

PAWEŁ LECH, ANNA ŻÓŁCIAK

## Podatność sadzonek sosny zwyczajnej i świerka pospolitego na infekcję opieńką ciemną w warunkach podwyższonej koncentracji CO<sub>2</sub> w powietrzu\*

Scots pine and Norway spruce seedlings susceptibility to infection by *Armillaria ostoyae* under increased CO<sub>2</sub> concentration

### ABSTRACT

Lech P., Żółciak A. 2017. Podatność sadzonek sosny zwyczajnej i świerka pospolitego na infekcję opieńką ciemną w warunkach podwyższonej koncentracji CO<sub>2</sub> w powietrzu. Sylwan 161 (5): 385-394.

Comparative cultivation experiment was carried out in the greenhouse to verify the assumption that increased air CO<sub>2</sub> concentration (up to 1000 ppm) stimulates the infection intensity and mortality rate of Scots pine and Norway spruce seedlings subjected to the artificial inoculation with *Armillaria ostoyae* (Romagn.) Herink. It was found that increased air CO<sub>2</sub> concentration reduces the intensity of pine and spruce seedlings infection by *A. ostoyae*, what was expressed both by the greater number of healthy and lower number of died seedlings at the end of 16-months-long experiment. However, the statistical significance of the observed differences was confirmed in case of only one out of three *A. ostoyae* isolates used in the experiment. It was also found that during the first 12 months of the experiment growth of pine and spruce seedlings was significantly stimulated by 1000 ppm air CO<sub>2</sub> concentration compared to the ambient air conditions (approximately 380 ppm CO<sub>2</sub>) with not statistically significant effect of *A. ostoyae* presence. It was manifested for both tree species with significantly higher values of diameter at the stem base in all variants subjected to increased air CO<sub>2</sub> concentration. No such difference was observed for the height of seedlings. All the findings suggest that elevated air CO<sub>2</sub> concentration may compensate negative impact of disease on growth at the early stages of pathogen attack.

### KEY WORDS

*Armillaria ostoyae*, growth and mortality of seedlings, infection intensity, CO<sub>2</sub>

### ADDRESSES

Paweł Lech <sup>(1)</sup> – e-mail: P.Lech@ibles.waw.pl

Anna Żółciak <sup>(2)</sup> – e-mail: A.Zolciak@ibles.waw.pl

<sup>(1)</sup> Zakład Zarządzania Zasobami Leśnymi, Instytut Badawczy Leśnictwa; Sękocin Stary, ul. Braci Leśnej 3, 05-090 Raszyn

<sup>(2)</sup> Zakład Ochrony Lasu, Instytut Badawczy Leśnictwa; Sękocin Stary, ul. Braci Leśnej 3, 05-090 Raszyn

### Wstęp

Do najgroźniejszych patogenów drzew leśnych należą sprawcy chorób korzeni, w tym opieńka ciemna (*Armillaria ostoyae* (Romagn.) Herink), najbardziej patogogeniczny gatunek obok opieńki miodowej (*A. mellea* (Vahl) Quél.) zidentyfikowany w Polsce [Żółciak 1999a]. Poraża ona wszystkie

\*Badania, których wyniki zaprezentowano w artykule, zostały sfinansowane przez Ministerstwo Nauki i Szkolnictwa Wyższego w ramach projektu badawczego nr rej. N309 019 31/2393.

główne rodzime gatunki lasotwórcze drzew, jednak największe szkody powoduje w starszych drzewostanach świerkowych oraz w uprawach i młodnikach sosnowych [Żółciak 1999b, 2015]. W Polsce występowanie szkód spowodowanych opieńkową zgnilizną korzeni narastało od około 40-60 tys. ha w końcu lat 50. XX wieku do ponad 200 tys. ha w latach 2000-2005 [Kozłowska i in. 1962; Kozłowska, Brennejen 1965; Sierota i in. 2005]. Po roku 2005 areal występowania opieńkowej zgnilizny korzeni ulegał stopniowemu zmniejszaniu się: poprzez około 100-130 tys. ha w latach 2006-2010, do około 85 tys. ha w roku 2013 i 55 tys. ha w roku 2014 [Małecka 2011, 2015; Żółciak 2015]. Jak wyliczono, choroba opieńkowa może powodować straty w produkcji grubizny osiągające w wieku 100 lat 400 m<sup>3</sup>/ha i finansowe o wartości do 1000 EUR/ha/rok w najsilniej zagrożonych obszarach Beskidu Żywieckiego [Kaliszewski i in. 2007].

Podwyższanie się koncentracji CO<sub>2</sub> w atmosferze obserwowane jest od około 200 lat. W nadchodzących dziesięcioleciach następować będzie ono coraz szybciej, osiągając na koniec bieżącego stulecia, w zależności od przyjętego wariantu zużycia paliw kopalnych i wdrożonych modeli rozwoju gospodarczego, poziom około 490-1250 ppm CO<sub>2</sub> [Climate... 2001]. Tak znacząca zmiana koncentracji CO<sub>2</sub> w powietrzu powodować będzie intensyfikację fotosyntezy [Bazzaz 1990; Vivekanandan i in. 1999]. W przypadku drzew leśnych nastąpi w efekcie większy przyrost biomasy [Norby i in. 1992, 1995], przy czym będzie on najsilniejszy w przypadku korzeni, powodując przy tym zmiany ich architektury i morfologii [Rogers i in. 1994; Saxe i in. 1998]. Jak podają Jongen i in. [1995], Sallas i in. [2001] oraz Drigo i in. [2008], rośliny rosnące w atmosferze wzbogaconej w CO<sub>2</sub> cechują się tkankami o wyższym indeksie C:N, zwiększoną lignifikacją i zawartością związków fenolowych, wykorzystywanych do aktywnej ochrony przed patogenami grzybowymi i foliofagami. W tym kontekście wspomnieć należy o hipotezie kompensacyjnej, według której spowodowany zwiększoną koncentracją CO<sub>2</sub> w powietrzu wzrost intensywności fotosyntezy i efektywności wykorzystania wody, skutkujący większą dostępnością węgla, pozwala roślinom na alokację tych zasobów w większym stopniu na produkcję wtórnych metabolitów (w tym substancji aktywnych w procesach obronnych) niż na wzrost [Hermes, Mattson 1992]. Zgodnie z tą hipotezą wzrost sadzonek świerka i sosny w warunkach podwyższonej koncentracji CO<sub>2</sub> w powietrzu jest w stanie kompensować niekorzystne skutki stresu spowodowanego ozonem [Rodenkirchen i in. 2009] i występowaniem okresowej suszy [Schwanz i in. 1996]. Odnotowywano również zwiększoną odporność na infekcje patogenami wywołującymi mączniaka u jęczmienia hodowanego w atmosferze o koncentracji CO<sub>2</sub> podniesionej do 700 ppm, co było związane ze zdolnością do wykorzystania zwiększonych zasobów w procesach obronnych [Hibberd i in. 1996]. Niestety, w literaturze brak doniesień bezpośrednio odnoszących się do relacji drzewa leśne (w tym sosna zwyczajna i świerk pospolity) – patogeny korzeni (w tym rdzaju *Armillaria*).

