Uniwersytet Przyrodniczy w Poznaniu

Wydział Leśny i Technologii Drewna

Natalia Kartawik

Struktura zbiorowisk grzybów drewna sosnowego w drzewostanie pohuraganowym

The structure of fungal communities in a pine wood stand after a hurricane

Rozprawa doktorska w dziedzinie nauk rolniczych w dyscyplinie nauki leśne

Doctoral thesis in agricultural sciences in the forestry science discipline

Promotor:

prof. UPP dr hab. Jolanta Behnke-Borowczyk

Katedra Entomologii i Fitopatologii Leśnej

Wydział Leśny i Technologii Drewna

Uniwersytet Przyrodniczy w Poznaniu

Poznań, 2023

prof. UPP dr hab. Jolanta Behnke-Borowczyk

Oświadczenie promotora rozprawy doktorskiej

Oświadczam, że niniejsza rozprawa doktorska pt.: „**Struktura zbiorowisk grzybów drewna sosnowego w drzewostanie pohuraganowym**” została przygotowana pod moim kierunkiem i stwierdzam, że spełnia ona warunki do przedstawienia jej w postępowaniu o nadanie stopnia naukowego.

Data ..... Podpis promotora rozprawy .....

mgr inż. Natalia Kartawik

Oświadczenie autora rozprawy doktorskiej

Niniejszym oświadczam, że przedłożoną rozprawę doktorską pt.: „**Struktura zbiorowisk grzybów drewna sosnowego w drzewostanie pohuraganowym**” napisałam samodzielnie, tj.:

- nie zleciłam opracowania rozprawy lub jej części innym osobom,

- nie przepisałam rozprawy lub jej części z innych opracowań i prac związanych tematycznie z moją pracą,

- korzystałam jedynie z niezbędnych konsultacji,

- wszystkie elementy rozprawy, które zostały wykorzystane do jej realizacji (cytaty, ryciny, tabele, programy itp.), a nie będące mojego autorstwa, zostały odpowiednio zaznaczone wraz z podaniem źródła ich pochodzenia,

- rozprawa nie była wcześniej przedmiotem procedur związanych z uzyskaniem stopnia naukowego.

Oświadczam ponadto, że niniejsza wersja rozprawy jest identyczna z załączoną wersją elektroniczną.

Mam świadomość, że złożenie nieprawdziwego oświadczenia skutkować będzie niedopuszczeniem do dalszych czynności postępowania w sprawie nadania stopnia doktora lub cofnięciem decyzji o nadaniu mi stopnia doktora oraz wszczęciem postępowania dyscyplinarnego.

Data ..... Podpis autora rozprawy .....

