in. 2002].

Obok warunków klimatycznych, zróżnicowania gleb, zbiorowisk mikroorganizmów glebowych i roślinności, mykoryza należy do najważniejszych czynników wpływających na funkcjonowanie ekosystemów leśnych, w tym na procesy związane z krążeniem i magazynowaniem węgla [Read i in. 2004; Leake 2007]. Grzyby ECM uczestniczą w procesach wiązania węgla w glebie bezpośrednio poprzez jego akumulację w strzępkach oraz pośrednio poprzez wpływ na dekompozycję [Leake 2007]. Mykoryza należy też do związków najbardziej wrażliwych na zmiany antropogeniczne prowadzące do zaburzenia cykli biogeochemicznych, w tym węgla [Staddon i in. 2002] i azotu [Nilsson, Wallander 2003].

Mimo ogromnej różnorodności taksonomicznej po stronie mykobionta oraz różnic ewolucyjnych w czasie i warunkach powstawania związków symbiotycznych, w budowie korzeni ECM obserwuje się wyraźną konwergencję. Mykoryzy tworzą się na wierzchołkowych odcinkach korzeni drobnych (o średnicy <1 mm), zwykle na korzeniach bocznych, które tracą włósniki, ulegają rozgałęzieniu, skróceniu i pogrubieniu. Charakteryzują się one obecnością trzech stałych elementów strukturalnych [Smith, Read 2008]:

- a. grzybnia tworząca mufkę na powierzchni korzenia,
- b. grzybnia wrastająca z mufki do wnętrza korzenia, tworząca tzw. sieć Hartiga pomiędzy komórkami epidermy i kory pierwotnej,

c. grzybnia ekstramatrykalna (zewnątrzkorzeniowa) wyrastająca z muffki na zewnątrz korzenia, penetrująca glebę, tworząca ryzomorfy (sznury grzybniowe) i owocniki.

Wpływ grzybów ektomykoryzowych na produkcję pierwotną

Niska dostępność nutrientów, zwłaszcza N i P, jest charakterystyczną cechą lasów borealnych i strefy umiarkowanej, a funkcjonowanie drzew zależy od zaopatrzenia w składniki pokarmowe poprzez symbiotyczne grzyby ECM [Read 1991]. Około 75% pobieranego rocznie P i do 80% N jest dostarczane przez grzyby mykoryzowe [Simard i in. 2002; Hobbie, Hobbie 2006; van der Heijden i in. 2008]. Badania eksperymentalne skutków kolonizacji korzeni drzew przez grzyby ECM wykazują znaczący wzrost zaopatrzenia w pierwiastki biogenne, większy przyrost biomasy pędów i korzeni, zwiększenie liczby korzeni drobnych oraz zawartości nutrientów w tkankach roślin mykoryzowych w stosunku do niemykoryzowych, zwłaszcza w warunkach niedoboru dostępnego dla roślin N i P lub przy ich suboptymalnych dawkach [Jones i in. 1991, 1998]. Pozytywny wpływ kolonizacji mykoryzowej na wzrost i produktywność drzew wykazano także w szkółkach i plantacjach, szczególnie na terenach trudnych do zalesienia [Brundrett i in. 2005; Chen i in. 2006; Rincón i in. 2007; Quoreshi i in. 2008; Oliveira i in. 2012]. Badania potwierdzają także rolę grzybów ECM w zmniejszaniu stresu związanego z niedoborem wody [Marjanovic i in. 2005a, b].

Zarówno poprawa zaopatrzenia roślin w składniki pokarmowe przez grzyby ECM i wzrost zawartości N i P w tkankach liści [Nara 2003], jak również sama kolonizacja korzeni przez grzyby ECM i powstanie „siły ssącej” w stosunku do asymilatów [Dosskey i in. 1990] powodują zwiększenie natężenia fotosyntezy, a w konsekwencji większą produkcję i wzrost możliwości alokacji węgla do korzeni ECM. Zapotrzebowanie korzeni ECM na węglowodany może być jednak tak wysokie, że wzrost asymilacji CO₂ związany z kolonizacją ektomykoryzową nie musi skutkować zwiększonym przyrostem biomasy pędów. W układzie mykoryzowym *Betula pendula* – *Paxillus involutus*, mimo o 29% wyższej asymilacji CO₂ netto w przeliczeniu na suchą masę w porównaniu do roślin niemykoryzowych, rośliny mykoryzowe charakteryzowały się słabszym wzrostem [Wright i in. 2000].

Silniejszy wzrost nie jest też jedyną korzyścią, jaką daje roślinie mykoryza. Utrzymywanie na korzeniach różnorodnych zbiorowisk grzybów ECM ma pozytywny wpływ również ze względu na ochronę przed patogenami korzeniowymi czy metalami ciężkimi, a także korzystne oddziaływanie na zbiorowiska mikroorganizmów ryzosfery itd. Coraz częściej mówi się też o istnieniu mechanizmów, które umożliwiają roślinom alokowanie większej ilości węgla do tych mykobiontów, które zapewniają im większe korzyści [Rosling i in. 2004; Bever i in. 2009; Nehls i in. 2010; Selosse, Rousset 2011].

Przeływ węgla między fotobiontem i mykobiontem

Grzyby ECM mogą w sposób saprotroficzny korzystać ze związków organicznych zawartych w glebie czy ściółce jako źródła węgla [Talbot i in. 2008; Cullings, Courty 2009], lecz w warunkach naturalnych zapotrzebowanie na ten pierwiastek pokrywają niemal całkowicie na drodze symbiozy z rośliną-gospodarzem [Treseder i in. 2006; Smith, Read 2008]. Związki przekazywane przez roślinę są wykorzystywane nie tylko na zaspokojenie potrzeb samego mykobionta. Respiracja korzeni ECM jest wyższa w przeliczeniu na 1 g suchej masy niż korzeni niemykoryzowych [Harley, Smith 1983]. Szczegółowy opis mechanizmów przekazywania związków węgla i ich metabolizmu w strefie kontaktu komórek korzenia rośliny i strzępek sieci Hartiga należącej do grzyba ECM według obecnego stanu wiedzy znajduje się m.in. w pracach Smith

i Reada [2008] oraz Nehlsa i in. [2010]. Głównym źródłem C przekazywanym grzybowi przez roślinę w strefie kontaktu komórek korzenia i sieci Hartiga są heksozy (glukoza i fruktoza) powstające po hydrolizie sacharozy wydzielanej przez komórki korzenia do przestrzeni wspólnego, zespolonego apoplastu. Sacharoza ta jest rozkładana w przypadku większości ektomykoryz tworzonych przez podstawczaki przy pomocy inwertaz pochodzenia roślinnego. Mykobiont aktywnie pobiera z przestrzeni apoplastu przede wszystkim glukozę, której część wykorzystuje na potrzeby bieżącego metabolizmu (fosforylacja, produkcja NADPH i ATP, biosynteza aminokwasów), a z pozostałej części natychmiast syntetyzuje w dużych ilościach glikogen i w nieco mniejszych trehalozę, uniemożliwiając „cofanie się” cukrów i zapewniając kontrolę ich przepływu. Pobierana w mniejszej ilości fruktoza zamieniana jest w mannitol. Trehaloza i mannitol, jako związki bardziej mobilne niż glikogen, są prawdopodobnie wykorzystywane w długodystansowym transporcie do zaopatrywania strzępek ektrametrykalnych rosnących w glebie. Fruktoza, która wydaje się gromadzić w większej ilości w przestrzeni apoplastu, prawdopodobnie pełni ważne funkcje regulacyjne.