Zmiany klimatu pociągną również za sobą pogorszenie warunków wzrostu większości gatunków iglastych, wynikające ze zwiększonej presji konkurencyjnej ze strony gatunków lepiej reagujących na wzrost temperatury i podwyższenie koncentracji CO<sub>2</sub> w powietrzu. W warunkach Polski będą to takie drzewa jak dąb, buk, topola, grab czy jawor [Kowalski 1994; Brzezicki 1995; Fabiszewski 1995]. W tym kontekście należy odnotować także pojawienie się obcych, inwazyjnych organizmów zakłócających funkcjonowanie ekosystemów leśnych, takich jak szrotówek kasztanowcowiaczek (*Cameraria ohridella* Deschka et Dimić) i *Phytophthora* spp., które wcześniej ograniczały zasięg swego występowania do cieplejszych stref klimatycznych [Orlikowski 2005].

Badania poświęcone wpływowi podwyższonej koncentracji CO<sub>2</sub> na wzrost i rozwój opieńiek oraz ich potencjał infekcyjny wskazują na stymulujące oddziaływanie wysokiej koncentracji

CO<sub>2</sub> na wzrost ryzomorf [Hintikka 1974] oraz łatwiejsze formowanie się i rozwój w glebie leśnej inicjalnych kolonii grzybowych [Olszyk i in. 2001]. Podobnie badania własne wykazały pozytywny, stymulujący wpływ podwyższonej do 750 ppm koncentracji CO<sub>2</sub> w powietrzu na ryzomorfo-genę opieńki ciemnej i inicjowanie procesu infekcyjnego [Lech, Żółciak 2006]. Eksperymentalnie wykazano także zdolność grzybów rozkładających drewno, w tym opieńek, do asymilacji CO<sub>2</sub> z atmosfery [Schinner, Concin 1981]. Asymilacja ta była jednak relatywnie niewielka: w przypadku opieńki ciemnej wynosiła 1,3 nCi/g suchej masy, co odpowiadało około 0,017 mg węgla pochodzącego z atmosferycznego CO<sub>2</sub> na 1 g biomasy. Potencjał infekcyjny opieńek miał również zwiększać się wskutek wydłużania się sezonu wegetacyjnego, wzrostu sumy opadów i łagodnych zim [Rykowski 1984]. Niestety, wyniki te są fragmentaryczne i nie dostarczają dostatecznych przesłanek do wnioskowania o kształtowaniu się w przyszłości zagrożenia lasów ze strony opieńkowej zgnilizny korzeni w warunkach wzrostu stężenia atmosferycznego CO<sub>2</sub>.

Wpływ podwyższonej koncentracji CO<sub>2</sub> na kształtowanie się relacji sosna/świerk (drzewo gospodarz) – opieńka ciemna (patogen, sprawca opieńkowej zgnilizny korzeni) nie był dotychczas, poza wcześniejszą pracą Lecha i Żółciak [2006], badany eksperymentalnie i prezentowany w literaturze. Niewiele jest również opracowań odnoszących do innych gatunków drzew i patogenów korzeni. W tym kontekście należy wymienić artykuły Tkaczyka i in. [2014] oraz Oszako i in. [2016] odnoszące się do dębu i buka oraz patogenów z rodzaju *Phytophthora*. Autorzy ci stwierdzili zmniejszenie się długości korzeni drobnych w wyniku oddziaływania *Phytophthora* w warunkach podniesionej do 800 ppm koncentracji CO<sub>2</sub> w powietrzu w porównaniu do warunków kontrolnych (stężenie CO<sub>2</sub> około 400 ppm). Podobne rezultaty osiągnięto w badaniach Fleischmanna i in. [2010], w których wykazano zwiększoną podatność na infekcje ze strony *Phytophthora citricola* sadzonek buka hodowanych w warunkach podwyższonej koncentracji CO<sub>2</sub> w powietrzu. Natomiast Jwa i Walling [2001] stwierdzili zwiększoną tolerancję pomidorów na infekcję *Phytophthora parasitica* powodującą zamieranie korzeni. Z kolei Percy i in. [2002] nie potwierdzili w ramach doświadczenia ASPEN-FACE stymulującego oddziaływania zwiększonej koncentracji atmosferycznego CO<sub>2</sub> na nasilenie infekcji osiki przez grzyb *Melampsora medusae* Thümen. Podwyższone stężenie CO<sub>2</sub> w powietrzu zmniejszało również szkody powodowane na bukach przez brudnicę nieparkę [Henn i in. 2000] oraz powodowało spadek gęstości populacji i szkód wywoływanych przez foliofagi w dębinach [Stiling i in. 2003]. Niejednoznaczność wyników prezentowanych w literaturze badań nie pozwala na określenie wpływu podwyższonej koncentracji atmosferycznego CO<sub>2</sub> na interakcje patogeny – drzewa gospodarze. Pogląd taki dominuje w literaturze [Manning, Tiedemann 1995; Chakraborty i in. 2000; Garrett i in. 2006]. Zwraca się również uwagę na szczupłość dostępnego materiału empirycznego i występowanie luk w wiedzy w tym zakresie [Chakraborty i in. 2008; Pautasso i in. 2010]. To ostatnie odnosi się zwłaszcza do będącej przedmiotem niniejszej pracy relacji opieńka ciemna (patogen korzeni) – sosna i świerk (drzewa gospodarze).

