

BARBARA GRZESIAK, MARIA ŁAWRYNOWICZ, ADAM STEBEL

Interakcje między grzybami (*Mycota*) a mszakami (*Bryophyta*) w zbiorowiskach leśnych

Interactions between fungi (*Mycota*) and bryophytes (*Bryophyta*) in forest communities

ABSTRACT

Grzesiak B., Ławrynowicz M., Stebel A. 2015. Interakcje między grzybami (*Mycota*) a mszakami (*Bryophyta*) w zbiorowiskach leśnych. Sylwan 159 (11): 912-920.

Fungi growing on bryophytes or in their close vicinity are called bryophilous. They can create facultative or obligate associations. The paper presents fungi occurring in various relations with bryophytes, such as parasites, saprotrophs and endophytes. In Poland, majority of information about bryophilous fungi origin from papers concerned with the occurrence of these organisms within plant communities. The authors enumerate mainly facultative bryophilous macromycetes such as: *Russula emetica* (Schaeff.) Pers.: Fr., *Lactarius thejogalus* (Bull.: Fr.) Gray ss. Neuhoff, *Cortinarius semisanguineus* (Fr.) Gillet, and *Leccinum niceum* (Fr.) Rauschert. Data related to micromycetes occurring on bryophytes in Poland are scanty, and only few species were reported, e.g. *Hymenoscyphus subcarneus* (Schumach.) J. Schröt. and *Epibryon plagiochilae*. Preliminary list of obligate bryophilous fungi of Poland is provided and includes 9 *Ascomycota* (e.g.: *Bryonectria phyllogena* Döbbeler, *Geoglossum sphagnophilum* Ehrenb., *Hymenoscyphus subcarneus* (Schumach.) J. Schröt. and *Sarcoleotia turficola* (Boud.) Dennis) and *Basidiomycota* (e.g.: *Armillaria ectypa* (Fr.) Lamoure, *Galerina calyprata* P. D. Orton, *Gerronema marchantiae* Singer & Cléménçon, *G. postii* (Fr.) Singer, *Hygrocybe coccineocrenata* (P. D. Orton) M. M. Moser, *Lyophyllum palustre* (Peck) Singer, *Omphalina sphagnicola* (Berk.) M. M. Moser, *O. umbellifera* (L.) Quel., *Psilocybe polytrichi* (Fr.) Sacc., *Rimbachia bryophila* (Pers.) Redhead and *Suillus flavoidus* (Fr.) J. Presl.). Nowadays, interactions between fungi and bryophytes become the subject of the increasing interest of mycologist and bryologists.

KEY WORDS

bryophilous fungi, parasitism, saprotrophism, commensalism, symbiosis, forest, peat-bogs, Poland

ADDRESSES

Barbara Grzesiak ⁽¹⁾ – e-mail: grzesiak_b@o2.pl

Maria Ławrynowicz ⁽¹⁾, Adam Stebel ⁽²⁾

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

⁽²⁾ Zakład Botaniki Farmaceutycznej i Zielařstwa, Śląski Uniwersytet Medyczny w Katowicach; ul. Ostrogórska 30, 41-200 Sosnowiec

*Praca współfinansowana ze środków Ministerstwa Nauki i Szkolnictwa Wyższego (Grant N305 399738) i dotacji celowej na działalność związaną z prowadzeniem badań naukowych oraz zadań z nimi związanych służących rozwojowi uczestników studiów doktoranckich UŁ (Umowa 545/237).

Wstęp

Wśród interakcji grzybów z innymi organizmami najlepiej poznane są związki z roślinami wyższymi, wyrażające się w postaci mykoryzy, a także symbioza grzybów z glonami, w wyniku której powstaje nowy organizm – porost. Wyniki współczesnych badań wskazują, że różne grupy taksonomiczne grzybów wykazują także powiązania z mszakami jako pasożyty, saprotrofy i symbionty. W literaturze zawarte są również informacje na temat innych rodzajów relacji łączących te organizmy [Davey, Currah 2006]. Mszaki są interesującym przedmiotem badań mykologów, gdyż ich gametofity i sporofity są bogatym źródłem nieodkrytych jeszcze gatunków grzybów [Ptaszyńska i in. 2009]. W siedliskach leśnych grzyby często preferują miejsca, gdzie runo porośnięte jest darniami mchów. Grzyby rosnące na mszakach lub w ich bezpośrednim otoczeniu nazywane są briofilnymi. Mogą tworzyć związki o charakterze fakultatywnym lub obligatoryjnym. Są one szczególnie widoczne na ombrofilnych torfowiskach, gdzie dominują mchy z rodzaju *Sphagnum*. Związane z nimi grzyby stanowią niewielką grupę wyspecjalizowanych gatunków pojawiających się niekiedy w setkach owocników [Grzesiak 2012]. O ile powiązania z roślinami wyższymi zazwyczaj są jednoznaczne, to u grzybów briofilnych granica między pasożytnictwem, symbiozą i saprotrofizmem bywa płynna, a zależności są bardzo złożone. Zdecydowanie więcej badań dotyczy workowców niż podstawczaków. Pierwsze jasne i dokładne dane na temat briofilnych workowców zostały opublikowane przez Johanna Hedwiga w 1789 roku. W swojej pracy zawarł opisy i ilustracje oraz wprowadził nazwę rodzajową *Octospora* dla opisanych kilku gatunków grzybów rosnących na mchach [Müller 1977]. Racovitza [1959] oraz Felix [1988] dokonali przeglądu różnorodności gatunkowej briofilnych podstawczaków i workowców. Thormann i in. [2001] przedstawili listę mikromycetes związanych ze *Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr. Interesującą pracę na temat mikrosiedlisk zajmowanych przez briofilne workowce opublikował Döbbeler [2002]. W literaturze można spotkać wiele informacji dotyczących briofilnych workowców [Benkert 1976, 1996; Döbbeler 1978, 1997, 2005; Fenton 1983]. Badania nad briofilnymi podstawczakami przedstawiają się skromniej. Dużo prac dotyczy powiązań gatunku *Lyophyllum palustre* (Peck) Singer z przedstawicielami rodzaju *Sphagnum* [Simon 1987; Untiedt, Müller 1985] lub *Eocronartium muscicola* (Pers.: Fr.) Fitzp. z różnymi gatunkami mchów [Boehm, McLaughlin 1988, 1989]. Davey i Currah [2006] podsumowali wiedzę na temat interakcji pomiędzy mszakami i grzybami. Ważne prace na temat różnorodności gatunkowej grzybów na torfowiskach i ich roli opublikowali Thormann [2006], Thormann i Rice [2007] oraz Laber [2009]. Poważny wkład do wiedzy na temat różnorodności, taksonomii i ekologii grzybów związanych z mszakami przynoszą badania Davey [2009]. W pracach polskich mykologów grzyby briofilne wymieniane były w licznych opracowaniach mykosocjologicznych [Bujakiewicz 1981; Friedrich 1994; Łuszczynski 2000; Ławrynowicz i in. 2004; Stasińska, Sotek 2004]. Ptaszyńska i in. [2009] przedstawili ogólny przegląd briofilnych mikroskopijnych workowców.

