


**prof. dr hab.
Maria Rudawska**

Jest kierownikiem Pracowni Badania Związków Symbiotycznych w Instytucie Dendrologii PAN, gdzie wraz z zespołem zajmuje się badaniami nad zbiorowiskami grzybów ektomykoryzowych w ekosystemach leśnych oraz wybranymi zagadnieniami mykoryzy arbuskularnej u drzew.
 mariarud@man.poznan.pl

WPŁYW ZMIAN KLIMATU NA GRZYBY EKTOMYKORYZOWE

O tym, jak prognozowane wzrosty koncentracji CO₂ i temperatury wpłyną na symbiotyczne grzyby ektomykoryzowe, dominujące w ekosystemach leśnych półkuli północnej.

Maria Rudawska, Tomasz Leski

Instytut Dendrologii
Polskiej Akademii Nauk w Kórniku


**dr hab.
Tomasz Leski**

Jest adiunktem w Pracowni Badania Związków Symbiotycznych w Instytucie Dendrologii PAN. Jego zainteresowania badawcze skupiają się na analizie czynników kształtujących zbiorowiska grzybów ektomykoryzowych w ekosystemach leśnych.
 tleski@man.poznan.pl

Od połowy XX w. klimat na Ziemi zmienia się dość szybko i przyjmuje się, że w dużej mierze zjawisko to wywołane jest działalnością człowieka. Prognozy mówią, że do końca XXI w. koncentracja dwutlenku węgla (CO₂) w atmosferze w niektórych regionach naszego globu wzrośnie o 200%, osiągając wartość 540–970 ppm. Ten wzrost koncentracji CO₂ oraz innych gazów cieplarnianych wywołuje zjawisko zwane efektem cieplarnianym, które objawia się globalnym ociepleniem na Ziemi. Międzyrządowy Zespół ds. Zmian Klimatu (w skrócie IPCC) z siedzibą w Genewie, którego zadaniem jest dostarczenie obiektywnej, naukowej informacji na temat zmian klimatu, podaje, że w ciągu ostatnich 150 lat średnia temperatura na świecie wzrosła o prawie 0,8°C i o ok. 1°C w Europie. Według szacunków IPCC do 2100 r. globalna temperatura może wzrosnąć o kolejne 1,8–4,0°C. Należy oczekiwać istotnych zmian w częstości opadów atmosferycznych, a jednocześnie częstotliwość ekstremalnie gorących dni będzie

ulegać zwiększeniu, przy czym liczba dni o niskich temperaturach ulegnie zmniejszeniu. Susze i powodzie będą zdarzały się coraz częściej i będą bardziej intensywne. Wyliczono, że w strefie umiarkowanej wzrost średniej rocznej temperatury o 1°C będzie skutkowało przesunięciem średniej izotermy rocznej, czyli linii łączącej punkty o tej samej temperaturze w kierunku północnym o ok. 140 km, a w górach jej przesunięciem wzwyż o 170 m. Przewiduje się także, że do 2100 r. ubędzie 30–50% masy lodowców, wieczna zmarzlina skurczy się o 16%, a poziom mórz znacznie się podniesie. Ponadto wywołana działalnością człowieka zwiększona depozycja azotu (czyli gromadzenie się azotu w środowisku) ulegnie podwojeniu w stosunku do okresu przedindustrialnego i w ciągu następnego stulecia oczekuje się jej dalszego zwiększenia o 2,5 raza. Rozpoznanie tego, w jaki sposób organizmy na Ziemi zareagują na te zmiany klimatu, jest bardzo istotne i powinno posłużyć opracowaniu strategii mających na celu zmniejszenie negatywnych skutków globalnego ocieplenia.

W wyniku zmian klimatycznych w odległym horyzoncie czasowym istotnym przeobrażeniem mogą ulec składy gatunkowe i typy lasu. Związane to będzie z przesunięciem tzw. optimów ekologicznych, czyli najbardziej korzystnych warunków do wzrostu drzew, w kierunku północnym oraz podniesieniem granicy lasu w górach. Jednak wymagania glebowe drzew mogą stanowić na nowych obszarach barierę



A, D – I. MARIA RUDAWSKA, B, C – TOMASZ LEŚKI

Owocniki grzybów
ektomykoryzowych
(A, B, C, D),
grzybnia zewnętrzna (E)
i ektomykoryzy drzew
leśnych (F, G, H, I)

w dopasowywaniu składów gatunkowych do zmian średniej temperatury i opadów. Stwarza to trudne do przewidzenia problemy dla gospodarki leśnej.