Proces infekcyjny jest wyrazem relacji pomiędzy patogenem a gospodarzem, który przebiega w specyficznych warunkach środowiska, oddziałujących na obydwie strony tej relacji. Wzrost koncentracji atmosferycznego CO<sub>2</sub> oznacza kształtowanie się nowych relacji drzewo (sosna zwyczajna, świerk pospolity) – patogen (opieńka ciemna), o nierozpoznanych konsekwencjach zdrowotnych dla drzew i ich zdolności do odpierania ataków patogenu. Na podstawie podanych powyżej informacji sformułowano hipotezę badawczą o stymulującym wpływie podwyższonej koncentracji CO<sub>2</sub> w atmosferze na intensywność procesu chorobowego, manifestowaną zwiększoną liczbą i tempem zamierania drzew poddanych zabiegowi sztucznej inokulacji.

## Material i metody

W celu weryfikacji postawionej hipotezy badawczej wykonano doświadczenie polegające na hodowli przez 2 kolejne sezony wegetacyjne 2-letnich sadzonek sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris* L.) i 3-letnich sadzonek świerka pospolitego (*Picea abies* (L.) Karst.) w komorze szklarniowej o stężeniu CO<sub>2</sub> w powietrzu około 380 ppm (warunki naturalne) oraz 1000 ppm (stężenie podwyższone względem naturalnego). Część hodowanych sadzonek poddano sztucznej inokulacji 3 izolatami opieńki ciemnej. Dla każdego gatunku drzewa gospodarza (sosny i świerka) wyróżniono po 8 wariantów doświadczenia, dla których czynnikami zmienności były izolaty opieńki ciemnej: 3 warianty + kontrola z sadzonkami nieinokulowanymi oraz 2 poziomy koncentracji CO<sub>2</sub> w powietrzu. We wszystkich wariantach zastosowano takie samo nawadnianie i nawożenie sadzonek.

Do produkcji inokulum wykorzystano czyste kultury 3 izolatów opieńki ciemnej (oznaczono je numerami 11, 30 i 32). Uzyskano je z owocników grzyba zebranych z pniaków świerkowych, w 3 różnych drzewostanach świerkowych położonych na terenie nadleśnictw Ujsoły i Wisła. Gatunek opieńki *Armillaria ostoyae* (Romagn.) Herink zidentyfikowano na podstawie cech morfologicznych owocników. Jako podkładek użyto drewna buka, dębu i leszczyny. Inokulum przygotowano według metodyki Redferna i Filipa [1991]. Odcinki gałęzi, po obmyciu i sterylizacji w autoklawie w temperaturze 108°C, pod ciśnieniem 0,05 MPa przez 20 minut i powtórnej sterylizacji następnego dnia (w tych samych warunkach), inokulowano grzybnią izolatów opieńki ciemnej. W doświadczeniu użyto sadzonek cechujących się w momencie rozpoczęcia doświadczenia możliwie małym zróżnicowaniem podstawowych parametrów biometrycznych (wysokość, grubość w szyi korzeniowej, rozwój pędów bocznych) oraz dobrym stanem zdrowotnym. Sadzonki hodowane w pojemnikach z zakrytym systemem korzeniowym pozyskano ze szkółki leśnej w Nadleśnictwie Chojnów. Każdy z wariantów liczył po 19-26 sadzonek (powtórzeń) w przypadku sosny oraz 20-21 sadzonek w przypadku świerka.

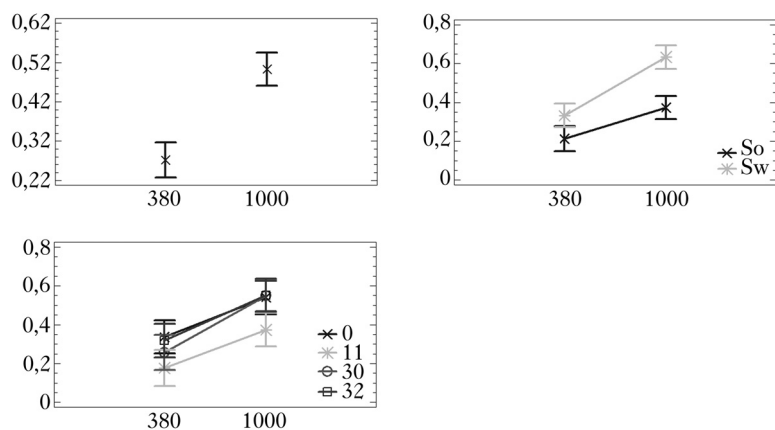
Sadzonki zostały poddane sztucznej inokulacji w dniach 1.-4.07. poprzez umieszczenie w substracie przygotowanych inokulów w odległości około 2-3 cm od szyi korzeniowej sadzonki. Oceny rozwoju ryzomorf opieńki i przebiegu infekcji korzeni dokonano dwukrotnie – zimą po pierwszym sezonie od wprowadzenia inokulum oraz po zakończeniu doświadczenia. Określono liczbę sadzonek w 3 stopniach zdrowotności: zdrowe (bez objawów chorobowych), chore (przebarwienia igliwia na pojedynczych pędach i inne symptomy) oraz martwe i zamierające (zamarły wierzchołek, intensywne przebarwienia wszystkich igieł). Na końcu doświadczenia określono również łączną liczbę wszystkich zamartwych sadzonek w poszczególnych wariantach oraz określono udział inokulów, z których nie rozwinęły się ryzomorfy. Dwukrotnie, w momencie zakładania doświadczenia oraz po roku, wykonano także pomiary wysokości i grubości w szyi korzeniowej badanych sadzonek. Posłużyły one do określenia wpływu czynników doświadczenia na wzrost sadzonek w początkowym jego okresie, kiedy tempo ich zamierania nie było jeszcze wysokie. Z uwagi na dużą liczbę wypadków zrezygnowano z przeprowadzenia tych pomiarów na końcu doświadczenia.