Pasożytnictwo

Grzyby pasożytujące na mszakach spotykane są zarówno wśród workowców *Ascomycota*, jak i podstawczaków *Basidiomycota* [Davey, Currah 2006]. Makroskopowymi symptomami pasożytnictwa są niewielkie płyty martwych lub obumierających mszaków o czarnej, brązowej lub żółtej barwie [Kost 1988; Tsuneda i in. 2000], a w rejonach polarnych koncentryczne kręgi w dywanach antarktycznych mchów [Fenton 1983].

Do infekowania gospodarza służą specjalne przekształcenia strzępek – appressoria (zgrubienia strzępek, którymi grzyb przytwierdza się do ścian komórkowych roślin) oraz haustoria (ssawki wnikaące do komórek gospodarza), które najczęściej występują u pasożytów obligato-

ryjnych, ale również u niektórych fakultatywnych [Döbbeler 1997]. Zawierają one enzymy lityczne, zdolne do rozkładu ściany komórkowej [Davey, Currah 2006; Untiedt, Müller 1985]. Appressoria są rzadko spotykane u briofilnych pasożytów. Przykładem sposobu infekowania gospodarza mogą być dwa podstawczaki zasiedlające torfowiska i lasy z udziałem mchów – *Rickenella fibula* (Bull.: Fr.) Raith. i *Galerina paludosa* (Fr.) Kühner, które wnikają do komórek mszaka strzępkami przez perforacje w ścianie komórkowej [Davey, Currah 2006]. Obydwa wymienione gatunki grzybów występują w Polsce zarówno na otwartych torfowiskach, jak i w lasach. Większość pasożytniczych grzybów briofilnych ma szerokie spektrum gospodarzy, np. workowiec *Octospora similis* (Kirchstein) Benkert, który infekuje różne gatunki mchów z rodzaju *Bryum* [Benkert 1996], czy podstawczak *Eocronartium muscicola* zasiedlający mchy z 11 różnych rodzin z rzędu *Bryales* [Boehm, McLaughlin 1988]. Zdarzają się jednak gatunki o ścisłych preferencjach w stosunku do określonego gatunku mchu, np. *Discinella schimperi* (Navashin) Redhead & K.W. Spicer pasożytujący na *Sphagnum squarrosum* Crome [Readhead, Spicer 1981]. Torfowiec *S. squarrosum* jest gatunkiem częstym w Polsce, związanym głównie z wilgotnymi olszynami.

Z przeglądu literatury wynika, że większość pasożytów spośród grzybów briofilnych nie powoduje poważnych szkód dla swoich żywicieli. Niektóre z nich mogą być pasożytami obligatoryjnymi lub fakultatywnymi, w zależności od takich czynników jak temperatura, wilgotność czy kondycja gospodarza [Davey, Currah 2006].

Dobrze poznane są grzyby pasożytujące na mchach z rodziny płonnikowatych *Polytrichaceae*. Przedstawiciele tej rodziny należą do mchów największych, o najbardziej skomplikowanej budowie anatomicznej i morfologicznej. W brioflorze Polski rodzina płonnikowatych reprezentowana jest przez kilkanaście gatunków. Niektóre z nich są ważnym komponentem warstwy mszystej w zespołach leśnych, np. *Polytrichastrum formosum* (Hedw.) G. L. Sm. i *Polytrichum commune* Hedw. w borach czy *Atrichum undulatum* (Hedw.) P. Beauv. w drzewostanach liściastych. Gametofit tych roślin, a zwłaszcza specyficzne ukształtowanie liści, z licznymi z reguły rzędami lamelli zbudowanych z komórek asymilacyjnych (przez niektórych autorów zwane „pseudomezofilem”), stwarzają korzystne warunki dla rozwoju grzybów. Grzyby żyjące na przedstawicielach *Polytrichaceae* reprezentują różne biologiczne typy: od organizmów wykorzystujących te mchy jako podłoże fizyczne, poprzez saprotrofy, do wysoko wyspecjalizowanych pasożytów. Niektóre gatunki znane są wyłącznie z tej grupy mchów. Döbbeler [1987] określa liczbę workowców związanych z różnymi przedstawicielami płonnikowatych na około 40 gatunków należących do sześciu rzędów. Występowanie grzybów na przedstawicielach *Polytrichaceae* w wielu wypadkach nosi znamiona wysokiej specjalizacji. Niektóre gatunki niszczą anterydialne miseczki u męskich osobników, inne preferują górne, boczne lub dolne części liści. Szczególnie licznie i często zasiedlane są górne części blaszek liściowych, gdzie poszczególne gatunki żyją w przestrzeniach międzylamellarnych lub porażają komórki lamelli. Występują tu m.in. *Bryorella compressa* Döbbeler na *Dawsonia superba* Grev. oraz *Epibryon interlamellare* Döbbeler. Interesujące jest to, że różne gatunki grzybów żyjące w tych samych częściach płonnikowatych często upodabniają się do siebie, stanowiąc przykład ewolucji zbieżnej.