Poprzez wspólny apoplast możliwe jest także przekazywanie węgla od grzyba do rośliny w postaci szkieletu węglowego aminokwasów będących formą transportowanego z grzyba do rośliny azotu [Smith, Read 2008]. Węgiel ten może być zarówno pochodzenia zewnętrznego, pobrany przez grzyb w procesie pozyskiwania organicznych form N z gleby, jak również może pochodzić od rośliny-gospodarza, jeśli został wykorzystany np. do syntezy glutaminy lub glutaminianu z nieorganicznych form N pobranych z gleby i przekazany dalej roślinie. W eksperymencie z siewkami *Betula pendula* zaopatrywanymi w N wyłącznie w formie organicznej za pośrednictwem grzyba ECM wykazano, że aż 8% C w roślinie może pochodzić od mykobionta [Abuzinadah, Read 1989].

Alokacja węgla w strukturach mykobionta

Grzyby ECM są zaopatrywane w węgiel głównie z bieżącej produkcji fotosyntetycznej [Högberg i in. 2001; Heinonsalo i in. 2004]. W warunkach „głodowych” mogą także korzystać z węglowodanów zapasowych zgromadzonych w korzeniach [Druebert i in. 2009]. Może to mieć szczególne znaczenie w czasie, gdy fotosynteza jest ograniczona lub nie zachodzi, np. późną jesienią lub wczesną wiosną w lasach liściastych [Nehls i in. 2010].

Ilość zasymilowanego węgla przekazywana grzybom ECM w ekosystemach leśnych waha się zwykle między 10-25 a nawet 50% produktów fotosyntezy netto [Simard i in. 2002; Hobbie 2006], co wskazuje na potencjalnie duży wpływ tej grupy organizmów na przepływ węgla do środowiska glebowego oraz w konsekwencji na jego sekwestrację w glebie.

W warunkach laboratoryjnych wykazano, że ilość fotosyntetycznie związanego ^{14}C alokowana do korzeni mykoryzowych w porównaniu do korzeni niemykoryzowych może być wielokrotnie większa [Bevege i in. 1975; Reid i in. 1983; Cairney i in. 1989; Rygielwicz, Anderson 1994; Durall i in. 1994; Wu i in. 2002], przy czym alokacja jest najbardziej intensywna bezpośrednio po kolonizacji mykoryzowej i utworzeniu mykoryzy, a następnie stopniowo ustaje po około 90 dniach. Siewki *Pinus ponderosa* wykorzystujące do asymilacji przez 72 h $^{14}\text{CO}_2$ zatrzymywały około 40% ^{14}C w pędach, a jego alokacja do korzeni była o 23% wyższa w siewkach skolonizowanych przez grzyb, przy czym przyrost suchej masy korzeni był podobny, a różnica wynikała z respiracji korzeni ECM i grzybni ektrametrykalnej [Rygielwicz, Anderson 1994].

Wkrótce po przekazaniu do korzeni ECM, nawet 29% węgla asymilowanego przez roślinę netto może zostać przetransportowane do grzybni ektrametrykalnej [Rygielwicz, Anderson 1994], przy czym największa jego część jest alokowana do dystalnych części aktywnych,

rosnących i często wachlarzowato rozgałęziających się strzępek tworzących wspólnie 'mycelial front' oraz do tych fragmentów grzybni, które kolonizują miejsca gleby bogatsze w nutryenty [Wu i in. 2002; Heinonsalo i in. 2004; Rosling i in. 2004].

Przestrzenny wymiar transportu węgla za pośrednictwem grzybni ekstramatrykalnej w zbiorowiskach leśnych jest dotychczas nieznanym, głównie z powodu trudności metodycznych [Cairney 2012]. Badania laboratoryjne potwierdzają przepływ C poprzez grzybnię ECM w skali centymetrów [Wu i in. 2001, 2002]. Z obserwacji owocników i studiów populacyjnych wynika, że jednolita genetycznie grzybnia może osiągać rozmiary nawet kilkudziesięciu metrów [Dahlberg, Stenlid 1990; Anderson i in. 1998; Sawyer i in. 1999; Dunham i in. 2003] i łączyć ze sobą korzenie wielu drzew [Beiler i in. 2010]. Z drugiej strony, może ona być przynajmniej miejscami nieciągła na skutek miejscowych zaburzeń, zgryzania przez zwierzęta lub zaniku protoplastu w starszych strzępkach [North i in. 1997; Cairney 2005; Teste i in. 2010]. Rozległe systemy grzybni ekstramatrykalnej mogą składać się z wielu stref, które w kontekście zaopatrzenia w fotosyntetyczny C funkcjonują oddzielnie [Cairney 2012].

Biomasa struktur ektomykoryzowych

Większość C otrzymanego od fotobionta grzyby ECM wbudowują w strzępki. Biomasa grzybni w korzeniach ECM (wierzchołki mykoryzowe) wynosi, w zależności od proporcji mufka/korzeń (2-40%), około 20-10 000 kg/ha [Cairney 2012]. Badania wykonane w borze sosnowo-świerkowym z wykorzystaniem metod izotopowych [Wallander i in. 2001], jak i w lesie bukowym metodami molekularnymi [Kjøller 2006] wskazują, że ponad 80% strzępek grzybów przerastających glebę to strzępki grzybów ECM. Grzybnia ECM, rozwijająca się głównie w powierzchniowych warstwach gleby [Wallander i in. 2004; Göransson i in. 2006], dominuje w biomasy grzybów zasiedlających glebę leśną, a korzenie ECM (korzeń i mufka grzybniowa) i grzybnia ekstramatrykalna odpowiadają za znaczącą część jej respiracji.

Eksperymenty, podczas których odcinano dopływ asymilatów do korzeni ('girdling'), wykazały, że udział ekstramatrykalnej grzybni ECM w biomasy mikroorganizmów glebowych w lesie borealnym z dominacją sosny wynosi co najmniej 32%, a grzybnia ECM wraz z korzeniami mykoryzowymi odpowiada za przynajmniej 50% respiracji gleby i za połowę rozpuszczalnych związków organicznych obecnych w glebie [Högberg i in. 2001; Högberg, Högberg 2002]. W próbach gleby pochodzących z drzewostanów świerkowych i świerkowo-dębowych inkubowanych przez 5 tygodni Bååth i in. [2004] wykazali ubytek biomasy grzybów o 47-84%, przypisywany głównie zamieraniu grzybni ECM odciętej od zaopatrzenia w asymilaty. Długość aktywnych strzępek ekstramatrykalnych w poziomie Ofh w borach sosnowych Szwecji ocenia się na 100-700 m/g gleby [Söderström 1979]. Produkcja ekstramatrykalnej grzybni ECM w borze świerkowym i świerkowo-dębowym w Szwecji, oszacowana przez Wallandera i in. [2004] w eksperymencie polegającym na czasowym (12 miesięcy) umieszczeniu w glebie woreczków z piaskiem, do których grzybnia ta (ale nie korzenie) mogła swobodnie wrosnąć, wynosiła 420-590 kg s.m. ha⁻¹ rok⁻¹. Badania przeprowadzone w borze sosnowym i świerkowym [Wallander i in. 2001] pozwoliły ocenić roczną produkcję grzybni ekstramatrykalnej na 125-200 kg ha⁻¹, która stwarza potencjalnie powierzchnię absorpcyjną 70-112 m² m⁻² powierzchni lasu. Przyjmując, że biomasa grzybni ECM zawiera około 50% C [Wallander i in. 2001], grzybnia ekstramatrykalna odpowiada za około 50-300 kg C ha⁻¹. Łączną biomasy grzybni ekstramatrykalnej i grzybni mufek na korzeniach ECM w organicznej warstwie gleby obliczono na 700-900 kg ha⁻¹. Biorąc pod uwagę, że na tym samym terenie wcześniej oszacowano biomasy grzybni korzeni ECM na 150 kg ha⁻¹ [Kårén, Nylund 1997], obliczono, że około 80% biomasy grzybów ECM stanowi grzybnia ekstramatrykalna. W miejscach szcze-