Zebrane wyniki ocen i pomiarów analizowano statystycznie, z wykorzystaniem tablic kontyngencji (dla danych jakościowych – wyróżnionych kategorii zdrowotności sadzonek) oraz jedno- i wieloczynnikowej analizy wariancji (dla cech biometrycznych sadzonek), z uwzględnieniem gatunku sadzonek, izolatu i koncentracji CO<sub>2</sub> w powietrzu, jako źródeł zmienności. Do obliczeń wykorzystano program Statgraphics Centurion XV.

## Wyniki

CECHY BIOMETRYCZNE SADZONEK. Wyniki doświadczenia w szklarni z regulowanym poziomem koncentracji CO<sub>2</sub> pokazały statystycznie istotny i pozytywny wpływ podwyższonej do 1000 ppm koncentracji CO<sub>2</sub> w powietrzu na wzrost sadzonek sosny i świerka. Sadzonki rosnące w podwyższonym stężeniu CO<sub>2</sub> osiągnęły po roku większy przyrost grubości w szyi korzeniowej (ryc. 1). Nie stwierdzono natomiast statystycznie istotnych różnic pod względem przyrostu wysokości pomiędzy sadzonkami hodowanymi przy koncentracji 380 i 1000 ppm CO<sub>2</sub> w powietrzu, przy czym przyrost wysokości świerka był istotnie większy niż sosny (ryc. 2). Wprowadzenie do pojemników z sadzonkami inokulów z poszczególnymi izolatami opieńki nie powodowało reakcji w postaci istotnego zmniejszenia bądź zwiększenia przyrostu wysokości w zależności od koncentracji CO<sub>2</sub>. Zwiększony poziom CO<sub>2</sub> w powietrzu różnicował natomiast tempo przyrostu grubości pomiędzy dwoma badanymi gatunkami drzew. Przy stężeniu 380 ppm wielkości przyrostu grubości sosny i świerka nie różniły się statystycznie istotnie, natomiast przy stężeniu 1000 ppm – tak. W obu przypadkach wielkość przyrostu grubości świerka była wyższa niż sosny (ryc. 1). Użyte w doświadczeniu izolaty opieńki nie miały wpływu na zależność między wielkością przyrostu grubości sadzonek a poziomem koncentracji CO<sub>2</sub> – przy 380 ppm był on statystycznie istotnie niższy niż przy 1000 ppm, zarówno u sadzonek potraktowanych poszczególnymi izolatami opieńki, jak i u sadzonek nieinokulowanych. Wyniki przeprowadzonych analiz statystycznych potwierdzają twierdzenie o stymulującym wpływie zwiększonego stężenia CO<sub>2</sub> w powietrzu na wzrost roślin, w tym przypadku 2-letnich sadzonek sosny zwyczajnej i 3-letnich sadzonek świerka pospolitego w okresie 12 miesięcy hodowli.

OCENA ZAMIERANIA SADZONEK. Zamieranie sadzonek poddanych zabiegowi sztucznej inokulacji 3 izolatami opieńki ciemnej następowało szybciej w warunkach neutralnego stężenia CO<sub>2</sub> w powietrzu (około 380 ppm), na co wskazywały obserwacje wykonane zarówno po pierwszym, jak i po drugim sezonie hodowli. Po 16 miesiącach od podania inokulum z opieńką wariantach

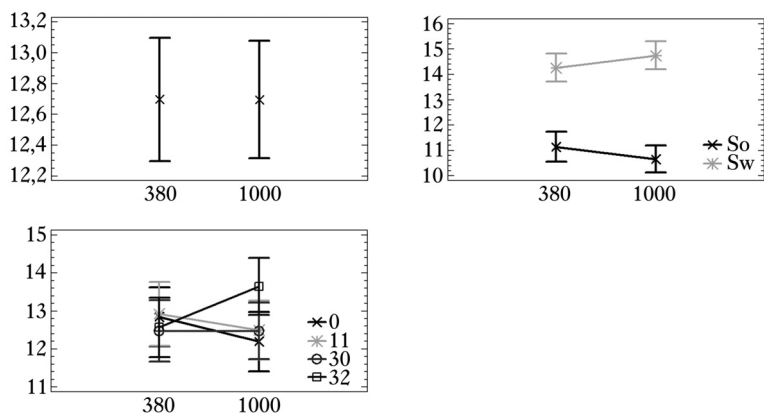


Ryc. 1.

Przyrost grubości w szyi korzeniowej [mm] sadzonek sosny (So) i świerka (Sw) poddanych inokulacji 3 izolatami opieńki ciemnej (11, 30, 32 oraz 0 – bez patogenu) w zależności od koncentracji CO<sub>2</sub> w powietrzu (380 i 1000 ppm)