Mykoryza

Według Allena [1991] mykoryza to mutualistyczna symbioza pomiędzy rośliną i grzybem, zlokalizowana w korzeniach lub strukturach podobnych do korzeni (chwytnikach), w których energia (w szczególności węglowodany) jest przekazywana z rośliny do grzyba, a woda i związki nieorganiczne z grzyba do rośliny. Mszaki nie posiadają korzeni, lecz chwytniki (rhizoidy), dlatego dla określenia tego układu używa się terminu „mycorrhizoid” [Kost 1988]. W literaturze można spotkać informacje o sporadycznych powiązaniach pomiędzy grzybami należącymi do rodzaju

Glomus (*Glomeromycota*) i mchami, ale bez stwierdzenia strzępek wewnątrz mchu [Rabatin 1980]. Parke i Linderman [1980] podali przykład 3 gatunków z rodzaju *Glomus*, które wchodziły w związki z mchem *Funaria hygrometrica* Hedw. Jest to gatunek ubikwistyczny, rosnący także w lasach, na siedliskach zaburzonych działalnością człowieka. Innym przykładem gatunku, który prawdopodobnie wchodzi w związki mykoryzopodobne, m.in. z torfowcami, jest *Endogone pisiformis* sensu Berkeley. Posiada struktury, które mogą być homologiczne z pęcherzykami i arbuskulami grzybów reprezentujących typ mykoryzy pęcherzykowato-arbuskularnej [Berch, Fontin 1983]. W wielu przypadkach relacje pomiędzy grzybem a mchem nie mają charakteru mykoryzy *sensu stricto* [Parke, Linderman 1980], ale mchy stwarzają odpowiednie warunki mikroklimatyczne dla grzybów, zwłaszcza w zakresie wilgotności i temperatury [Daniels, Trappe 1979]. Z ewolucyjnego punktu widzenia relacje symbiotyczne grzybów i wątrobowców są prawdopodobnie pierwowzorem mykoryzy [Nebel i in. 2004].

Saprotrofizm

Rozkład ciał mszaków jest bardzo słabo poznany, z wyjątkiem prac dotyczących dekompozycji ścian komórkowych u torfowców. Ściany komórkowe mchów rozkładają się powoli, ze względu na swój skład chemiczny. Zawierają one duże ilości polifenolowych, ligninopodobnych składników, które są nie tylko nieprzyswajalne, ale wręcz toksyczne dla większości mikroorganizmów. Niektóre grzyby są zdolne do rozkładu tych związków i wydają się odgrywać istotną rolę w rozkładzie obumarłych mszaków. Do takich gatunków należą np. przedstawiciele rzędu *Loculoascomycetes* (włączając gatunki z rodziny *Mycosphaerellaceae*) obserwowane na martwych sporofitach różnych gatunków [Racovitza 1959]. Badania prowadzone nad wykorzystaniem substratów węglowych przez grzyby mikroskopijne wyizolowane ze *Sphagnum fuscum* (Hedw.) H. Klinggr. wykazały, że istnieją odmienne grupy grzybów produkujące różne zewnątrzkomórkowe enzymy, takie jak amylazy, celulazy i polifenolooksydazy, zdolne wspólnie rozłożyć składniki ścian komórkowych obumarłych roślin [Thormann i in. 2002]. Tsuneda i in. [2001] oraz Rice i in. [2006] wykazali, że zasiedlające torf grzyby, jak *Oidiodendron maius* G.L. Barron, wykazują odmienne i specyficzne sposoby rozkładu ścian komórkowych *Sphagnum fuscum*.

Komensalizm

Do tej pory opisano niewiele przypadków interakcji między populacjami określonych gatunków grzybów i mszaków, które można sklasyfikować jako komensalizm. Jeden z pierwszych przykładów podali Hahn i Bopp [1972]. Autorzy opisali substancję produkowaną przez *Aspergillus niger* Tiegh., *Alternaria solani* (Ellis & G.Martin) L.R. Jones & Grout i inny, niezidentyfikowany grzyb z rodzaju *Alternaria*, która wzmagała wzrost splątków i formowanie się na nich gametoforów u mchu *Funaria hygrometrica* Hedw. Inny przykład dotyczy zmiany zakresu tolerancji pH u mchu *Brachythecium rutabulum* (Hedw.) Schimp. Obecność bliżej niezidentyfikowanego grzyba w komórkach pozwala mu rosnąć w hodowli w znacznie szerszym zakresie pH, niż kiedy strzępki były nieobecne [During, van Tooren 1990]. Zdaniem tych autorów nie jest jasne, czy to zjawisko przypisać modyfikacji przez grzyba podłoża i buforowaniu skrajnych wartości pH, czy też rosnące endosymbiotycznie strzępki grzyba w komórkach mchu produkują substancję, która zmienia zakres tolerancji pH.