gólnie intensywnej proliferacji grzybni mykoryzowej ('mat-forming ECM') jej biomasa może sięgać nawet 8000 kg ha⁻¹ [Ingham i in. 1991]. Obliczenia biomasy ekstramatrykalnej grzybni ECM oparte na metodzie przerastania woreczków z piaskiem mogą być traktowane jako konserwatywne, gdyż badania porównawcze z wykorzystaniem woreczków zawierających glebę leśną wykazały około 300% wyższą produkcję strzępek w naturalnym podłożu [Hendricks i in. 2006]. Wzrost i biomasa grzybni ECM zależą od warunków edaficznych, takich jak zasobność gleby w nutryenty, temperatura, wilgotność; podlegają też znacznemu ograniczeniu pod wpływem nawożenia mineralnego [Sims i in. 2007; Wallander i in. 2011]. Badania z wykorzystaniem $\delta^{13}\text{C}$ wskazują, że dopływ węgla do gleby poprzez ektomykoryzową grzybnię ekstramatrykalną w uprawach *Picea abies* wynosi rocznie 0,3-1,1 t ha⁻¹ [Wallander i in. 2011].

Większość grzybów ECM prócz grzybni wegetatywnej produkuje także owocniki. Produkcja ta silnie zależy od wielu czynników biotycznych i abiotycznych, jak również jest trudna do oszacowania ze względów metodycznych [Vogt i in. 1992], ale ocenia się ją na kilka do nawet kilkuset kg s.m. ha⁻¹ rok⁻¹ [Vogt i in. 1982; Dahlberg i in. 1997; Sims i in. 2007; de la Varga i in. 2012]. Wytwarzanie owocników jest zależne od natężenia fotosyntezy i bieżącego dopływu asymilatów [Lamhamedi i in. 1994; Nara i in. 2003; Teramoto i in. 2012], jego odcięcie lub ograniczenie drastycznie hamuje produkcję owocników. Niektóre gatunki ECM wytwarzają sklerocja – produkcja sklerocjów *Cenococcum geophilum* w 180-letnim drzewostanie *Abies amabilis* może sięgać 2700 kg ha⁻¹ rok⁻¹ [Vogt i in. 1982].

W borealnym lesie iglastym największy przyrost biomasy grzybni ekstramatrykalnej w ciągu sezonu wegetacyjnego obserwowano na jesieni [Wallander i in. 2001], równoległe z największym przyrostem korzeni drobnych [Stober i in. 2000] oraz wzmożoną produkcją owocników grzybów ECM. Absorpcja fosforu przez korzenie mykoryzowe również wykazuje znaczące różnice w ciągu sezonu, osiągając wartości maksymalne w sierpniu [Langlois, Fortin 1984]. Może to wskazywać na sezonowość alokacji węgla do korzeni mykoryzowych w warunkach naturalnych, choć mechanizmy podziału asymilatów w czasie i na różne potrzeby rośliny i jej symbiotycznych grzybów nie są znane [Smith, Read 2008].

Alokacja węgla do podziemnych części drzew, a co za tym idzie do korzeni ECM i grzybni ekstramatrykalnej, zmienia się również wraz z wiekiem drzewostanów i rozwojem sukcesyjnym zbiorowisk leśnych. Biomasa aktywnych korzeni drobnych osiąga zwykle maksimum w drzewostanach młodych (8-20-letnich), w fazie zwierania się koron drzew [King i in. 2007; Jagodziński, Kałucka 2010, 2011]. Wzrost korzeni drobnych jest pozytywnie skorelowany ze wzrostem grzybni ECM [Majdi i in. 2008], a produkcja grzybni ECM osiąga maksymalną wartość w drzewostanach 10-20-letnich, w okresie zwierania się koron drzew [Wallander i in. 2010]. W okresie zwierania się koron również indeks powierzchni liściowej jest największy [Simard i in. 2002; Jagodziński, Kałucka 2008], co wiąże się z natężeniem procesów fotosyntezy i wysokim zapotrzebowaniem na nutryenty. W tym okresie produkcja owocników grzybów ECM może osiągać maksimum [Hintikka 1988; Jansen 1991; Kałucka 2009], chociaż notowano też brak takiej zależności [Bonet i in. 2004].

Duży udział owocników grzybów ECM w budżecie węgla zbiorowisk leśnych, krótki okres ich trwałości (kilka dni-tygodni; Hobbie i in. [2002]) i wysoki poziom respiracji grzybni wegetatywnej ECM (56-65% respiracji gleby; Högberg i in. [2001]; Bhupinderpal i in. [2003]) uważanej za jedną z głównych przyczyn uwalniania CO₂ z gleby leśnej [Högberg, Read 2006], wskazują na znaczącą rolę grzybów ECM jako składnika biocenozy leśnych w szybkim przepływie C przez ekosystem, szacowanym na około 15% CO₂ asymilowanego przez drzewa [Smith, Read 2008]. Udział respiracji grzybni ECM w całkowitym uwalnianiu CO₂ z gleby w warunkach

naturalnych wynosi 12-15%, a nawet 25-35% [Fahey i in. 2005; Heinemeyer i in. 2007; Hasselquist i in. 2010]. Znacząca biomasa grzybni ekstrapatrykalnej i mufek mykoryzowych w glebie oraz duża trwałość korzeni ECM i niektórych struktur produkowanych przez grzyby ECM stanowią znaczący wkład do długookresowych przemian i retencji węgla w glebie [Treseder, Allen 2000]. Grzybnia może też stanowić atrakcyjny pokarm dla licznych zwierząt; wykazano, że zgryzanie przez bezkręgowce może stanowić istotny czynnik zaburzający przepływ węgla [Johnson i in. 2005; Pollierer i in. 2007].

Korzenie i struktury ECM jako źródło materii organicznej w glebie

Korzenie ECM oraz grzybnia ekstrapatrykalna stanowią po ich śmierci niezwykle obfite i ważne dla bilansu węgla źródło materii organicznej w glebie. Długość życia korzeni ECM należy rozpatrywać w dwóch aspektach zależnych od skali: funkcjonowania powierzchni wymiany substancji między foto- i mykobiontem na poziomie komórkowym oraz trwałości korzeni mykoryzowych jako całości [Smith, Read 2008]. Badania ultrastruktury wierzchołków ECM świerka skolonizowanych przez grzyby *Tylospora fibrillosa* i *Paxillus involutus* wykazały aktywność powierzchni kontaktu między symbiontami na poziomie kilku dni, przy czym starzejące się i zamierające proksymalnie położone komórki kory pierwotnej były sukcesywnie zastępowane przez nowe, wytwarzane dystalnie przez merystem wierzchołkowy, a cały wierzchołek zachowywał aktywność fizjologiczną nawet do 85 dni [Downes i in. 1992]. Często obserwuje się zjawisko nawet kilkukrotnego wznawiania aktywności merystemu i wzrostu wierzchołka korzenia po czasowej przerwie, a wraz z nim odradzania się mykoryzy. Badania z zastosowaniem metod znakowania ^{13}C oraz odczytywania śladów ^{14}C ('bomb-carbon' pozostały po próbach nuklearnych z lat 60.) potwierdzają 3-4-letni, a nawet 18-letni czas trwania korzeni drobnych drzew [Andrews i in. 1999; Gaudinski 2000, 2001; Matamala i in. 2003]. Większość badań wskazuje na pozostawianie mykoryz w glebie przez kilka miesięcy do kilku lat [Cairney 2012].