Grzyby ektomykoryzowe

Niezwykle ważny element różnorodności biologicznej ekosystemów leśnych stanowią grzyby. Współczesna systematyka traktuje je jako odrębne, w stosunku do roślin i zwierząt, duże królestwo organizmów żywych. Grzyby występujące w ekosystemach leśnych charakteryzuje ogromna różnorodność gatunkowa oraz funkcjonalna, przejawiająca się obecnością grzybów z różnych grup troficznych, czyli symbiontów, saprotrofów i patogenów.

Symbiotyczne grzyby mykoryzowe tworzą z większością drzew leśnych związek o charakterze mutualistycznym, zwany ektomykoryzą. W ektomykoryzie pomiędzy partnerami dochodzi do obustronnej wymiany niezbędnych do życia substancji odżywczych.

Partner roślinny, czyli drzewo, poprzez wyspecjalizowane struktury (tzw. ektomykoryzy) przekazuje partnerowi grzybowemu wytworzone w procesie fotosyntezy węglowodany, natomiast grzyby dostarczają drzewom wodę i niezbędne związki mineralne z gleby, a także chronią system korzeniowy przed patogenami i skażeniem środowiska. Symbioza mykoryzowa zapewnia roślinom dostęp do substancji odżywczych, umożliwiając rozwój i stabilizując zbiorowiska roślinne większości ekosystemów lądowych. Spośród różnych kategorii mykoryz (mykoryza arbuskularna, ektomykoryza, ektendomykoryza, mykoryza wrzosowatych, storczykowatych itd.), ektomykoryza należy do najbardziej zróżnicowanych. Zróżnicowanie to determinuje liczba gatunków grzybów ektomykoryzowych (EM), które wchodzą w ten typ symbiozy. Dokładna liczba gatunków grzybów EM jest przy obecnym stanie wiedzy trudna do określenia, choć jest wielce prawdopodobne, że może osiągać nawet 20 tys.

Liczba partnerów roślinnych tworzących ektomykoryzy jest stosunkowo niewielka, bo zaledwie ok. 2% gatunków roślin lądowych (głównie drzew) z 39 rodzin związanych jest z grzybami ektomykoryzowymi. Jednak ta stosunkowo niewielka grupa gatunków tworzących ektomykoryzy ma ogromne znaczenie ekologiczne i ekonomiczne, ponieważ jest niezwykle ważnym składnikiem ekosystemów leśnych we wszystkich strefach klimatycznych, ze szczególnym uwzględnieniem lasów umiarkowanych i borealnych półkuli północnej. Szacunki wskazują, że aż 60% osobników drzew na kuli ziemskiej to drzewa z ektomykoryzą. Ektomykoryza występuje przede wszystkim u roślin drzewiastych z rodzin: sosnowate, bukowate, brzo-zowate, wierzbowate, lipowate, leszczynowate etc. Dla większości gatunków drzewiastych, u których stwierdzono występowanie grzybów EM, ten związek symbiotyczny ma charakter obligatoryjny. Przyjmuje się, że zmiany klimatu mogą oddziaływać na grzyby zarówno bezpośrednio, poprzez wpływ na ich wzrost i fizjologię, ale także pośrednio, poprzez wpływ na środowisko, a także relacje z innymi organizmami i prze-

Ta niewielka grupa gatunków drzew tworzących ektomykoryzy ma ogromne znaczenie ekologiczne i ekonomiczne – jest niezwykle ważnym składnikiem ekosystemów leśnych.

jawiać się w zmianach w ich rozmieszczeniu, strukturze ilościowej i jakościowej, ekofizjologii, aktywności życiowej, a także w częstotliwości i obfitości wytwarzania struktur reprodukcyjnych, czyli owocników. Zmiany te mogą mieć swoje trudne do przewidzenia konsekwencje, głównie dla ekosystemów leśnych.

Wpływ CO₂ na ektomykoryzy i grzyby ektomykoryzowe

Wpływ podwyższonej koncentracji CO₂ na zbiorowiska grzybów EM związany jest głównie ze zwiększeniem aktywności fotosyntetycznej drzew, a tym samym zwiększonym przemieszczaniem zasymilowanego węgla (cukrów) do korzeni i grzybów EM. Z kolei drobne korzenie i ektomykoryzy mogą w formie wydzielin, czyli eksudatów, przekazywać zwiększoną pulę węgla do podłoża, wpływając w ten sposób na kompozycję mikroorganizmów związanych z korzeniami różnych gatunków roślin. Konsekwencją tego łańcucha zdarzeń jest przyspieszenie krążenia węgla, które może wywoływać zmiany zarówno w stopniu ko-