Grzyby żyjące wewnątrz komórek mszaków

Grzyby briofilne wytworzyły wiele zaskakujących adaptacji, które pozwalają im na zasiedlanie mszaków jako swoich gospodarzy. Jedną z nich jest tworzenie owocników o bardzo małych roz-

miarach, nawet o średnicy poniżej 100 μm . Przykładem mogą być *Epibryon endocarpum* Döbbeler o wielkości 25-35 μm oraz *Bryochiton monascus* Döbbeler & Poelt i *B. perpusillus* Döbbeler o średnicy 50 μm zasiedlające pojedyncze komórki wątrobowca *Plagiochila asplenoides* (L. emend. Taylor) Dumort. [Döbbeler 1997, 2002]. Wątrobowiec ten jest gatunkiem leśnym, w Polsce występującym szczególnie często w wilgotnych zbiorowiskach borowych. Siedliskiem, które jest bardzo często wykorzystywane przez endofity, są komórki mchów z rodziny *Polytrichaceae*. Wewnątrz komórek listków mchów z rodzaju *Leucobryum* tworzy owocniki *Epibryon leucobryi* Döbbeler & Poelt. Takie umiejscowienie workowca jest ułatwione przez gąbczastą, trójwarstwową strukturę listków. W cienkiej, gąbczastej pleśze wątrobowców często znajdują się owocniki workowców, widoczne jako czarne plamy na ich powierzchni, np. *Didymella hepaticarum* (Sacc.) E.Müll. na *Riccia* sp. [Döbbeler 2002]. Relacje grzybów żyjących w komórkach mszaków z ich gospodarzami są trudne do określenia i mogą być bardzo złożone. Podane przykłady wskazują na zaskakujące przystosowania i preferencje grzybów w stosunku do wybieranych przez nie mikrosiedlisk w ciałach mszaków.

Mszaki jako naturalne substraty dla grzybów kortycyjoidalnych i innych

Grzyby kortycyjoidalne (powłocznikopodobne, powłocznikokształtne) to umowna, niesystematyczna nazwa grzybów podstawkowych, najczęściej występujących na drewnie, wykształcających beztrzonowe, rozpostarte owocniki z hymenoforem mniej lub bardziej gładkim lub pokrytym niskimi fałdami, listewkami, brodawkami itp. Dawnej zaliczane były do rodziny *Corticaceae* s.l. i rzędu *Aphyllphorales*. Obecnie ich systematyka uległa daleko idącym zmianom [Wojewoda 1999]. Związki między grzybami kortycyjoidalnymi i mszakami, w których mszaki stanowią podłoże dla grzybów, wydają się być częste, ale są dość słabo udokumentowane. Grzyby mogą porastać mszaki częściowo lub całkowicie. Dla wielu grzybów gałązki mszaków służą do zwiększenia powierzchni hymenium i możliwości rozsiewania zarodników dzięki wzniesieniu ich ponad powierzchnię. W tym procesie część żywego mszaka zostaje zdeformowana, zlepiona i pozbawiona chlorofilu, tak więc wpływ tej grupy grzybów jest negatywny, ograniczający wzrost mszaków [Yurchenko 2006]. Znanych jest kilkadziesiąt gatunków grzybów kortycyjoidalnych związanych z mszakami, z których niektóre rosną w Polsce [Domański 1988, 1991]. Niektóre grzyby kortycyjoidalne, jak *Tomentella brevispina* (Bourdot & Galzin) M.J. Larsen, *Ceratobasidium bicorne* J. Erikss. & Ryvar den i *Athelia phycophila* Jülich, występują wyłącznie na mszakach. Badania na Białorusi wykazały, że najczęstsze powiązania z mszakami, głównie z naziemnymi mchami leśnymi: *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not. i *Hylocomium* spp., tworzy *Amphinema byssoides* (Pers.) J. Erikss., a często także *Athelia epiphylla* Pers. s.l. Z różnymi gatunkami mszaków często współwystępują gatunki z rodzaju *Phanerochaete* oraz *Steccherinum fimbriatum* (Pers.) J. Erikss. Najwięcej gatunków grzybów kortycyjoidalnych związanych jest z mchami z rodzaju *Brachythecium*. Na murszejącym drewnie często takie grzyby jak *Tomentella fuscocinerea* (Pers.) Donk, *Tubulicrinis subulatus* (Bourdot & Galzin) Donk i *Tylospora fibrillosa* (Burt) Donk porastają darnie wątrobowca *Lophocolea heterophylla* (Schrad.) Dumort. Relacje między omawianą grupą grzybów a mszakami mogą powstawać we wczesnych etapach rozwoju. Obserwowano np. związek zarodka nieznanego gatunku mchu ze strzępkami *Tomentella subulacina* (Ellis & Holw.) Wakef. [Yurchenko 2001, 2006].

Grzyby briofilne torfowisk śródleśnych

W obrębie obszarów leśnych w Polsce torfowiska stanowią ważny i niezwykle korzystny element środowiska. W skali światowej ich powierzchnia zajmuje jedynie 3%, a pomimo to skupiają aż

$\frac{1}{3}$ globalnych zasobów węgla w utworach glebowych oraz 10% globalnych zasobów słodkiej wody. Torfowiska towarzyszą lasom na wszystkich kontynentach, stając się współkomponentem krajobrazów leśnych [Tobolski 2007].