Stopień sekwestracji węgla pochodzącego z korzeni ECM w glebie zależy w dużym stopniu od składu, struktury i trwałości związków organicznych produkowanych przez grzybnię ECM. Wiele z nich jest wydzielanych przez strzępki do gleby, jak cukry, aminokwasy, peptydy, białka, pigmenty [Jones i in. 2004; Johansson i in. 2008, 2009]. Wiele gatunków, szczególnie w lasach borealnych w warunkach suchego lata, może wytwarzać znaczne ilości niskocząsteczkowych kwasów organicznych (takich jak kwas szczawiowy, cytrynowy i malonowy) pełniących ważną rolę w mobilizacji nutrientów z gleby. Powstający szczawian wapnia może odkładać się w dużych ilościach na strzępkach grzybni i ryzomorfach [Wallander i in. 2002], powodując wzrost ich trwałości. Ryzomorfy wielu gatunków grzybów ECM wykazują silną hydrofobowość i zdolność do funkcjonowania w glebie przez wiele miesięcy [Agerer 2006; Pritchard i in. 2008]. Szczególnie trwałe są struktury zmelanizowane, rozkładające się bardzo powoli – nawet w czasie geologicznym, jak strzępki i sklerocja wytwarzane przez *Cenococcum geophilum* [Watanabe i in. 2007; Scott i in. 2010; Benedict 2011].

Wiele gatunków grzybów ECM wytwarza melaninę, związki polifenolowe oraz toksyny jako związki chroniące przed zgryzaniem przez zwierzęta, co również ma wpływ na długość życia grzybni oraz tempo jej rozkładu [Klironomos, Hart 2001]. Mimo znacznie wyższej zawartości związków N w korzeniach ECM, które teoretycznie powinny przyspieszać ich rozkład, wykazano, że tempo rozkładu korzeni *Pinus edulis* skolonizowanych przez grzyby mykoryzowe było o $\frac{1}{3}$ niższe niż korzeni niemykoryzowych, co znacznie zwiększa ilość węgla związanego w glebie i może stanowić jeden z mechanizmów stabilizowania materii organicznej [Langley,

Hungate 2003; Langley i in. 2006]. Koide i in. [2011] wykazali jednak, że kolonizacja korzeni *Pinus resinosa* przez niektóre grzyby ECM może przyspieszać ich rozkład lub nie ma na ten proces istotnego wpływu.

Pośredni wpływ grzybów ektomykoryzowych na pulę węgla w glebie leśnej

Grzyby ECM, chociaż nie korzystają ze ściółki i produktów jej rozkładu jako źródła C, dzięki możliwości wytwarzania rozmaitych enzymów hydrolitycznych, proteaz, chitynaz i glukanaz mają zdolność rozkładu szerokiej gamy związków organicznych zawartych w glebie i ściółce [Nehls i in. 2010] i wykorzystywania ich jako źródła N i P [Read 1991; Perez-Moreno, Read 2000]. Mogą zatem wpływać na tempo procesów dekompozycji i ich efekt poprzez produkcję enzymów oraz oddziaływania konkurencyjne w stosunku do glebowych organizmów saprotroficznych [Gadgil, Gadgil 1971; Leake i in. 2002]. Jak podsumował Leake [2007], poprzez intensywne i wybiórcze [Perez-Moreno, Read 2000; Nilsson, Wallander 2003; Donnelly i in. 2004] wykorzystanie zawartych w ściółce organicznych związków N, takich jak aminokwasy i białka, grzyby ECM mogą znacznie „skracać” procesy amonifikacji i nityfikacji, czego skutkiem jest ograniczenie mineralizacji i uwalniania nieorganicznych związków N do gleby [Leake i in. 2004; Orwin i in. 2011]. Grzyby te mają jednocześnie ograniczoną zdolność rozkładu związków ligno-celulozowych i humusowych, przez co ich aktywność prowadzi do znacznego wzrostu stosunku C:N i C:P w glebie leśnej i stabilizacji materii organicznej [Bending, Read 1995]. Mechanizm ten wpływa też ograniczająco na zbiorowiska saprotrofów glebowych poprzez zmniejszenie dostępności limitujących nutrientów mineralnych, co w rezultacie prowadzi do dalszego osłabienia tempa rozkładu ściółki [Read i in. 2004]. Z drugiej strony, rozkład szczególnie trwałych związków organicznych, takich jak np. kompleksy białkowo-fenolowe przez saprotrofy, umożliwia grzybom ECM dalsze wykorzystanie produktów rozkładu jako źródła N [Wu i in. 2003]. Grzybnia ECM przerasta przede wszystkim silnie rozdrobnioną i wstępnie rozłożoną ściółkę w niższych poziomach organicznych gleby [Lindahl i in. 2007]. Przedmiotem konkurencji między grzybami ECM i saprotrofami może być również woda, której intensywne pobieranie przez strzępki ekstramatrykalne (zaspokajające też potrzeby drzew-gospodarzy) prowadzi do spowolnienia procesów dekompozycji [Koide, Wu 2003].

Podsumowanie

Grzyby ektomykoryzowe odgrywają bardzo ważną rolę w ekosystemach leśnych nie tylko poprzez zaopatrzenie drzew w związki mineralne i wodę, ochronę przed patogenami korzeniowymi i wzrost możliwości adaptacyjnych. Pełnią kluczową funkcję w obiegu węgla w ekosystemach leśnych i uważane są za jeden z głównych wektorów przepływu węgla z biomasy nadziemnej do środowiska glebowego. Grzyby mykoryzowe wykorzystują 10-25, a nawet 50% węgla asymilowanego przez drzewa w procesie fotosyntezy netto, akumulując go w biomasie swoich strzępek i tworzonych przez nie struktur. Poprzez wpływ na produkcję pierwotną i kondycję drzew wpływają na akumulację węgla w drzewostanie. Wysoki poziom respiracji korzeni mykoryzowych i grzybni ekstramatrykalnej, stanowiący ponad połowę respiracji gleby w środowisku leśnym, a także znacząca produkcja nietrwałych owocników przez grzyby ektomykoryzowe powodują szybki przepływ węgla przez ekosystem. Jako reducenty uczestniczą bezpośrednio i pośrednio w procesie dekompozycji martwej materii organicznej. Jednocześnie wierzchołki korzeni drobnych wraz z mufkami oraz grzybnia ekstramatrykalna same stanowią po ich śmierci niezwykle obfite i ważne dla bilansu węgla źródło materii organicznej w glebie.