Spis treści

STRESZCZENIE **5**

SUMMARY **6**

1. WSTĘP **7**

2. PRZEGLĄD LITERATURY **11**

2.1 Ogólna charakterystyka grzybów *11*

2.2 Zbiorowiska grzybów zasiedlających drewno *13*

3. METODYKA **20**

3.1 Powierzchnia badawcza *20*

3.2 Sposób pobrania prób *23*

3.3 Analizy laboratoryjne *26*

3.4 Analizy bioinformatyczne *27*

3.5 Analizy udziału pierwiastków biogennych *28*

3.6 Analizy statystyczne *29*

4. WYNIKI **30**

4.1 Zbiorowiska grzybów rok, trzy oraz pięć lat po wystąpieniu klęski *30*

4.2 Zbiorowiska grzybów w drzewach nieuszkodzonych, wiatrołomach i wiatrowałach *37*

4.3 Indeksy różnorodności *42*

4.4 Analiza składu podobieństwa PCoA *49*

4.5 Udział pierwiastków biogennych *53*

4.6 Grzyby powodujące zgniliznę drewna *55*

4.7 Grzyby nadrzewne *57*

5. DYSKUSJA **58**

6. PODSUMOWANIE **70**

7. BIBLIOGRAFIA **72**

STRESZCZENIE

Zbiorowiska grzybów są skomplikowanym elementem przyrody i składają się z wielu, jednocześnie oddziałujących na siebie gatunków. Złożoność tych społeczności wzrasta proporcjonalnie wraz z pojawianiem się kolejnych taksonów i tworzeniem wzajemnych powiązań między gatunkami. Skład zbiorowisk grzybów zmienia się w czasie i przestrzeni, a zmiany te są napędzane przez działanie czynników abiotycznych oraz przez występującą w materii pulę potencjalnych gatunków kolonizujących. Wraz ze zmieniającymi się warunkami klimatycznymi i coraz częściej występującymi ekstremalnymi zjawiskami pogodowymi wzrasta częstość oraz rozmiar szkód powodowanych przez silne wiatry. Cele pracy to: (I) jakościowa i ilościowa analiza składu zbiorowisk grzybów zasiedlających drewno sosen (a) rok oraz trzy i pięć lat od uszkodzenia; (b) sosen nieuszkodzonych i uszkodzonych (wiatrołomów, wiatrowałów) w wyniku wystąpienia huraganu, (II) analizie zmian udziału grup troficznych (patogeny, saprotrofy, endotrofy, mykoryzowe) zasiedlających drewno sosnowe, uszkodzone przez huragan sosen (a) rok oraz trzy i pięć lat od uszkodzenia; (b) nieuszkodzonych i uszkodzonych (wiatrołomów, wiatrowałów) w wyniku wystąpienia huraganu. Celem dodatkowym była analiza zmian zawartości pierwiastków biogennych (azot, węgiel, wodór) w drewnie sosnowym uszkodzonym przez huragan na początku procesu rozkładu. Powierzchnię badawczą wyznaczono w drzewostanie pohuraganowym w Nadleśnictwie Gniezno. Na każdym poletku badawczym, wytypowano trzy drzewa zróżnicowane pod względem sposobu uszkodzenia przez wiatr: drzewo nieuszkodzone, drzewo bez korony (wiatrołom) oraz drzewo leżące z systemem korzeniowym nad ziemią (wiatrował). W listopadzie w latach 2018, 2020, 2022 pobierano próby drewna w postaci odwiertów. Analizę zbiorowisk przeprowadzono w oparciu o region ITS1 przy użyciu sekwencjonowania systemem Illumina. Zbiorowiska grzybów na początku procesu rozkładu drewna sosnowego charakteryzowały się dużym bogactwem ilościowym i gatunkowym. Najliczniej występowały: *Armillaria* spp*, Coniophora arida, Diplodia* spp, *Postia* spp., *Trichoderma* spp, *Xylodon flaviporus* i *Xylodon* spp. Mimo że wykazano obecność różnych grup troficznych, zbiorowiska były zdominowane przez saptrotrofy. Zaobserwowano, że każdym rokiem zwiększał się udział taksonów z gromady *Basidiomycota* powodujących brunatną zgniliznę drewna.

Słowa kluczowe: Pinus sylvestris, zgnilizna, różnorodność, martwe drewno, zmiany

SUMMARY

Fungal communities are intricate components of the natural world, comprising numerous species that interact simultaneously. The complexity of these communities increases proportionally with the emergence of additional taxa and the formation of mutual interactions among species. The composition of fungal communities changes over time and space, driven by the influence of abiotic factors and the pool of potential colonizing species available in the substrate. With shifting climatic conditions and the growing occurrence of extreme weather events, the frequency and magnitude of damages caused by strong winds are on the rise. The objectives of this study are: (I) qualitative and quantitative analysis of fungal community composition inhabiting pine wood (a) one year, three years, and five years after damage; (b) undamaged and damaged pine wood (due to windbreaks and windthrows) resulting from a hurricane (II) analysis of changes in the proportion of trophic groups (pathogens, saprotrophs, endotrophs, mycorrhizal fungi) inhabiting damaged pine wood (a) one year, three years, and five years after damage; (b) undamaged and damaged pine wood (due to windbreaks and windthrows) resulting from a hurricane. An additional objective was to analyze changes in the content of biogenic elements (nitrogen, carbon, hydrogen) in hurricane-damaged pine wood at the initial stages of decomposition. The research area was delineated in a forest stand in the Gniezno Forest District. In each research plot, three trees were selected, varying in the manner of wind-induced damage: undamaged trees, trees without crowns (windbreaks), and trees lying above ground with their root systems intact (windthrows). In November of the years 2018, 2020, and 2022, wood samples were collected in the form of drillings. Commu nity analysis was conducted based on the ITS1 region using Illumina sequencing. Fungal communities at the initial stages of pine wood decomposition exhibited high quantitative and qualitative richness. The most abundant species included *Armillaria* spp*, Coniophora arida, Diplodia* spp, *Postia* spp., *Trichoderma* spp, *Xylodon flaviporus* and *Xylodon* spp. Although the presence of various trophic groups was demonstrated, saprotrophs dominated the fungal communities. Each year, there was an increasing representation of *Basidiomycota* taxa responsible for brown wood rot.