Na torfowiskach wysokich i przejściowych szczególną rolę odgrywają torfowce, które charakteryzują się szczególną budową morfologiczną i anatomiczną oraz własnościami torfotwórczymi. Udział w tworzeniu torfowisk niskich mają zazwyczaj mszaki inne niż torfowce. Thormann i Rice [2007] odnotowują łącznie 601 gatunków grzybów ze wszystkich torfowisk na świecie. Największą grupę stanowią workowce (276 gatunków, 46%), a tuż za nimi znajdują się podstawczaki (243 gatunki, 40%). Szczególną grupą grzybów na torfowiskach są gatunki sfagnofilne, związane obligatoryjnie z rodzajem *Sphagnum*. Spośród podstawczaków należą tu przedstawiciele rodzaju *Galerina*, *Psilocybe* oraz *Lyophyllum palustre* [Knudsen, Vesterholt 2008]. Wśród workowców przykładem może być gatunek *Lasiosphaeria sphagnorum* (P.Crouan & H.Crouan) Sacc., związany ze *Sphagnum capillifolium* (Ehrh.) Hedw., *Sph. squarrosum* Crome, *Sph. subsecundum* Nees i *Sph. teres* (Schimp.) Ångstr. [Döbberler 1978]. Grzyby pełnią na torfowiskach rolę strukturalną oraz zwiększają różnorodność biologiczną tych ekosystemów, natomiast jako saprotrofy odgrywają dużą rolę w procesie torfotwórczym, rozkładając obumarłe szczątki mszaków.

Grzyby briofilne w Polsce

Informacje na temat grzybów briofilnych w zbiorowiskach roślinnych pojawiały się w wielu krajowych pracach mykosojologicznych [Ławrynowicz i in. 2004]. Dane na ten temat są jednak rozproszone. Autorzy często wymieniają gatunki fakultatywnie briofilne, takie jak: *Russula emetica* (Schaeff.) Pers.: Fr., *R. claroflava* Grove, *Lactarius thejogalus* (Bull.: Fr.) Gray ss. Neuhoﬀ, *L. helvus* (Fr.) Fr., *Cortinarius semisanguineus* (Fr.) Gillet, *C. cinnamomeus* (L.: Fr.) Fr., *Amanita fulva* (Schaeff.) Pers., *Mycena galopus* ('galopoda') (Pers.: Fr.) P. Kumm., *M. epipterygia* (Scop.: Fr.) Gray, *M. galericulata* (Scop.: Fr.) Gray, *Leccinum niveum* (Fr.) Rauschert i *L. vaariicolor* Watling, które rosną na siedliskach leśnych z udziałem mszaków oraz na torfowiskach. Mchy stwarzają dla nich odpowiednie warunki do wydawania owocników. W naszym kraju stwierdzono również wiele gatunków grzybów związanych z mszakami w sposób obligatoryjny. Badania Stasińskiej [2011], obejmujące torfowiska wysokie i przejściowe Pomorza, prezentują szerokie spektrum gatunków briofilnych rosnących zarówno na torfowiskach otwartych, jak również w ekosystemach torfowiskowych z udziałem drzew. Najnowsze badania Stasińskiej i Sotek [2014] dotyczą jednego z grzybów mykoryzowych – *Leccinum variicolor*, notowanego najczęściej w fitocenozach z udziałem torfowców. W Polsce Środkowej od 2007 roku prowadzone są obserwacje nad makroskopowymi grzybami briofilnymi na torfowiskach [Ławrynowicz, Grzesiak 2009; Grzesiak 2012]. Badaniem objęto torfowiska wysokie (Czarny Ług, Święte Ługi, Rąbień) i przejściowe (Korzeń, Ostoja, Żabieniec). W czasie 19 obserwacji na łącznej powierzchni 210 m² największą sumą owocników wyróżniał się gatunek *Galerina sphagnorum* (1226), a najmniejszą *Galerina calyptata* (9). Badania Grzesiak [2012] wykazały w bezpośrednim otoczeniu grzybów obligatoryjnie briofilnych występowanie 25 gatunków mchów, spośród których grupę 12 gatunków stanowiły torfowce. Najczęściej z grzybami obligatoryjnie briofilnymi występował *Sphagnum fallax* (H. Klinggr.) H. Klinggr. (14 stwierdzeń), który był głównym komponentem badanych torfowisk. Torfowiec ten wyróżniał się także wysoką liczbą notowań z poszczególnymi gatunkami grzybów (239 razy). W bezpośrednim otoczeniu grzybów briofilnych często stwierdzano mchy *Sphagnum magellanicum* Brid. i *Polytrichum commune* Hedw. (7 razy), natomiast najrzadziej obserwowanymi mchami współwystępującymi z grzybami ściśle briofilnymi były m.in. *Sphagnum cuspidatum* Ehrh. ex

Hoffm., *Sph. angustifolium* (C. E. O. Jensen ex Russow) C. E. O. Jensen, *Sph. squarrosus* Crome, *Straminergon stramineum* (Brid.) Hedenäs, *Sciuro-hypnum oedipodium* (Mitt.) Ignatov. & Huttunen, *Polytrichum strictum* Menzies ex Brid. i *Dicranum polysetum* Sw. ex anon. Na uwagę zasługuje obserwacja związku z grzybami rzadkiego w Polsce torfowca *Sphagnum papillosum* Lindb. Spośród grzybów briofilnych z największą liczbą gatunków mchów (11) zanotowany został gatunek *Galerina hypnorum* (Schrank: Fr.) Kühner. Dużą liczbą gatunków (9) stwierdzonych w ich otoczeniu wyróżniły się także *Psilocybe elongata* (Pers.: Fr.) J. E. Lange i *Galerina paludosa*, natomiast z pojedynczymi gatunkami notowano: *Omphalina sphagnicola* (Berk.) M. M. Moser, *Galerina clavata* (Velen.) Kühner, *Galerina fallax* A. H. Sm. & Singer, *Galerina subclavata* Kühner, *Pholiota myosotis* (Fr.: Fr.) Singer i *Psilocybe polytrichi* (Fr.: Fr.) Pears. & Dennis.