Literatura

- Abuzinadah R. A., Read D. J. 1986. The role of proteins in the nitrogen nutrition of ectomycorrhizal plants. III. Protein utilization by *Betula*, *Picea* and *Pinus* in mycorrhizal association with *Hebeloma crustuliniforme*. *New Phytologist* 103: 507-514.
- Abuzinadah R. A., Read D. J. 1989. Carbon transfer associated with assimilation of organic nitrogen sources by silver birch *Betula pendula* Roth. *Trees* 3: 17-23.
- Agerer R. 2006. Fungal relationships and structural identity of their ectomycorrhizae. *Mycological Progress* 5: 67-107.
- Anderson I. C., Chambers S. M., Cairney J. W. G. 1998. Use of molecular methods to estimate the size and distribution of mycelial individuals of the ectomycorrhizal basidiomycete *Pisolithus tinctorius*. *Mycological Research* 102: 295-300.
- Andrews J. A., Harrison K. G., Matamala R., Schlesinger W. H. 1999. Separation of root respiration from total soil respiration using carbon-13 labeling during Free-Air Carbon Dioxide Enrichment (FACE). *Soil Science Society of America Journal* 63: 1429-1435.
- Bååth E., Nilsson L.-O., Goransson H., Wallander H. 2004. Can the extent of degradation of soil fungal mycelium during soil incubation be used to estimate ectomycorrhizal biomass in soil? *Soil Biology and Biochemistry* 36: 2105-2109.
- Beiler K. J., Durall D. M., Simard S. W., Maxwell S. A., Kretzer A. M. 2010. Architecture of the wood-wide web: *Rhizopogon* spp. genets link multiple Douglas-fir cohorts. *New Phytologist* 185: 543-553.
- Bending G. D., Read D. J. 1995. The structure and function of the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants. V. The foraging behavior of ectomycorrhizal mycelium and the translocation of nutrients from exploited litter. *New Phytologist* 130: 401-409.
- Benedict J. B. 2011. Sclerotia as indicators of mid-Holocene tree-limit altitude, Colorado Front Range, USA. *The Holocene* 21: 1021-1023.
- Bevege D. I., Bowen G. D., Skinner M. F. 1975. Comparative carbohydrate physiology of ecto- and endomycorrhizas. W: Sanders F. E., Mosse B., Tinker P. B. [red.]. *Endomycorrhizas*. Academic Press, New York. 149-174.
- Bever J. D., Richardson S. C., Lawrence B. M., Holmes J., Watson M. 2009. Preferential allocation to beneficial symbiont with spatial structure maintains mycorrhizal mycelium. *Ecology Letters* 12: 13-21.
- Bhupinderpal S., Nordgren A., Lofvenius N. O., Högberg M. N., Mellander P. E., Högberg P. 2003. Tree root and soil heterotrophic respiration as revealed by girdling of boreal Scots pine forest: extending observations beyond the first year. *Plant Cell and Environment* 26: 1287-1296.
- Boddy L., Frankland J. C., van West P. [red.]. 2008. *Ecology of Saprotrophic Basidiomycetes*. British Mycological Society Symposia Series 28.
- Bonet J., Fischer C., Collinas C. 2004. The relationship between forest age and aspect on the production of sporocarps of ectomycorrhizal fungi in *Pinus sylvestris* forest of the central Pyrenees. *Forest Ecology and Management* 203: 157-175.
- Brundrett M., Malajczuk N., Mingquin G., Daping X., Snelling S., Dell B. 2005. Nursery inoculation of *Eucalyptus* seedlings in Western Australia and southern China using spores and mycelial inoculum of diverse ectomycorrhizal fungi from different climatic regions. *Forest Ecology and Management* 209: 193-205.
- Bruns T. D. 1995. Thoughts on the processes that maintain local species diversity of ectomycorrhizal fungi. *Plant and Soil* 170: 63-73.
- Bruns T. D., Bidartondo M. I., Taylor D. L. 2002. Host specificity in ectomycorrhizal communities: what do the exceptions tell us? *Integrative and Comparative Biology* 42: 352-359.
- Cairney J. W. G. 2005. Basidiomycete mycelia in forest soils: dimensions, dynamics and roles in nutrient distribution. *Mycological Research* 109: 7-20.
- Cairney J. W. G. 2012. Extramatrical mycelia of ectomycorrhizal fungi as moderators of carbon dynamics in forest soil. *Soil Biology and Biochemistry* 47: 198-208.
- Cairney J. W. G., Ashford A. E., Allaway W. G. 1989. Distribution of photosynthetically fixed carbon within root systems of *Eucalyptus pilularis* ectomycorrhizal with *Pisolithus tinctorius*. *New Phytologist* 112: 495-500.
- Chen Y. L., Kang L. H., Malajczuk N., Dell B. 2006. Selecting ectomycorrhizal fungi for inoculating plantations in south China: effect of *Scleroderma* on colonization and growth of exotic *Eucalyptus globulus*, *E. urophylla*, *Pinus elliotii*, and *P. radiata*. *Mycorrhiza* 16: 251-259.
- Cullings K., Courty P.-E. 2009. Saprotrophic capabilities as functional traits to study functional diversity and resilience of ectomycorrhizal community. *Oecologia* 161: 661-664.
- Dahlberg A., Jonsson L., Nylund J. E. 1997. Species diversity and distribution of biomass above and below ground among ectomycorrhizal fungi in an oldgrowth Norway spruce forest in south Sweden. *Canadian Journal of Botany* 75: 1323-1335.
- Dahlberg A., Stenlid J. 1990. Population structure and dynamics in *Suillus bovinus* as indicated by spatial distribution of fungal clones. *New Phytologist* 115: 478-493.