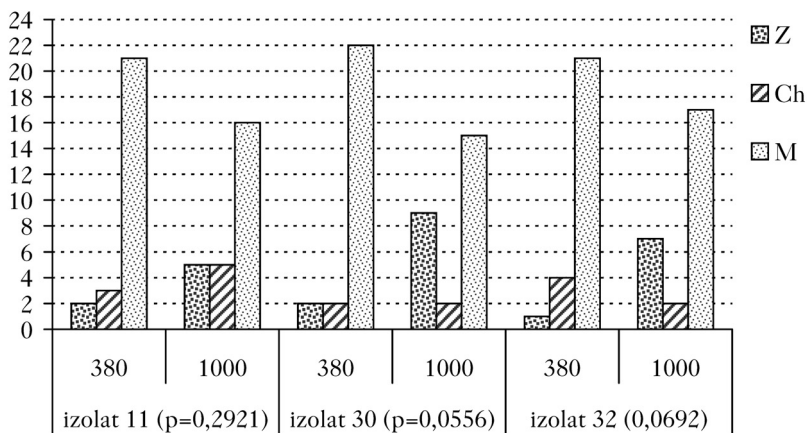
Increment of the diameter at the stem base [mm] for Scots pine (So) and Norway spruce (Sw) seedlings artificially inoculated with *Armillaria ostoyae* isolates (no. 11, 30, 32 and 0 – free from pathogen) in relation to air CO<sub>2</sub> concentration (380 and 1000 ppm)

liczących po 26 sadzonek zdrowe pozostały nie więcej niż 2 sztuki, zaś zamarły 21-22 sztuki. Po tym samym czasie od inokulacji przy podwyższonej koncentracji CO<sub>2</sub> do 1000 ppm zdrowych było od 5 do 9 sadzonek, zaś zamarło od 15 do 17 sadzonek. Nie stwierdzono statystycznie istotnego związku pomiędzy liczebnością sadzonek sosny w kategoriach zdrowotności a stężeniem CO<sub>2</sub> w powietrzu (ryc. 3). W przypadku izolatów nr 30 i 32 wyniki były bliskie powszechnie przyjmowanemu poziomowi istotności (p odpowiednio 0,056 i 0,069). W przypadku świerka intensywność wydzielenia się sadzonek była nieco mniejsza niż w przypadku sosny. Po 16 miesiącach od wprowadzenia inokulum opieńki do pojemników, w wariantach poddanych oddzia-



Ryc. 2.

Przyrost wysokości [cm] sadzonek sosny (So) i świerka (Sw) poddanych inokulacji 3 izolatami opieńki ciemnej (11, 30, 32 oraz 0 – bez patogenu) w zależności od koncentracji CO<sub>2</sub> w powietrzu (380 i 1000 ppm)  
Height [cm] increment for Scots pine (So) and Norway spruce (Sw) seedlings artificially inoculated with *Armillaria ostoyae* isolates (no. 11, 30, 32 and 0 – free from pathogen) in relation to air CO<sub>2</sub> concentration (380 and 1000 ppm)

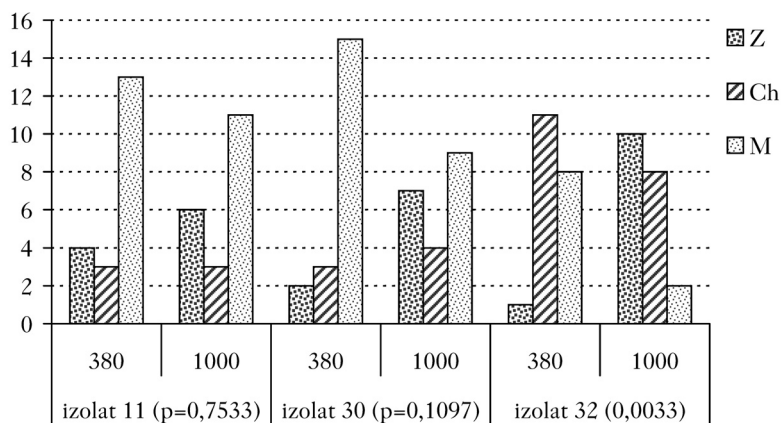


Ryc. 3.

Liczebność sadzonek sosny w kategoriach zdrowotności w zależności od poziomu CO<sub>2</sub> w powietrzu (380 i 1000 ppm) po 16 miesiącach od podania izolatów opieńki ciemnej

Frequency of Scots pine seedlings in health classes in relation to the air CO<sub>2</sub> level (380 and 1000 ppm) after 16 months from artificial inoculation with *Armillaria ostoyae* isolates

Z – zdrowe, Ch – chore, M – martwe; p – prawdopodobieństwo testowe w teście niezależności chi<sup>2</sup>  
Z – healthy, Ch – weakend, M – dead; p – p-value in chi<sup>2</sup> independence test



Ryc. 4.

Liczebność sadzonek świerka w kategoriach zdrowotności w zależności od poziomu CO<sub>2</sub> w powietrzu (380 i 1000 ppm) po 16 miesiącach od podania izolatów opieńki ciemnej

Frequency of Norway spruce seedlings in health classes in relation to the air CO<sub>2</sub> level (380 and 1000 ppm) after 16 months from artificial inoculation with *Armillaria ostoyae* isolates

oznaczenia jak na rycinie 3, denotes as in figure 3

tywaniu 380 ppm CO<sub>2</sub> w powietrzu, sadzonek zdrowych było od 1 do 4, a martwych od 8 do 15 na 20 sadzonek w każdym z wariantów. W wariantach poddanych oddziaływaniu 1000 ppm CO<sub>2</sub> w powietrzu zdrowych sadzonek było 6-10, zaś zamarło 2-11 sztuk. W przypadku izolatów nr 11 i 30 nie stwierdzono statystycznie istotnego związku pomiędzy udziałem sadzonek świerka w wyróżnionych kategoriach zdrowotności a stężeniem CO<sub>2</sub> w powietrzu (ryc. 4).

O odporności świadczy również liczba zdrowych, niewykazujących objawów chorobowych sadzonek, które rosły w obecności ryzomorf opieńki ciemnej rozwijających się z wprowadzonego do doniczki inokulum. Dla neutralnego stężenia CO<sub>2</sub> (380 ppm) stwierdzono u sosny tylko jeden taki przypadek (w pozostałych inokulum opieńki było martwe i ryzomorfy się nie rozwinęły), zaś dla stężenia 1000 ppm – takich sadzonek było łącznie 10. Podobnie było u świerka (odpowiednio 1 sadzonka i 8 sadzonek). Obserwacje te wskazują na większy potencjał obrony sadzonek traktowanych podwyższonymi koncentracjami CO<sub>2</sub> w powietrzu, co w efekcie prowadzi do wolniejszego przebiegu procesu chorobowego.