Interesujące wyniki obserwacji pasożytniczych workowców pochodzą z Białowieży. Stwierdzono tam występowanie gatunku *Hymenoscyphus subcarneus* (Schumach.) J. Schröt. pasożytującego na wątrobowcu *Cephalozia catenulata* (Huebener) Lindb. [Baral, Krieglsteiner 2006]. W swoich licznych pracach dotyczących briofilnych *Ascomycota* Döbbeler wymienia również gatunki z terenu Polski – *Epibryon plagiochilae* (Gonz. Frag.) Döbbeler z okolic Olsztyna na Warmii [Döbbeler 1985] i *Bryonectria phyllogena* Döbbeler z okolic jeziora Trzemeszno koło Chojnic na Pomorzu Zachodnim [Döbbeler 1999]. Z kolei Benkert [1995] odnotowuje w Polsce gatunek workowca *Neottiella vivida* (Nyl.) Dennis zasiedlający mchy z *Polytrichum piliferum* Hedw. i *P. strictum* Brid.

Wykaz ważniejszych grzybów związanych z mszakami

Na podstawie badań własnych i danych literaturowych ustalono poniższą listę grzybów briofilnych znanych do tej pory z terenu Polski, na które warto zwrócić uwagę.

Workowce [Döbbeler 1985; Benkert 1995; Baral, Krieglsteiner 2006; Chmiel 2006]: *Bryonectria phyllogena* Döbbeler, *Bryoscyphus marchantiae* (Fr.) Spooner, *Epibryon plagiochilae* (Gonz. Frag.) Döbbeler, *Geoglossum sphagnophilum* Ehrenb., *Hymenoscyphus subcarneus* (Schumach.) J. Schröt., *Neottiella heteri* Boud., *N. vivida* (Nyl.) Dennis, *Pseudoplectania sphagnophila* (Pers.) Kreisel, *Sarcoleotia turficola* (Boud.) Dennis [*Ascocoryne turficola* (Boud.) Korf].

Podstawczaki [Wojewoda 2003; Stasińska 2011; Grzesiak 2012]: *Armillaria ectypa* (Fr.) Lamoure, *Arrhenia lobata* (Pers.) Kühner & Lamoure ex Redhead, *A. spathulata* (Fr.) Redhead, *Cyphelostereum laeve* (Fr.) D. A. Reid, *Galerina calyprata* P. D. Orton, *G. clavata* (Velen.) Kühner, *G. fallax* A. H. Sm. & Singer, *G. gibbosa* J. Favre, *G. hypnorum* (Schrank) Kühner, *G. jaapii* A. H. Sm. & Singer, *G. josserandii* Kühner, *G. laevis* Singer, *G. mniophila* (Lasch) Kühner, *G. norvegica* A. H. Sm., *G. paludosa* (Fr.) Kühner, *G. permixta* (P. D. Orton) Pegler & Jaung, *G. josserandii* Kühner, *G. sahlerei* (Quél.) Kühner, *G. sphagnorum* (Pers.) Kühner, *G. stagnina* (Fr.) Kühner, *G. subclavata* Kühner, *G. tibiocystis* (G. F. Atk.) Kühner, *G. vittiformis* (Fr.) Singer, *Gerronema marchantiae* Singer & Cléménçon, *G. postii* (Fr.) Singer, *Hygrocybe coccineocrenata* (P. D. Orton) M.M. Moser, *H. lepida* Arnolds, *H. substrangulata* (Peck) P. D. Orton & Watling, *H. turunda* (Fr.) P. Karst, *Lyophyllum palustre* (Peck) Singer, *L. tylicolor* (Fr.) M. Lange & Sivertsen, *Omphalina oniscus* (Fr.) Quél., *O. philonotis* (Lasch) Quél., *O. sphagnicola* (Berk.) M. M. Moser, *O. umbellifera* (L.) Quél., *Pholiota myosotis* (Fr.) Singer, *Psathyrella sphagnicola* (Maire) J. Favre, *Psilocybe elongata* (Pers.) J. E. Lange, *P. ericacea* (Pers.) Quél., *P. ericaeoides* (P. D. Orton) Noordel., *P. polytrichi* (Fr.) Sacc., *P. turficola* J. Favre, *P. uda* (Pers.) Gillet, *Rickenella fibula* (Bull.) Raith., *R. mellea* (Singer & Cléménçon) Lamoure, *R. setipes* (Fr.) Raith., *Rimbachia arachnoidea* (Peck) Redhead, *R. bryophila* (Pers.) Redhead, *Suillus flavidus* (Fr.) J. Presl.

Podziękowania

Autorzy składają podziękowania podziękowania Panu Profesorowi Kazimierzowi Tobolskiemu i Pani Profesor Małgorzacie Stasińskiej za cenne dyskusje w trakcie przygotowywania niniejszej pracy.