Keywords: Pinus sylvestris, wood decay, diversity, deadwood, changes

1. WSTĘP

Sukces grzybów w opanowaniu ekosystemów na Ziemi jest oparty na ich zdolności do zajmowania wielu przestrzeni. Zdolność ta wynika między innymi z dużej zmienności w sposobach rozprzestrzeniania się oraz różnorodności filogenetycznej i funkcjonalnej. Grzyby pełnią kluczową rolę we właściwym utrzymaniu ekosystemów lądowych, wykorzystując zasoby węgla zgromadzone w materii, którą rozkładają Mogą być patogenami, saprotrofami, wchodzić w relacje symbiotyczne, a także wpływać na aktywność metaboliczną prokariotów i eukariotów.

Zbiorowiska grzybów są skomplikowanym elementem przyrody. Składają się z wielu, jednocześnie oddziałujących na siebie gatunków. Złożoność tych społeczności wzrasta proporcjonalnie wraz z pojawianiem się kolejnych taksonów i tworzeniem wzajemnych powiązań między gatunkami (Beckage i in., 2011). Skład zbiorowisk grzybów zmienia się w czasie i przestrzeni, a głównymi impulsami zmian struktury tych zbiorowisk w drewnie są warunki biologiczne, chemiczne i fizyczne (Rayner i Boddy, 1988). Na ich różnorodność wpływają właściwości gleby, światło (Seibold i in., 2015), elementy biotyczne środowiska (Lauber i in., 2008) i warunki klimatyczne (Tomao i in., 2020). Wpływ klimatu na konkurencję wśród grzybów rozkładających drewno jest jednak drugorzędny (Maynard i in., 2018). Zmiany zachodzące w zbiorowiskach grzybów są napędzane przez działanie powyższych czynników na materię, w której znajdują się grzyby oraz przez występującą w niej pulę potencjalnych gatunków kolonizujących (Boddy i Hiscox, 2017). Taksony te, mogą wywierać silny wpływ na kształtowanie się zbiorowiska, co może być postrzegane jako efekt priorytetowy (Ottosson i in., 2014). Wpływ, jaki dany gatunek może mieć na rozwój zbiorowiska w wyniku jego wcześniejszego pojawienia się w danym miejscu, określa się prawem pierwszeństwa (Chase i Leibold, 2003). Zmiany jakościowe i ilościowe grzybów w efemerycznym podłożu, jakim jest rozkładane drewno nie jest popularnym tematem badawczym, ale jest zjawiskiem niezbędnym, dla prawidłowego funkcjonowania ekosystemów leśnych (Benbow i in., 2019; Seibold i in., 2023).

Na podstawie art. 111 ust. 3 ustawy z dnia 16 kwietnia 2004 r. o ochronie przyrody (Dz. U. z 2015 r. poz. 1651, 1688 i 1936) Rada Ministrów dnia 6 listopada 2015 roku podjęła uchwałę, do której załącznik stanowi Program ochrony i zrównoważonego użytkowania różnorodności biologicznej wraz z Planem działań na lata 2015–2020. W tym programie zawarto, że jednym z zadań współczesnego leśnictwa wielofunkcyjnego jest monitorowanie

stanu zasobów martwej materii organicznej w lesie. Materię tę, stanowią mniejsze i większe fragmenty drzew powstałe w wyniku ich uszkodzenia i zamierania, co stanowi efekt działania czynników biotycznych i abiotycznych. Pomimo pozytywnego znaczenia martwego drewna w zachowaniu różnorodności biologicznej, nie ma prostych i jednoznacznych regulacji dotyczących pozostawiania go w drzewostanach gospodarczych. Problemy w ich opracowaniu wynikają ze zróżnicowania siedlisk oraz słabego poznania zmian zachodzących w zbiorowiskach grzybów zasiedlających drewno w procesie rozkładu. Konsekwentne prowadzenie obserwacji z wykorzystaniem najnowszych metod badawczych może doprowadzić do większej przewidywalności dynamiki zbiorowisk grzybów. Przewidywalność z kolei, pozwala na bardziej efektywne zarządzanie, a w przypadku gospodarki leśnej może skutkować zachowaniem ciągłości produkcji, a także uzyskiwaniem dobrej jakości surowca drzewnego przy minimalizacji negatywnego wpływu na środowisko. Obecnie obserwuje się negatywne skutki dynamicznie zachodzących zmian klimatu, między innymi w postaci występowania silnych wiatrów, które uszkadzają drzewostany. Uszkodzenia drzew z perspektywy człowieka, są rozpatrywane w kategorii strat ekonomicznych. Uzyskane informacje na temat zmian zachodzących w zbiorowiskach grzybów w drewnie sosny zwyczajnej na siedliskach boru mieszanego świeżego, mogą stanowić punkt odniesienia i pomóc w podejmowaniu decyzji o pozostawianiu lub usuwaniu martwych drzew na powierzchniach o warunkach zbliżonych do referencyjnych.