## Dyskusja

Uzyskane wyniki jednoznacznie wskazują na stymulowanie wzrostu sadzonek sosny i świerka przez podwyższoną do 1000 ppm koncentrację CO<sub>2</sub> w powietrzu. Świadczą o tym statystycznie istotnie wyższe wartości grubości w szyi korzeniowej sadzonek obydwu gatunków hodowanych w podniesionym stężeniu CO<sub>2</sub>. Wynik ten odpowiada dominującemu w literaturze poglądowi, że przy wyższych koncentracjach CO<sub>2</sub> w atmosferze drzewa rosną szybciej i są większe [Saxe i in. 1998], w tym także wynikiem wcześniejszych badań autorów niniejszego opracowania [Lech, Żółciak 2006] czy badań Oszako i in. [2016]. Zjawisko to jest szczególnie silne u młodych i małych drzewek, takich jak zastosowane w doświadczeniu, i z czasem się zmniejsza [Evans 1972]. Szybszy wzrost sadzonek jest skutkiem większej i bardziej efektywnej asymilacji CO<sub>2</sub>, w wyniku której zmianom podlegają również struktura tkanek roślin i ich chemizm [Jongen i in. 1995; Drigo i in. 2008], w tym zawartość związków fenolowych [Sallas i in. 2001; Zvereva, Kozlov 2006]. W efekcie tych zmian oczekiwać można wzrostu odporności sadzonek sosny i świerka hodowanych w podniesionych stężeniach CO<sub>2</sub> w powietrzu na infekcje ze strony *A. ostoyae*.

Wyniki wykonanych doświadczeń i analiz statystycznych odnoszące się do śmiertelności sadzonek wskutek podania czynnika chorobotwórczego, jakim była inokulacja 3 izolatami opieńki ciemnej, potwierdziły te oczekiwania, na co wskazuje mniejsza liczba zmarłych i większa liczba zdrowych sadzonek poddanych oddziaływaniu podwyższonej koncentracji CO<sub>2</sub> w powietrzu stwierdzona na końcu 16-miesięcznego okresu prowadzenia badań. W przypadku sosny różnice te nie były jednak statystycznie istotne dla żadnego z zastosowanych izolatów, chociaż w dwu przypadkach (izolaty nr 30 i 32) rezultaty testu niezależności chi<sup>2</sup> były bliskie powszechnie przyjmowanemu poziomowi statystycznej istotności. Dla świerka stwierdzono statystyczną istotność różnic dla jednego z zastosowanych izolatów (nr 32). Wyniki te falsyfikują postawioną na wstępie hipotezę o wzroście podatności sadzonek sosny i świerka na infekcje ze strony *A. ostoyae* w warunkach podwyższonej do 1000 ppm koncentracji CO<sub>2</sub> w powietrzu. Wskazują one na wolniejszy przebieg opieńkowej zgnilizny korzeni sadzonek hodowanych w warunkach atmosfery wzbogaconej w CO<sub>2</sub>. Wyniki te odbiegają od rezultatów badań Fleischmanna i in. [2010], Tkaczyka i in. [2014] oraz Oszako i in. [2016], którzy stwierdzili stymulujący wpływ podwyższonej koncentracji CO<sub>2</sub> na infekcje sadzonek dębu i buka przez patogeny korzeni rodzaju *Phytophthora* spp. W kilkumiesięcznych eksperymentach [Tkaczyk i in. 2014; Oszako i in. 2016] nie stwierdzono zamierania roślin, natomiast przy dłuższym okresie ekspozycji na oddziaływanie patogenów [Fleischmann i in. 2010] zamierało do około 27% sadzonek, najwięcej w wariantach poddanych oddziaływaniu podwyższonej koncentracji CO<sub>2</sub>. Przyczyną tak bardzo rozbieżnych wyników osiągniętych w wydawałoby się podobnych badaniach mogą być różnice w etiologii procesów chorobowych powodowanych przez opieńki i *Phytophthora*, odmienny sposób prowadzenia doświadczeń czy wreszcie inne zdolności obronne poszczególnych gatunków drzew, w tym te indukowane wzrostem w podwyższonym stężeniu CO<sub>2</sub> w powietrzu. W literaturze niejednokrotnie zwracano uwagę, że zmiany klimatyczne mogą oddziaływać na choroby roślin w sposób zarówno stymulujący, hamujący, jak i być neutralne [Chakraborty i in. 2000; Garrett i in. 2006].

Zwiększone tempo wzrostu sadzonek sosny zwyczajnej i świerka pospolitego oraz wolniejszy przebieg opieńkowej zgnilizny korzeni i spowodowana chorobą mniejsza śmiertelność sadzonek w warunkach podwyższonej koncentracji CO<sub>2</sub> w powietrzu przemawiają na rzecz hipotezy kompensacyjnej jako adekwatnej interpretacji wyników przeprowadzonych badań. Niestety, brak analiz zawartości w tkankach roślin wtórnych metabolitów uniemożliwia jednoznaczną ocenę poprawności takiego rozumowania. Jeżeli jednak byłoby tak w istocie, to wskazywałoby to na silniejsze oddziaływanie podwyższonej koncentracji CO<sub>2</sub> w powietrzu na stymulowanie mechanizmów obronnych sosny i świerka niż powodowany zwiększoną koncentracją wzrost patogeniczności opieńki ciemnej wskutek silniejszego wzrostu i rozwoju ryzomorf – organów infekcyjnych patogenu, co wykazano we wcześniej przeprowadzonych badaniach [Lech, Żółciak 2006].