Literatura

- Allen M. F. 1991. The Ecology of Mycorrhizae. Cambridge University Press, Cambridge.
- Baral H.-O., Krieglsteiner L. 2006. *Hymenoscyphus subcarneus*, a little known bryicolous discomycete found in the Białowieża National Park. Acta Mycol. 41 (1): 11-20.
- Benkert D. 1976. Bemerkenswerte Ascomyceten der DDR. I. Zu einigen Arten der Gattung *Amprospora*. De Not. Feddes Repertorium 87: 611-642.
- Benkert D. 1995. Becherlinge als Moosparasiten. Boletus 19: 97-127.
- Benkert D. 1996. Beiträge zur Kenntnis bryophiler Pezizales – Arten. 4. *Octospora similis* (= *O. melina*). Agarica 14: 50-57.
- Berch S. M., Fortin J. A. 1983. *Endogone pisiformis*: axenic culture and associations with *Sphagnum*, *Pinus sylvestris*, *Allium cepa*, and *Allium porrum*. Can. J. Bot. 61: 899-905.
- Boehm E. W. A., McLaughlin D. J. 1988. *Eocronartium muscicola*, a basidiomycetous moss parasitic exploiting gametophytic transfer cells. Can. J. Bot. 66: 762-770.
- Boehm E. W. A., McLaughlin D. J. 1989. Phylogeny and ultrastructure in *Eocronartium muscicola*: meiosis and basidial development. Mycologia 81 (1): 98-114.
- Bujakiewicz A. 1981. Grzyby Babiej Góry. II. Wartość wskaźnikowa macromycetes w zespołach leśnych. A. Uwagi wstępne i charakterystyka lasów regla dolnego. Acta Mycol. 17 (1/2): 3-125.
- Chmiel M. A. 2006. Checklist of Polish Larger Ascomycetes. W: Mirek Z. [red.]. Biodiversity of Poland Vol. 8. W: Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków.
- Daniels B. A., Trappe J. M. 1979. *Glomus epigaeus* sp. nov., a useful fungus for vesicular-arbuscular mycorrhizal research. Can. J. Bot. 57: 539-542.
- Davey M. L. 2009. Diversity, Systematics, and Ecology of Bryophilous Fungi. University of Alberta, Edmonton, Alberta.
- Davey M. L., Currah R. S. 2006. Interactions between mosses (*Bryophyta*) and fungi. Can. J. Bot. 84: 1509-1519.
- Döbbeler P. 1978. Moosbewohnende Ascomyceten I. Die Pyrenocarpen, den Gametophyten besiedelnden Arten. Mitt. Bot. München 14.
- Döbbeler P. 1985. Moosbewohnende Ascomyceten VII. Neufunde einiger Arten der Gattung Epibryon. Mitt. Bot. München 21: 757-773.
- Döbbeler P. 1987. Ascomycetes growing on *Polytrichum sexangulare*. W: Laursen G. A., Ammirati J. F., Redhead S. A. [red.]. Arctic and Alpine Mycology II. Plenum Press, New York, London. 87-107.
- Döbbeler P. 1997. Biodiversity of bryophilous ascomycetes. Biodivers. Conserv. 6: 721-738.
- Döbbeler P. 1999. Two new species of *Bryonectria* (*Hypocreales*, *Ascomycetes*) on bryophytes. Sendtnera 6: 93-102.
- Döbbeler P. 2002. Micronishes occupied by bryophilous *Ascomycetes*. Nova Hedwigia 75: 275-306.
- Döbbeler P. 2005. Three new hypocrealean ascomycetes on bryophytes. Sydowia 57 (2): 179-188.
- Domański S. 1988. Mała flora grzybów. *Basidiomycetes* (Podstawczaki). *Aphylophorales* (Bezblaszkowce). 5. *Corticaceae*. *Acanthobasidium – Irpicodon*. PWN, Warszawa – Kraków.
- Domański S. 1991. Mała flora grzybów. *Basidiomycetes* (Podstawczaki). *Aphylophorales* (Bezblaszkowce). *Stephanosporales* (Stefanosporowce). 6. *Corticaceae*: *Kavinia – Rogersella*, *Stephanosporaceae*: *Lindtneria*. PWN, Warszawa – Kraków.
- During H. J., van Tooren B. F. 1990. Bryophyte interactions with other plants. Bot. J. Lin. Soc. 104: 779-98.
- Felix H. 1988. Fungi on bryophytes, a review. Bot. Helv. 98: 239-269.
- Fenton J. H. C. 1983. Concentral fungal rings in Antarctic moss communities. Trans. Br. Mycol. Soc. 80: 415-420.
- Friedrich S. 1994. Charakterystyka socjologiczno-ekologiczna mikoflory zbiorowisk leśnych Cedyńskiego Parku Krajobrazowego. Zesz. Naukowe Akad. Rolniczej w Szczecinie, Rozprawy 161.
- Grzesiak B. 2012. Grzyby briofilne w zbiorowiskach torfowiskowych Polski Środkowej. Rozprawa doktorska. Zakład Mikologii, Wydział Biologii i Ochrony Środowiska, Uniwersytet Łódzki.
- Hahn H., Bopp M. 1972. Förderung von Protonemawachstum und Knospenbildung bei dem Laubmoos *Funaria hygrometrica* durch Pilze. Z. Pflanzenphysiol. 68: 19-29.
- Knudsen H., Vesterholt J. 2008. Funga Nordica. Agaricoid, boletoid and cyphelloid genera. Nordsvamp, Copenhagen.
- Kost G. 1988. Interaction between *Basidiomycetes* and *Bryophyta*. Moss inhabiting Basidiomycetes III. Endocytobiosis & Cell Res. 5: 287-308.
- Laber D. 2009. Die Funga der Moore des Hochschwarzwaldes. Beiheft zur Zeitschrift für Mykologie 11.
- Ławrynowicz M., Grzesiak B. 2009. Grzyby podziemne i briofilne na tle makromycetes Polski Środkowej. W: Kurowski J. K. [red.]. Szata roślinna Polski Środkowej. Towarzystwo Ochrony Krajobrazu, Wydawnictwo EKO-GRAF, Łódź. 29-37.