- Dighton J. 1995. Nutrient cycling in different terrestrial ecosystems in relation to fungi. *Canadian Journal of Botany* 73: 1349-1360.
- Donnelly D. P., Boddy L., Leake J. R. 2004. Development, persistence and regeneration of foraging ectomycorrhizal mycelial systems in soil microcosms. *Mycorrhiza* 14: 37-45.
- Dosskey M. G., Linderman R. G., Boersma L. 1990. Carbon-sink stimulation of photosynthesis in Douglas fir seedlings by some ectomycorrhizas. *New Phytologist* 115: 269-274.
- Downes G. M., Alexander I. J., Cairney J. W. G. 1992. A study of ageing of spruce [*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.] ectomycorrhizas. I. Morphological and cellular changes in mycorrhizas formed by *Tylospora fibrillosa* (Burt.) Donk and *Paxillus involutus* (Batsch. ex Fr.) Fr. *New Phytologist* 122: 141-152.
- Druebert C., Lang C., Valtanen K., Polle A. 2009. Beech carbon productivity as driver of ectomycorrhizal abundance and diversity. *Plant Cell and Environment* 32: 992-1003.
- Dunham S. M., Kretzer A., Pfrender M. E. 2003. Characterization of Pacific golden chanterelle (*Cantharellus formosus*) genet size using co-dominant microsatellite markers. *Molecular Ecology* 12: 1607-1618.
- Durall D. M., Jones M. D., Tinker P. B. 1994. Allocation of ¹⁴C-carbon in ectomycorrhizal willow. *New Phytologist* 128: 109-114.
- Fahey T. J., Tierney G. L., Fitzhugh R. D., Wilson G. F., Siccoma T. G. 2005. Soil respiration and soil carbon balance in a northern hardwood forest ecosystem. *Canadian Journal of Forest Research* 35: 244-253.
- Gadgil R. L., Gadgil P. D. 1971. Mycorrhiza and litter decomposition. *Nature* 233: 133.
- Gardes M., Bruns T. D. 1996. Community structure of ectomycorrhizal fungi in a *Pinus muricata* forest: above- and below-ground views. *Canadian Journal of Botany* 74: 1572-1583.
- Gaudinski J. B., Trumbore S. E., Davidson E. A., Cook A. C., Markewitz D., Richter D. D. 2001. The age of fine-root carbon in three forests of the eastern United States measured by radiocarbon. *Oecologia* 129: 420-429.
- Gaudinski J. B., Trumbore S. E., Davidson E. A., Zheng S. H. 2000. Soil carbon cycling in a temperate forest: radiocarbon-based estimates of residence times, sequestration rates and partitioning of fluxes. *Biogeochemistry* 51: 33-69.
- Göransson H., Wallander H., Ingerslev M., Rosengren U. 2006. Estimating the relative nutrient uptake from different soil depths in *Quercus robur*, *Fagus sylvatica* and *Picea abies*. *Plant and Soil* 286: 87-97.
- Harley J. L., Smith S. E. 1983. *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, London.
- Hasselquist N. J., Vargas R., Allen M. F. 2010. Using soil sensing technology to examine interactions and controls between ectomycorrhizal growth and environmental factors on soil CO₂ dynamics. *Plant and Soil* 331: 17-29.
- van der Heijden M. G. A., Bardgett R. D., van Straalen N. M. 2008. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11: 296-310.
- Heinemeyer A., Hartley I. P., Evans S. P., de la Fuente J. A. C., Ineson P. 2007. Forest soil CO₂ flux: uncovering the contribution and environmental responses of ectomycorrhizas. *Global Change Biology* 13: 1786-1797.
- Heinonsalo J., Hurme K.-R., Sen R. 2004. Recent ¹⁴C-labelled assimilate allocation to Scots pine seedling root and mycorrhizosphere compartments developed on reconstructed podzol humus, E- and B-mineral horizons. *Plant and Soil* 259: 111-121.
- Hendricks J. J., Mitchel R. J., Kuehn K. A., Pecot S. D., Sims S. E. 2006. Measuring external mycelia production of ectomycorrhizal fungi in the field: the soil matrix matters. *New Phytologist* 171: 179-186.
- Hintikka V. 1988. On the macromycete flora in oligotrophic pine forests of different ages in South Finland. *Acta Botanica Fennica* 136: 89-94.
- Hobbie E. A. 2006. Carbon allocation to ectomycorrhizal fungi correlates with total belowground allocation in culture studies. *Ecology* 87: 563-569.
- Hobbie J. E., Hobbie E. A. 2006. N-15 in symbiotic fungi and plants estimates nitrogen and carbon flux rates in Arctic tundra. *Ecology* 87: 816-822.
- Hobbie E. A., Tingey D. T., Rygielwicz P. T., Johnson M. G., Olszyk D. M. 2002. Contributions of current year photosynthate to fine roots estimated using a C-13-depleted CO₂ source. *Plant and Soil* 247: 233-242.
- Högberg M. N., Högberg P. 2002. Extramatrical ectomycorrhizal mycelium contributes one-third of microbial biomass and produces, together with associated roots, half the dissolved organic carbon in a forest soil. *New Phytologist* 154: 791-795.
- Högberg P., Nordgren A., Buchmann N., Taylor A. F. S., Ekblad A., Högberg M. N., Nyberg G., Ottosson-Lovenius M., Read D. J. 2001. Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature* 411: 789-792.
- Högberg P., Read D. J. 2006. Towards a more plant physiological perspective on soil ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 544-548.
- Horton T. R., Bruns T. D. 1998. Multiple-host fungi are the most frequent and abundant ectomycorrhizal types in a mixed stand of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) and bishop pine (*Pinus muricata*). *New Phytologist* 139: 331-339.
- Ingham E. R., Griffiths R. P., Cromack K., Entry J. A. 1991. Comparison of direct vs. fumigation incubation microbial biomass estimates from ectomycorrhizal mat and non-mat soils. *Soil Biology and Biochemistry* 23: 465-471.

- Jagodziński A. M., Kałucka I. 2008. Age-related changes in leaf area index of young Scots pine stands. *Dendrobiology* 59: 57-65.
- Jagodziński A. M., Kałucka I. 2010. Fine roots biomass and morphology in a chronosequence of young *Pinus sylvestris* stands growing on a reclaimed lignite mine spoil heap. *Dendrobiology* 64: 19-30.
- Jagodziński A. M., Kałucka I. 2011. Fine root biomass and morphology in an age-sequence of post-agricultural *Pinus sylvestris* L. stands. *Dendrobiology* 66: 71-84.
- Jansen A. E. 1991. The mycorrhizal status of Douglas fir in the Netherlands: its relations with stand age, regional factors, atmospheric pollutants and tree vitality. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 35: 191-208.
- Johansson E. M., Fransson P. M. A., Finlay R. D., van Hees P. A. W. 2008. Quantitative analysis of root and ectomycorrhizal exudates as a response to Pb, Cd and As stress. *Plant and Soil* 313: 39-54.
- Johansson E. M., Fransson P. M. A., Finlay R. D., van Hees P. A. W. 2009. Quantitative analysis of soluble exudates produced by ectomycorrhizal roots as a response to ambient and elevated CO₂. *Soil Biology and Biochemistry* 41: 1111-1116.
- Johnson D., Krsek M., Wellington E. M. H., Stott A. W., Cole L., Bardgett R. D., Read D. J., Leake J. R. 2005. Soil invertebrates disrupt carbon flow through fungal networks. *Science* 309: 1047.
- Jones D. L., Hodge A., Kuzyakov Y. 2004. Plant and mycorrhizal regulation of rhizodeposition. *New Phytologist* 163: 459-480.
- Jones M. D., Durall D. M., Tinker P. B. 1991. Fluxes of carbon and phosphorus between symbionts in willow ectomycorrhizas and their changes with time. *New Phytologist* 119: 99-106.
- Jones M. D., Durall D. M., Tinker P. B. 1998. Comparison of arbuscular and ectomycorrhizal *Eucalyptus coccoifera*: growth response, phosphorus uptake efficiency and external hyphal production. *New Phytologist* 140: 125-134.
- Kałucka I. 2009. Macrofungi in the secondary succession on the abandoned farmland near the Białowieża old-growth forest. *Monographiae Botanicae* 99: 155.
- Kårén O., Nylund J.-E. 1997. Effects of ammonium sulphate on the community structure and biomass of ectomycorrhizal fungi in a Norway spruce stand in South West Sweden. *Canadian Journal of Botany* 75: 1628-1643.
- King J. S., Giardina C. P., Pregitzer K. S., Friend A. L. 2007. Biomass partitioning in red pine (*Pinus resinosa*) along a chronosequence in the Upper Peninsula of Michigan. *Canadian Journal of Forest Research* 37: 93-102.
- Kjøller R. 2006. Disproportionate abundance between ectomycorrhizal root tips and their associated mycelia. *FEMS Microbiology and Ecology* 58: 214-224.
- Klironomos J. N., Hart M. 2001. Animal nitrogen swap for plant carbon. *Nature* 410: 651-652.
- Koide R. T., Fernandez C. W., Peoples M. S. 2011. Can ectomycorrhizal colonization of *Pinus resinosa* roots affect their decomposition? *New Phytologist* 191: 508-514.
- Koide R. T., Wu T. 2003. Ectomycorrhizas and retarded decomposition in a *Pinus resinosa* plantation. *New Phytologist* 158: 401-407.
- Lamhamedi M. S., Godbout C., Fortin J. A. 1994. Dependence of *Laccaria bicolor* basidiome development on current photosynthesis of *Pinus strobus* seedlings. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 1797-1804.
- Langley J. A., Chapman S. K., Hungate B. A. 2006. Ectomycorrhizal colonization slows root decomposition: the post-mortem fungal legacy. *Ecology Letters* 9: 955-959.
- Langley J. A., Hungate B. A. 2003. Mycorrhizal controls on belowground litter quality. *Ecology* 84: 2302-2312.
- Langlois C. G., Fortin J. A. 1984. Seasonal variations in the uptake of [³²P]phosphate ions by excised ectomycorrhizae and lateral roots of *Abies balsamea*. *Canadian Journal of Forest Research* 14: 412-415.
- Leake J. R. 2007. Mycorrhizas and the terrestrial carbon cycle: roles in global carbon sequestration and plant community composition. W: Gadd G. M., Watkinson S. C., Dyer P. S. [red.]. *Fungi in the Environment*. Cambridge University Press, New York. 161-184.
- Leake J. R., Donnelly D. P., Boddy L. 2002. Interactions between ectomycorrhizal fungi and saprotrophic fungi. W: M. G. A. van der Heijden, I. R. Sanders [red.]. *Mycorrhizal Ecology*. Ecological Studies 157: 345-372.
- Leake J. R., Johnson D., Donnelly D., Muckle G., Boddy L., Read D. 2004. Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning. *Canadian Journal of Botany* 82: 1016-1045.
- Lindahl B. D., Ihrmark K., Boberg J., Trumbore S. E., Höglberg P., Stenlid J., Finlay R. D. 2007. Spatial separation of litter decomposition and mycorrhizal nitrogen uptake in a boreal forest. *New Phytologist* 173: 611-620.
- Majdi H., Truus L., Johansson U., Nylund J.-E., Wallander H. 2008. Effects of slash retention and wood ash addition on fine root biomass and production and fungal mycelium in a Norway spruce stand in SW Sweden. *Forest Ecology and Management* 255: 2109-2117.
- Marjanovic Z., Uehlein N., Kaldenhoff R., Zwiazek J. J., Weiss M., Hampp R., Nehls U. 2005a. Aquaporins in poplar: what a difference a symbiont makes! *Planta* 222: 258-268.
- Marjanovic Z., Uwe N., Hampp R. 2005b. Mycorrhiza formation enhances adaptive response of hybrid poplar to drought. *Biophysics from molecules to brain: in memory of Radoslav K. Andjus*, Book Series: Annals of the New York Academy of Sciences 1048: 496-499.