## Podsumowanie

Podwyższona do 1000 ppm koncentracja atmosferycznego CO<sub>2</sub> z jednej strony stymulowała wzrost sadzonek sosny zwyczajnej i świerka pospolitego, a z drugiej ograniczała ich śmiertelność wskutek porażenia przez opieńkę ciemną. Najbardziej prawdopodobnym wytłumaczeniem wzrostu odporności sadzonek sosny i świerka rosnących w atmosferze wzbogaconej w CO<sub>2</sub> do poziomu 1000 ppm na porażenie przez opieńkę ciemną jest wzmożona produkcja przez rośliny wtórnych metabolitów uczestniczących w procesach obronnych. Jakkolwiek wykonane badania nie pozwalają na definitywne określenie znaczenia podwyższonej koncentracji CO<sub>2</sub> w atmosferze na kształtowanie się relacji opieńka ciemna (patogen grzybowy) – sosna i świerk (drzewa gospodarde), stanowią jednak istotny materiał poznawczy, który powinien podlegać dalszej weryfi-



kacji. Jest to celowe zwłaszcza z uwagi na brak prac empirycznych o zbliżonej tematyce oraz potencjalne znaczenie dla praktyki leśnej.

## Podziękowania

Autrzy pragną podziękować Recenzentowi i Redakcji, których sugestie i uwagi pozwoliły znacząco poprawić manuskrypt artykułu, oraz Panu Kari Korhonenowi za udostępnienie testerów do identyfikacji gatunków opieńek.

## Literatura

- Bazzaz F. A. 1990. The response of natural ecosystems to the rising global CO<sub>2</sub> levels. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21 (1): 167-196.
- Brzeziecki B. 1995. Skale nominalne wymagań klimatycznych gatunków drzew leśnych. *Sylwan* 139 (3): 53-65.
- Chakraborty S., Luck J., Holloway G., Freeman A., Norton R., Garrett K. A., Percy K., Hopkins A., Davis C., Karnosky D. F. 2008. Impacts of global change on diseases of agricultural crops and forest trees. *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources* 3 (054): 1-15.
- Chakraborty S., Tiedemann A. V., Teng P. S. 2000. Climate change: potential impact on plant diseases. *Environmental Pollution* 108: 317-326.
- Climate Change 2001. Synthesis Report. Summary for Policymakers. An Assessment of the Intergovernmental Panel on Climate Change. UNFCCC.
- Drigo B., Kowalechuk C. A., van Veen J. A. 2008. Climate change goes underground: effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on microbial community structure and activities in the rhizosphere. *Biology and Fertility of Soil* 44: 667-679.
- Evans G. C. 1972. Relative growth rate. W: Anderson D. J., Greigh-Smith P., Pitelka F. A. [red.]. *The quantitative analyses of plant growth*. Blackwell Scientific Publications. Oxford, UK. 246-254.
- Fabiszewski J. 1995. Zbiorowiska leśne w atmosferze bogatej w CO<sub>2</sub> – zmiany przewidywalne i nieprzewidywalne. *Sylwan* 139 (3): 41-52.
- Fleischmann F., Raidl W. F., Osswald W. F. 2010. Changes in susceptibility of beech (*Fagus sylvatica*) seedlings towards *Phytophthora citricola* under the influence of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> and nitrogen fertilization. *Environmental Pollution* 158: 1051-1060.
- Garrett K. A., Dendy S. P., Frank E. E., Rouse M. N., Travers S. E. 2006. Climate change effects on plant disease: genomes to ecosystems. *Annual Review of Phytopathology* 44: 489-509.
- Henn M., Schopf R., Fleischmann F., Osswald W. 2000. Einfluss von CO<sub>2</sub> und N auf die Nahrungsqualität der Buche (*Fagus sylvatica*) für den Schwammspinner (*Lymantria dispar*, *Lymantriidae*, *Lepidoptera*). *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie* 13: 433-436.
- Hermes D. A., Mattson W. J. 1992. The Dilemma of Plants: to Grow or Defend. *Quarterly Review of Biology* 67 (3): 283-335.
- Hibberd J. M., Whitbread R., Farrar J. F. 1996. Effects of elevated concentrations of CO<sub>2</sub> on infection of barley by *Erysiphe graminis*. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 48 (1): 37-53.
- Hintikka V. 1974. Notes on the ecology of *Armillaria mellea* in Finland. *Karstenia* (14): 12-31.
- Jongen M., Jones M. B., Hebeisen T., Blum H., Hendrey G. 1995. The effects of elevated CO<sub>2</sub> concentrations on the root growth of *Lolium perenne* and *Trifolium repens* grown in a FACE\* system. *Global Change Biology* 1: 361-371.
- Jwa N.-S., Walling L. L. 2001. Influence of elevated CO<sub>2</sub> concentration on disease development in tomato. *New Phytologist* 149: 509-518.
- Kaliszewski A., Lech P., Oszako T. 2007. The occurrence of, and economic losses caused by *Armillaria* in the Western Carpathian Mts. *Acta Mycologica* 42 (2): 219-233.
- Kowalski M. 1994. Zmiany składu gatunkowego lasów na tle zmian klimatu w ostatnich dwu stuleciach. *Sylwan* 138 (9): 33-44.
- Kozłowska C., Brennejezen B. 1965. Występowanie chorób grzybowych na terenie lasów polskich w latach 1962 i 1963. *Prace IBL* 280.
- Kozłowska C., Brennejezen B., Łukomski S. 1962. Występowanie chorób pochodzenia grzybowego na terenie lasów polskich w latach 1960 i 1961. *Prace IBL* 246.
- Lech P., Żółciak A. 2006. Wzrost sadzonek sosny zwyczajnej i rozwój ryzomorf opieńki ciemnej w warunkach podwyższonej koncentracji CO<sub>2</sub> w powietrzu. *Leś. Pr. Bad.* 4: 17-34.
- Małecka M. 2011. Choroby korzeni. W: Krótkoterminowa prognoza występowania ważniejszych szkodników i chorób infekcyjnych drzew leśnych w Polsce w 2011 roku. *Sękocin Stary*. 126-131.
- Małecka M. 2015. Choroby korzeni. W: Krótkoterminowa prognoza występowania ważniejszych szkodników i chorób infekcyjnych drzew leśnych w Polsce w 2015 roku. *Sękocin Stary*. 143-147.
- Manning W. J., von Tiedemann A. 1995. Climate change: potential effects of increased atmospheric carbon dioxide (CO<sub>2</sub>), ozone (O<sub>3</sub>) and ultraviolet-B (UV-B) radiation on plant diseases. *Environmental Pollution* 88: 219-245.