Pytania badawcze:

1. Czy zbiorowiska grzybów na początku procesu rozkładu drewna charakteryzują się dużym bogactwem ilościowym i jakościowym?
2. Czy sposób uszkodzenia sosen przez wiatr wpływa na bogactwo ilościowe i jakościowe zbiorowisk grzybów występujących w ich drewnie?
3. Czy rozkładane drewno pozostawione w lasach jest zasiedlane przez grzyby należące do różnych grupy troficznych (patogeny, saprotrofy, endotrofy, mykoryzowe)?
4. Jak zmienia się zawartość pierwiastków biogennych na początku procesu rozkładu drewna sosnowego (azot, węgiel, wodór)?

Cele pracy:

1. Jakościowa i ilościowa analiza składu zbiorowisk grzybów zasiedlających drewno
   a) sosen rok oraz trzy i pięć lat od uszkodzenia;
   b) sosen nieuszkodzonych i uszkodzonych (wiatrołomów, wiatrowałów) w wyniku wystąpienia huraganu.
2. Analiza zmian udziału grup troficznych (patogeny, saprotrofy, endotrofy, mykoryzowe) zasiedlających drewno sosnowe, uszkodzone przez huragan
   a) sosen rok oraz trzy i pięć lat od uszkodzenia;
   b) nieuszkodzonych i uszkodzonych (wiatrołomy, wiatrowały) w wyniku wystąpienia huraganu.

Celem dodatkowym była analiza zmian zawartości pierwiastków biogennych (azot, węgiel, wodór) w drewnie sosnowym uszkodzonym przez huragan na początku procesu rozkładu.

Hipotezy badawcze:

1. **Zbiorowiska grzybów na początku procesu rozkładu drewna charakteryzują się dużym bogactwem ilościowym i jakościowym.**

   Bogactwo ilościowe i jakościowe zbiorowisk grzybów na początku procesu rozkładu zasiedlających drewno jest duże, ponieważ większość taksonów grzybów należy do kolonizatorów pierwotnych, posiadających ograniczone możliwości rozkładu polimerów budujących komórki drewna.

2. **Sposób uszkodzenia drzewa nie wpływa na bogactwo ilościowe i jakościowe zbiorowisk grzybów na początku procesu rozkładu drewna.**

   Sposób uszkodzenia drzew zmienia warunki panujące w komórkach drewna, między innymi zawartość wody i składników pokarmowych oraz ekspozycję na promienie słoneczne. Czynniki te mogą mieć znaczący wpływ na występowanie i funkcjonowanie znajdujących się w tym środowisku grzybów. Na początku procesu rozkładu drewna kluczową rolę w kształtowaniu struktury zbiorowisk grzybów pełni jednak skład gatunkowy kolonizatorów pierwotnych. Są to gatunki występujące w komórkach drewna, kiedy drzewo jest jeszcze w dobrej kondycji.

3. **Zróżnicowanie grup troficznych w zbiorowiskach grzybów zasiedlających drewno sosnowe na początku procesu jego rozkładu jest niewielkie, a grupą o największym udziale będą endotrofy, których udział w kolejnych latach będzie się zmniejszał, natomiast zwiększał się będzie udział grzybów saprotroficznych, patogenicznych i mykoryzowych.**

   Na początku procesu rozkładu drewna kluczową rolę odgrywają kolonizatorzy pierwotni. Są to gatunki neutralne w stosunku do rośliny gospodarza. W trakcie procesu rozkładu drewna, kiedy drzewo obumiera pojawiają się warunki sprzyjające rozwojowi saprotrofów i patogenów. Im bardziej zaawansowany rozkład, tym większy udział gatunków mykoryzowych, ze względu na bliższy kontakt drewna z podłożem.

4. **W pierwszych latach procesu rozkładu drewna zawartość pierwiastków biogennych zmienia się znacząco.**

   Proces rozkładu jest związany ze skomplikowanymi reakcjami powodującymi rozpad ligniny i celulozy. W konsekwencji powinno obserwować się zmianę zawartości pierwiastków biogennych budujących te polimery, takich jak azot, węgiel i wodór.