- Ławrynowicz M., Bujakiewicz A., Mułenko W. 2004. Mycocoenological studies in Poland. 1952-2002. Monogr. Bot. 93: 1-102.
- Łuszczzyński J. 2000. Udział macromycetes w wybranych zbiorowiskach leśnych rezerwatu torfowiskowego Białe Ługi w Górach Świętokrzyskich. W: M. Lisiewska, M. Ławrynowicz [red.]. Monitoring grzybów. PTB, Sekcja Mikologiczna. Poznań-Toruń: 53-72.
- Müller E. 1977. Systemfragen bei Ascomyceten. W: Frey W. i in. [red.]. Beiträge zur Biologie der niederen Pflanzen. G. Fischer, Stuttgart, New York: 43-57.
- Nebel M., Kreier H. P., Preußing M., Weiß M., Kottke I. 2004. Symbiotic fungal associations of liverworts are the possible ancestors of mycorrhizae. W: Agerer R., Piepenbring M., Blanz P. [red.]. Frontiers in Basidiomycote Mycology. IHW Verlag, Eching, Germany. 339-360.
- Parke J. L., Linderman R. G. 1980. Association of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi with the moss *Funaria hygrometrica*. Can. J. Bot. 58: 1898-1904.
- Ptaszyńska A., Mułenko W., Żarnowiec J. 2009. Bryophytes microniches inhabited by microfungi. Ann. UMCS C 64 (2): 36-43.
- Rabatın S. C. 1980. The occurrence of the vesicular-arbuscular-mycorrhizal fungus *Glomus tenuis* with moss. Mycologia 72: 191-195.
- Racovitza A. 1959. Etude systematique et biologique des champignons des bryophiles. Mem. Mus. Natl. Hist. Nat. Ser. B. Bot. 10: 1-288.
- Redhead S. A., Spicer K. W. 1981. *Discinella schimperii*, a circumpolar parasite of *Sphagnum squarrosum* and notes on *Bryophytomyces sphagni*. Mycologia 73: 904-913.
- Rice A. V., Tsuneda A., Currah R. S. 2006. *In vitro* decomposition of *Sphagnum* by some microfungi resembles white rot of wood. FEMS Microbiol. Ecol. 56: 372-382.
- Simon E. 1987. *Lyophyllum palustre*, a parasite on *Sphagnum*. Biol. Hung. 35: 165-174.
- Stasińska M. 2011. Macrofungi of raised and transitional bogs of Pomerania. Monogr. Bot. 101: 1-143.
- Stasińska M., Sotek Z. 2004. Macromycetes in the communities of *Scheuchzeria-Caricetea nigrae* in the Pomerania region (NW Poland). Acta Mycol. 39 (2): 161-171.
- Stasińska M., Sotek Z. 2014. *Leccinum varicolor* (Basidiomycota, Boletales) in Poland. Acta Mycol. 49 (1): 69-78.
- Thormann M. N. 2006. Diversity and function of fungi in peatlands: a carbon cycling perspective. Can. J. Soil. Sci. 86: 281-293.
- Thormann M. N., Currah R. S., Bayley S. E. 2001. Microfungi isolated from *Sphagnum fuscum* from a southern boreal bog in Alberta, Canada. Bryologist 104: 548-559.
- Thormann M. N., Currah R. S., Bayley S. E. 2002. The relative ability of fungi from *Sphagnum fuscum* to decompose selected carbon substrates. Can. J. Microbiol. 48: 204-211.
- Thormann M. N., Rice A. V. 2007. Fungi from peatlands. Fungal Diversity 24: 241-299.
- Tobolski K. 2007. Problematyka torfowisk na obszarach leśnych. Studia i Materiały CEPL w Rogowie 16: 541-549.
- Tsuneda A., Thormann M. N., Currah R. S. 2000. *Scleroconidioma*, a new genus of dematiaceous Hyphomycetes. Can. J. Bot. 78: 1294-1298.
- Tsuneda A., Thormann M. N., Currah R. S. 2001. Modes of cell-wall degradation of *Sphagnum fuscum* by *Acremonium cf. curvulum* and *Oidiodendron maius*. Can. J. Bot. 79: 93-100.
- Untiedt E., Müller K. 1985. Colonization of *Sphagnum* cells by *Lyophyllum palustre*. Can. J. Bot. 63: 757-761.
- Wojewoda W. 1999. The corticioid fungi of the Polish Carpathians. Wiad. Bot. 43 (3/4): 19-30.
- Wojewoda W. 2003. Checklist of Polish Larger Basidiomycetes. W: Mirek Z. [red.]. Biodiversity of Poland 7. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków.
- Yurchenko E. O. 2001. Corticioid fungi on mosses in Belarus. Mycena 1 (1): 71-91.
- Yurchenko E. O. 2006. Natural substrata for corticioid fungi. Acta Mycologica 41 (1): 113-124.