- Matamala R., Gonzales-Meler M. A., Jastrow J. D., Norby R. J., Schlesinger W. H. 2003. Impacts of fine root turnover on forest NPP and soil C sequestration potential. *Science* 302: 1385-1387.
- Molina R., Massicote H., Trappe J. M. 1992. Specificity phenomena in mycorrhizal symbiosis: community ecological consequences and practical application. W: Allen M. F. [red.]. *Mycorrhizal functioning*. Chapman and Hall, New York. 357-423.
- Nara K., Nakaya H., Hogetsu T. 2003. Ectomycorrhizal sporocarp succession and production during early primary succession on Mount Fuji. *New Phytologist* 158: 193-206.
- Nehls U., Göhringer F., Wittulsky S., Dietz S. 2010. Fungal carbohydrate support in the ectomycorrhizal symbiosis: a review. *Plant Biology* 12: 292-301.
- Nilsson L. O., Wallander H. 2003. Production of external mycelium by ectomycorrhizal fungi in a Norway spruce forest was reduced in response to nitrogen fertilization. *New Phytologist* 158: 409-416.
- North M., Trappe J., Frankin J. 1997. Standing crop and animal consumption of fungal sporocarps in Pacific Northwest forests. *Ecology* 78: 1543-1554.
- Oliveira R. S., Franco A. R., Castro P. M. L. 2012. Combined use of *Pinus pinaster* plus and inoculation with selected ectomycorrhizal fungi as an ecotechnology to improve plant performance. *Ecological Engineering* 43: 95-103.
- Orwin K. H., Kirschbaum M. U. F., St John M. G., Dickie I. A. 2011. Organic nutrient uptake by mycorrhizal fungi enhances ecosystem carbon storage: a model-based assessment. *Ecology Letters* 14: 493-502.
- Perez-Moreno J., Read D. J. 2000. Mobilization and transfer of nutrients from litter to tree seedlings via the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants. *New Phytologist* 145: 301-309.
- Pollierer M. M., Langel R., Körner C., Maraun M., Scheu S. 2007. The underestimated importance of belowground carbon input for forest soil animal food webs. *Ecology Letters* 10: 729-736.
- Pritchard S. G., Strand A. E., McCormack M. L., Davis M. A., Oren R. 2008. Mycorrhizal and rhizomorph dynamics in a loblolly pine forest during 5 years of free-air-CO₂-enrichment. *Global Change Biology* 14: 1-13.
- Quoreshi A. M., Piché Y., Khasa D. P. 2008. Field performance of conifer and hardwood species 5 years after nursery inoculation in the Canadian Prairie Provinces. *New Forests* 35: 235-253.
- Read D. J. 1991. Mycorrhizas in ecosystems. *Experimentia* 47: 376-391.
- Read D. J., Leake J. R., Perez-Moreno J. 2004. Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes. *Canadian Journal of Botany* 82: 1243-1263.
- Reid C. P. P., Kidd F. A., Ekwebelam S. A. 1983. Nitrogen nutrition, photosynthesis and carbon allocation in ectomycorrhizal pine. *Plant and Soil* 71: 415-432.
- Rinaldi A. C., Comandini O., Kuyper T. W. 2008. Ectomycorrhizal fungal diversity: separating the wheat from the chaff. *Fungal Diversity* 33: 1-45.
- Rincón A., Felipe M. R., Fernández-Pascual M. 2007. Inoculation of *Pinus halepensis* Mill. with selected ectomycorrhizal fungi improves seedling establishment 2 years after planting in a degraded gypsum soil. *Mycorrhiza* 18: 23-32.
- Rosling A., Landahl B. D., Finlay R. D. 2004. Carbon allocation to ectomycorrhizal roots and mycelium colonising different mineral substrates. *New Phytologist* 162: 795-802.
- Rygiewicz P. T., Anderson C. P. 1994. Mycorrhizae alter quality and quantity of carbon allocated below ground. *Nature* 369: 58-60.
- Sawyer N. A., Chambers S. M., Cairney J. W. G. 1999. Molecular investigation of genet distribution and genetic variation of *Cortinarius rotundisporus*. *New Phytologist* 142: 561-568.
- Scott A. C., Pinter N., Collinson M. E., Hardiman M., Anderson R. S., Brain A. P. R., Smith S. Y., Marone F., Stampanoni M. 2010. Fungus, not comet or catastrophe, accounts for carbonaceous spherules in the Younger Dryas 'impact layer'. *Geophysical Research Letters* 37, L14302.
- Selosse M.-A., Rousset F. 2011. The plant-fungal marketplace. *Science* 333: 828-829.
- Simard S. W., Jones M. D., Durall D. M. 2002. Carbon and nutrient fluxes within and between mycorrhizal plants. W: van der Heijden M. G. A., Sanders I. R. [red.]. *Mycorrhizal Ecology*. Ecological Studies 157: 33-74.
- Sims S. E., Hendricks J. J., Mitchell R. J., Kuehn K. A., Pecot S. D. 2007. Nitrogen decreases and precipitation increases ectomycorrhizal extrametrical mycelia production in a longleaf pine forest. *Mycorrhiza* 17: 299-309.
- Smith S. E., Read D. J. 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*. 3rd ed. Academic Press, Amsterdam, Boston, Heidelberg, London, New York, Oxford, Paris, San Diego, San Francisco, Singapore, Sydney, Tokyo.
- Söderström B. 1979. Seasonal fluctuations of active fungal biomass in the horizons of a podzolized pine forest soil in Central Sweden. *Soil Biology and Biochemistry* 11: 149-154.
- Staddon P. L., Heinemeyer A., Fitter A. H. 2002. Mycorrhizal and global environmental change: research at different scales. *Plant and Soil* 244: 253-261.
- Stober C., George E., Persson H. 2000. Root growth and response to nitrogen. W: Schulze E. D. [red.]. *Carbon and nitrogen cycling in European forest ecosystem*. Berlin, Germany, Springer-Verlag. 92-121.
- Talbot J. M., Allison S. D., Treseder K. K. 2008. Decomposers in disguise: mycorrhizal fungi as regulators of soil C dynamics in ecosystems under global change. *Functional Ecology* 22: 955-963.