lonizacji korzeni przez grzyby ektomykoryzowe, jak też w strukturze gatunkowej tych grzybów. W doświadczeniach prowadzonych w warunkach laboratoryjnych wykazano m.in., że biomasa grzybni produkowanej przez grzyb EM włośnianka rosista w związku symbiotycznym z siewkami sosny zwyczajnej była w warunkach podwyższonej zawartości CO₂ trzykrotnie wyższa niż na siewkach rosnących w warunkach kontrolnych. Zwiększony wzrost zewnętrznej grzybni wokół siewek sosny zwyczajnej, rosnących w warunkach podwyższonego stężenia CO₂, stwierdzono także dla takich popularnych symbiontów EM sosny zwyczajnej, jak maślak sitarz i krowiak podwinięty, czyli olśzówka. Grzyb EM purchatnica piaskowa w symbiozie z siewkami sosny zwyczajnej wytwarzał w warunkach podwyższonego stężenia CO₂ trzy razy więcej bardzo rozbudowanych mykoryz koralowatych, a grzybnia zewnętrzna przenikająca podłoże wokół drobnych korzeni i ektomykoryz miała dwa razy wyższą biomasę. Wiele innych doświadczeń przeprowadzonych w warunkach eksperymentu laboratoryjnego także pokazało, że podwyższona koncentracja CO₂ zwiększa procent kolonizacji korzeni drobnych przez grzyby EM, a także stymuluje rozwój korzeni drobnych, na których rozwijają się ektomykoryzy. Z uwagi na niezwykle istotną rolę ektomykoryz w odżywianiu drzew, stymulacja rozwoju grzybni EM oraz ektomykoryz powinna skutkować lepszym zaopatrzeniem drzew w składniki pokarmowe. Sytuacja jest jednak bardziej skomplikowana, ponieważ nie wszystkie doświadczenia dają jednoznaczne wyniki. Niektórzy badacze wskazują, że wzrost obfitości ektomykoryz w warunkach podwyższonej zawartości CO₂ jest krótkotrwały albo wcale nie występuje. Na przykład biomasa grzybni oraz ektomykoryz tworzonych z sosną zwyczajną przez czerniaka pospolitego i grzyby z rodzaju maślak nie ulegały zmianie pod wpływem zwiększonego stężenia CO₂. Z kolei w doświadczeniu pomiędzy sosną żółtą i grzybem purchatnica piaskowa wpływ CO₂ nie wystąpił po czterech miesiącach doświadczenia, ale wzrost kolonizacji ektomykoryzowej odnotowano pod koniec roku od rozpoczęcia doświadczenia. Te wyniki pokazują, że w warunkach podwyższonej koncentracji CO₂ interakcje pomiędzy grzybami EM i drzewem mogą być dość zróżnicowane. Doświadczenia polowe z wykorzystaniem specjalnych komór umożliwiających wzrost drzew w warunkach podwyższonego stężenia CO₂ pokazują, że reakcje roślin/drzew zależą od czasu ekspozycji na podwyższone stężenie CO₂. Wiele doświadczeń trwających krótko (dni, tygodnie, miesiące) wykazuje tylko efekt przejściowy, szybko zanikający po zaprzestaniu działania podwyższonego stężenia CO₂. Dłuższe doświadczenia, wykonane z użyciem topól, buka, brzozy, świerka, pokazują, że drzewa te, rosnąc w warunkach podwyższonej koncentracji CO₂, wykazują zróżnicowane reakcje objawiające się wzrostem biomasy korzeni, zwiększoną liczbą korze-

ni drobnych oraz zmianami w strukturze gatunkowej grzybów EM. Uzyskane wyniki odnośnie do struktury mykoryz nie są jednak całkowicie jednoznaczne i wydają się zależeć od gatunku drzewa i partnerów grzybowych tworzących dane zbiorowisko. Bardziej spójny wydaje się wpływ CO₂ na produkcję owocników. We wspomnianych doświadczeniach polowych na ogół uzyskiwano wzrost liczby pojawiających się owocników i ich biomasy, w szczególności w odniesieniu do grzybów późnego stadium rozwojowego drzew, takich jak zasłonaki i koźlarze. Ostatecznie wpływ podwyższonej koncentracji CO₂ na ektomykoryzy powinien być rozpatrywany w kontekście innych, także zmieniających się czynników środowiskowych, ponieważ wiele z nich, jak depozycja azotu, temperatura, wilgotność i inne przejawy zmian klimatu, mogą oddziaływać na procesy zachodzące w ekosystemach leśnych, a tym samym na interakcje pomiędzy drzewami i ich grzybowymi partnerami symbiotycznymi.