- Norby R. J., Gunderson C. A., Wullschlegler S. D., O'Neill E. G., McCracken M. K. 1992. Productivity and compensatory responses of yellow-poplar trees in elevated CO<sub>2</sub>. *Nature* 357: 322-324.
- Norby R. J., Wullschlegler S. D., Gunderson C. A., Nietch C. T. 1995. Increased growth efficiency of *Quercus alba* trees in a CO<sub>2</sub>-enriched atmosphere. *New Phytologist* 131: 91-97.
- Olszyk D. M., Johnson M. G., Phillips R. J., Seidler D. T., Tingey D. T., Watrud L. S. 2001. Interactive effects of CO<sub>2</sub> and O<sub>3</sub> on ponderosa pine plant/litter/soil mesocosm. *Environmental Pollution* 115 (3): 447-462.
- Orlikowski L. 2005. *Phytophthora* spp. – new invasive species in Poland. W: Scientific Symposium: Current Problems in Plant Pathology. Lublin, 20-22.09.2005. 35.
- Oszako T., Sikora K., Borys M., Kubiak K., Tkaczyk M. 2016. *Phytophthora quercina* infections in elevated CO<sub>2</sub> concentrations. *Folia Forestalia Polonica* A 58 (3): 131-141.
- Pautasso M., Dehnen-Schmutz K., Holdenrieder O., Pietravalle S., Salama N., Jeger M. J., Lange E., Hehl-Lange S. 2010. Plant health and global change – some implications for landscape management. *Biological Reviews* 85: 729-755.
- Percy K. E., Awmack C. S., Lindroth R. I., Kubiske M. E., Kopper B. J., Isebrands J. G., Pregitzer K. S., Hendrey G. R., Dickson R. E., Zak D. R., Oksanen E., Sober J., Harrington R., Karnosky D. F. 2002. Altered performance of forest pests under atmospheres enriched by CO<sub>2</sub> and O<sub>3</sub>. *Nature* 420: 403-407.
- Redfern D. B., Filip G. M. 1991. Inoculum and infection. W: Shaw C. G., Kile G. A. [red.]. *Armilaria Root Diseases*. Agriculture Handbook 691. U.S.D.A. Forest Service 48-60.
- Rodenkirchen H., Göttlein A., Kozovits A. R., Matyssek R., Grams T. E. E. 2009. Nutrient contents and efficiencies of beech and spruce saplings as influenced by competition and O<sub>3</sub>/CO<sub>2</sub> regime. *European Journal of Forestry Research* 129 (2): 117-128.
- Rogers H. H., Runion G. B., Krupa S. H. 1994. Plant responses to atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment with emphasis on roots and the rhizosphere. *Environmental Pollution* 83: 155-189.
- Rykowski K. 1984. Niektóre troficzne uwarunkowania patogeniczności *Armilaria mellea* (Vahl) Quel. w uprawach sosnowych. *Prace IBL A*, 640: 1-140.
- Sallas L., Kainulainen P., Utrainen J., Holopainen T., Holopainen J. K. 2001. The influence of elevated O<sub>3</sub> and CO<sub>2</sub> concentrations on secondary metabolites of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings. *Global Change Biology* 7 (3): 303-311.
- Saxe H., Ellsworth D. S., Heath J. 1998. Tree and forest functioning in an enriched CO<sub>2</sub> atmosphere. *New Phytologist* 139: 395-436.
- Schinner F., Concin R. 1981. Carbon dioxide fixation by wood rotting fungi. *European Journal of Forest Pathology* 11 (1-2): 120-123.
- Schwanz P., Häberle K.-H., Polle A. 1996. Interactive effects of elevated CO<sub>2</sub>, ozone and drought stress on the activities of antioxidative enzymes in needles of Norway spruce trees (*Picea abies*, [L.] Karsten) grown with luxurious N-supply. *Journal of Plant Physiology* 148 (3-4): 351-355.
- Sierota Z., Małecka M., Stocka T. 2005. Choroby korzeni. W: Krótkoterminowa prognoza występowania ważniejszych szkodników i chorób infekcyjnych drzew leśnych w Polsce w 2005 roku. PGL LP, Warszawa. 102-119.
- Stiling P., Moon D. C., Hunter M. D., Colson J., Rossi A. M., Hymus G. J., Drake B. G. 2003. Elevated CO<sub>2</sub> lowers relative and absolute herbivore density across all species of a scrub-oak forests. *Oecologia* 134: 82-87.
- Tkaczyk M., Sikora K., Nowakowska J. A., Kubiak K., Oszako T. 2014. Effects of CO<sub>2</sub> enhancement on beech (*Fagus sylvatica* L.) seedling root rot due to *Phytophthora plurivora* and *Phytophthora cactorum*. *Folia Forestalia Polonica* A 56 (3): 149-156.
- Vivekanandan M., Babu R. S., Saralabai V. C. 1999. Changes in CO<sub>2</sub> levels and their stress effect on photosynthetic carbon fixation. W: Pessarakli M. [red.]. *Handbook of plant and crop stress*. Marcel Dekker Inc. New York – Basel. 1163-1184.
- Zvereva E. L., Kozlov M. V. 2006. Consequences of simultaneous elevation of carbon dioxide and temperature for plant-herbivore interactions: a metaanalysis. *Global Change Biology* 12: 27-41.
- Żółciak A. 1999a. Identyfikacja gatunków grzybów z rodzaju *Armilaria* (Fr.: Fr.) Staude w Polsce. *Prace IBL A*, 888: 3-21.
- Żółciak A. 1999b. Występowanie grzybów z rodzaju *Armilaria* (Fr.: Fr.) Staude w kompleksach leśnych w Polsce. *Prace IBL A*, 890: 29-40.
- Żółciak A. 2015. Zagrożenie upraw i drzewostanów przez grzyby z rodzaju opieńka (*Armilaria*). *Biblioteczka Leśniczego* 375: 1-16.