- Tanesaka E., Masuda H., Kinugawa K. 1993. Wood degrading ability of basidiomycetes that are wood decomposers, litter decomposers, or mycorrhizal symbionts. *Mycologia* 85: 347-354.
- Taylor A. F. S., Alexander I. 2005. The ectomycorrhizal symbiosis: life in the real world. *Mycologist* 19: 102-112.
- Teramoto M., Wu B., Hogetsu T. 2012. Transfer of ^{14}C -photosynthate to the sporocarp of an ectomycorrhizal fungus *Laccaria amethystina*. *Mycorrhiza* 22: 219-225.
- Teste F. P., Simard S. W., Durall D. M., Guy R. D., Berch S. M. 2010. Net carbon transfer between *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* seedlings in the field is influenced by soil disturbance. *Journal of Ecology* 98: 429-439.
- Treseder K. K., Allen M. F. 2000. Mycorrhizal fungi have a potential role in soil carbon storage under elevated CO_2 and nitrogen deposition. *New Phytologist* 147: 189-200.
- Treseder K. K., Torn M. S., Masiello C. A. 2006. An ecosystem-scale radiocarbon tracer to test use of litter carbon by ectomycorrhizal fungi. *Soil Biology and Biochemistry* 38: 1077-1082.
- de la Varga H., Águeda B., Martínez-Peña F., Parladé J., Pera J. 2012. Quantification of extraradical soil mycelium and ectomycorrhizas of *Boletus edulis* in a Scots pine forest with variable sporocarp productivity. *Mycorrhiza* 22: 59-68.
- Vogt K. A., Bloomfield J., Ammirati J. F., Ammirati S. R. 1992. Sporocarp production by basidiomycetes, with emphasis on forest ecosystems. W: Carroll G. C., Wicklow D. T. [red.]. *The fungal community – its organization and role in the ecosystem*. Marcel Dekker, New York, Basel, Hong Kong. 563-581.
- Vogt K. A., Grier C. C., Meier C. E., Edmonds R. L. 1982. Mycorrhizal role in net primary production and nutrient cycling in *Abies amabilis* ecosystems in western Washington. *Ecology* 63: 370-380.
- Wallander H., Ekblad A., Bergh J. 2011. Growth and carbon sequestration by ectomycorrhizal fungi in intensively fertilized Norway spruce forests. *Forest Ecology and Management* 262: 999-1007.
- Wallander H., Göransson H., Rosengren U. 2004. Production, standing biomass and natural abundance of ^{15}N and ^{13}C in ectomycorrhizal mycelia collected at different soil depths in two forest types. *Oecologia* 139: 89-97.
- Wallander H., Johansson L., Pallon J. 2002. PIXE analysis to estimate the elemental composition of ectomycorrhizal rhizomorphs grown in contact with different minerals in forest soil. *FEMS Microbiology Ecology* 39: 147-156.
- Wallander H., Johansson U., Sterkenburg E., Brandström Durling M., Lindahl B. D. 2010. Production of ectomycorrhizal mycelium peaks during canopy closure in Norway spruce forests. *New Phytologist* 187: 1124-1134.
- Wallander H., Nilsson L. A., Hagerberg D., Bååth E. 2001. Estimation of the biomass and seasonal growth of external mycelium of ectomycorrhizal fungi in the field. *New Phytologist* 151: 753-760.
- Watanabe M., Sato H., Matsuzaki H., Kobayashi T., Sakagami N., Maejima Y., Ohta H., Fujitake N., Hiradate S. 2007. ^{14}C ages and $\delta^{13}\text{C}$ of sclerotium grains found in forest soils. *Soil Science and Plant Nutrition* 53: 125-131.
- Wright D. P., Scholes J. D., Read D. J., Rolfe S. A. 2000. Changes in carbon allocation and expression of carbon transporter genes in *Betula pendula* Roth. colonized by the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus* (Batsch) Fr. *Plant Cell and Environment* 23: 39-49.
- Wu B., Nara K., Hogetsu T. 2001. Can ^{14}C -labelled photosynthesis products move between *Pinus densiflora* seedlings linked by ectomycorrhizal mycelia? *New Phytologist* 149: 137-146.
- Wu B., Nara K., Hogetsu T. 2002. Spatiotemporal transfer of carbon-14-labelled photosynthate from ectomycorrhizal *Pinus densiflora* seedlings to extraradical mycelia. *Mycorrhiza* 12: 83-88.
- Wu T. H., Sharda J. N., Koide R. T. 2003. Exploring interactions between saprotrophic microbes and ectomycorrhizal fungi using a protein-tannin complex as an N source by red pine (*Pinus resinosa*). *New Phytologist* 159: 131-139.

SUMMARY

Ectomycorrhizal fungi and carbon dynamics in forest ecosystems

The carbon cycle is one of the major biochemical cycles in the world. One particularly important part of this cycle are ectomycorrhizal (ECM) fungi which form symbiotic relationships with tree species. Mycorrhiza is considered a key factor affecting the functioning of forest ecosystems, and in particular the processes of carbon cycling and storage. ECM fungi accumulate carbon in their mycelial system, influence carbon accumulation in the stand through effects on biomass production by trees and affect decomposition processes in the soil. Also, they play a regulatory role in the community through common mycorrhizal networks. In natural conditions, the need for carbon by ECM fungi is almost entirely covered by the symbiosis with host plants. The amount of carbon assimilated by the host tree and allocated to ECM fungi varies between 10-25 or even 50% of its

net photosynthesis.. Most of the carbon received by ECM fungi is used for growth of their own hyphae. It was estimated that the mycelium biomass of ECM fine roots alone amounts from 20 to 10000 kg ha⁻¹ in forest ecosystems. In addition, 80% of total ECM fungal biomass in the soil may belong to extramatrical mycelium growing outside the roots. The biomass of active ECM fine roots and extramatrical mycelium depends on stand age and forest development phase, and usually peaks in young stands just after canopy closure. It was also shown that biomass of ECM fungi fruit bodies reaches its maximum during that stage of development, however, such a relationship does not always take place. Fast carbon flow through the forest ecosystem is in great part maintained through a high rate of ECM vegetative mycelium respiration (56-65% of soil respiration) and high production of fast decomposing sporocarps. However, dead ECM roots and extramatrical mycelium also form a significant pool of carbon sequestered in the soil and a very rich and important source of the organic matter.