Wpływ temperatury

Chociaż grzyby znane są z tego, że tolerują bardzo szeroki zakres temperatur (od -17,5 do +40°C), to jednak nie można wykluczyć bezpośredniego wpływu wzrostu temperatury gleby na rozwój sieci strzępek tworzących grzybnię zewnętrzną. Ponadto odwodniona gleba może zwiększać zamieranie drobnych korzeni, na których zawiązują się ektomykoryzy, zmniejszając tym samym stopień kolonizacji mykoryzowej.

Globalne ocieplenie wydaje się wpływać na symbiozę EM przede wszystkim w sposób pośredni poprzez oddziaływanie na funkcjonowanie partnera roślinnego, czyli drzewo. W ostatnich latach zarówno w Europie, jak i w Ameryce Północnej przeprowadzono doświadczenia z podgrzewaniem gleby w celu określenia, jak zmienia się w tych warunkach jakościowa i ilościowa struktura zbiorowisk grzybów EM. Uzyskane wyniki są niejednoznaczne. Część badań wskazuje na istotny spadek różnorodności gatunkowej grzybów EM na poletkach podgrzewanych, podczas gdy inne doświadczenia dają zupełnie odwrotne wyniki. Pozytywny wpływ podgrzewania gleby, szczególnie w sytuacji bez dodatkowego nawożenia, na różnorodność grzybów EM uzyskano w doświadczeniu z siewkami brzozy karłowatej na Alasce (USA). Ponadto zaobserwowano ciekawe przesunięcie w strukturze ektomykoryz, związane ze wzrostem udziału grzybów z rodzaju zasłonak, posiadających zdolność rozkładu białek, i z obniżeniem udziału grzybów, głównie z rodzaju gołąbek, preferujących azot w formie nieorganicznej. Takie wyniki wskazują, że ocieplenie podłoża poprzez wpływ na strukturę ektomykoryz może zmienić obieg pokarmów i tym samym ułatwić ekspansję brzozy karłowatej w warunkach tundry. Inne badania wykazały, że w wyniku jednoczesnego podgrzewania i podsuszania gleby następuje zwiększenie obfitości grzybów należących

do workowców i obniżenie obfitości grzybów należących do podstawczaków. Przymuszczalnie zjawisko to jest wywołane w dużej mierze zmniejszeniem dostępności wody. Podobnie trwający trzy lata eksperyment przeprowadzony w Alpach na granicy lasu z udziałem modrzewia europejskiego i sosny hakowatej wykazał istotny wpływ podgrzewania podłoża na strukturę zbiorowiska grzybów EM. Z kolei doświadczenie wykonane w Tyrolu, w Austrii, w lasach świerkowych, w których w okresach bez okrywy śnieżnej przez trzy lata podgrzewano powierzchnię gleby, nie wykazało wpływu podgrzewania na strukturę zbiorowisk mikroorganizmów, w tym grzybów EM. Jednocześnie istnieją doświadczenia, w których na poletkach z podgrzewanym podłożem uzyskano znaczne zmniejszenie bogactwa gatunkowego grzybów EM. Tak było w trwającym 18 lat eksperymencie przeprowadzonym w warunkach wilgotnej tundry na Alasce, w którym w trakcie dwóch miesięcy letnich podnoszono temperaturę o 2°C. Na sadzonkach brzozy karłowatej wykazano znaczną reorganizację zbiorowiska grzybów EM. Bogactwo ga-

Globalne ocieplenie prawdopodobnie wpływa na symbiozę EM przede wszystkim poprzez oddziaływanie na funkcjonowanie partnera roślinnego, czyli drzewo.

tunkowe grzybów EM należących do podstawczaków uległo zmniejszeniu, a ich kompozycja, podobnie jak we wspomnianym wcześniej doświadczeniu, uległa zmianie w kierunku gatunków z rodzaju zasłonak, tworzących ektomykoryzy o niezbyt rozbudowanej sieci grzybni zewnętrznej. Wyniki te pokazują, że grzyby z rodzaju zasłonak w warunkach wilgotnej tundry są prawdopodobnie bardziej odporne i lepiej od innych grzybów zaadaptowane do warunków powodowanych przez ocieplenie. Jednak nadal niewielka liczba danych eksperymentalnych nie pozwala na postawienie wiarygodnej prognozy odnośnie do wpływu ocieplenia klimatu na określone grupy grzybów EM.

Konkluzja

Zmiany klimatu mogą na różne sposoby oddziaływać na relacje pomiędzy grzybami EM i ich partnerami roślinnymi, czyli głównie drzewami. Skutki tych oddziaływań zależą od czynnika wywołującego zmianę klimatu (wzrost koncentracji CO₂, podwyższenie temperatury etc.), gatunku drzewa, przynależności systematycznej grzybów, typu ekosystemu, typu gleby etc.