2. PRZEGLĄD LITERATURY

2.1 Ogólna charakterystyka grzybów

Królestwo grzybów (Whittaker, 1969) jest prawdopodobnie drugim najliczniejszym królestwem występującym na Ziemi. Szacuje się, że należy do niego 0,8-5,1 mln (Iquebal i in., 2021), a według niektórych opracowań nawet 13,2 mln taksonów (Wu i in., 2019). Duże zróżnicowanie grzybów pod względem wielkości, kształtu i stadiów rozwojowych oznacza wiele komplikacji w badaniach nad ich poznaniem. Powodem jest niezdolność niektórych gatunków do hodowli na sztucznych podłożach oraz brak zdolności do wytwarzania widocznych struktur płciowych. W konsekwencji, królestwo to jest stosunkowo słabo poznane. Dotychczas opisano zaledwie 150 tys. gatunków grzybów (Hyde i in., 2002; Xu, 2016), wśród których około 50% nie ma zdeponowanych informacji o sekwencji DNA w powszechnie dostępnych bazach danych takich jak National Center for Biotechnology Information (NCBI, http://www.ncbi.nlm.nih.gov, dostęp 22 września 2023), Emerging Markets Bond Index (EMBI, http://fungi.ensembl.org/index.html, dostęp 22 września 2023) czy UNITE (https://unite.ut.ee, dostęp 22 września 2023).

Grzyby odgrywają kluczową rolę w obiegu pierwiastków oraz ułatwiają dostęp do składników odżywczych innym organizmom (Redecker i Schüssler, 2014), przez co kształtują warunki życia w prawie wszystkich ekosystemach na Ziemi (Lücking i in., 2021; Větrovský i in., 2020). Są szeroko rozpowszechnione (Grossart i in., 2019), na co wpływa: imponująca obfitość gatunkowa, duża tolerancja na warunki środowiska (eurybionty) oraz ich różnorodność pełnionych przez nie funkcji (Fröhlich-Nowoisky i in., 2012; Mukhtar i in., 2021). Ponadto, w procesie ewolucji grzyby rozwinęły różne formy życiowe, a niektóre taksony zachowały geny pozwalające im na modyfikacje sposobów odżywiania. Zdolność do przechodzenia między różnymi formami życiowymi umożliwia grzybom łączenie się z wieloma żywicielami w zróżnicowanych warunkach środowiskowych oraz przestrzenne i czasowe dostosowywanie do różnych zasobów. Te zdolności wraz z zachowaniem genomowego potencjału do interakcji z szeroką gamą gospodarzy są kluczowe i wpływają pozytywnie na adaptacje do nowych warunków środowiskowych (Hess i in., 2014; Genre i in., 2020; Bahram i Netherway, 2022).

Główne gromady (typy) królestwa grzybów: *Basidiomycota* i *Ascomycot*, stanowią 79% wszystkich poznanych taksonów (Bellemain i in., 2010). Wytwarzanie zarodników w zarodniach workowych (*ascus*) jest istotnym kryterium w taksonomii grzybów, a cecha ta

posłużyła do wyodrębnienia gromady *Ascomycota*, do której zaklasyfikowano ponad 64 tys. gatunków (Charlesworth, 1980; Bennett i Turgeon, 2016; Nieuwenhuis i James, 2016). Grzyby należące do *Ascomycota* wykazują największe, spośród wszystkich gromad, zróżnicowanie gatunkowe i morfologiczne. Występują w szerokim zakresie nisz ekologicznych i mogą być m. in. saprotrofami i patogenami (Zhuang i Liu, 2012). Gromada *Basidiomycota*, licząca ponad 30 tys. gatunków grzybów wyższych, charakteryzuje się wytwarzaniem zarodni podstawkowych (*basidium*) i obejmuje m. in. grzyby kapeluszowe. *Basidiomycota* wykazują zdolność nie tylko do degradacji biomasy lignocelulozowej, ale również wchodzą w symbiozę z drzewami, przez co wspierają utrzymanie globalnie ważnych ekosystemy jakimi są lasy (Gressler i in., 2021).

Aby rozprzestrzeniać się i przetrwać w środowisku, grzyby wypracowały skuteczne sposoby rozprzestrzeniania się (Jonsson i in., 2005). Stosując różne strategie, osiągają one zdolność do wyszukiwania nowych zasobów i zajmowania nowych siedlisk (Boddy, 1993). Gatunki stenobiotyczne, rozwijające się na mocno ograniczonych zasobach, rozprzestrzeniają się poprzez zarodniki, natomiast eurybionty, o szerszej tolerancji, mogą rozprzestrzeniać się zarówno poprzez zarodniki, jak i grzybnię, która przerasta zasiedlony substrat i penetruje środowisko w poszukiwaniu nowych zasobów. Po dotarciu do docelowej materii, to głównie zdolność konkurencyjna decyduje o tym, czy dane organizmy odniosą sukces w kolonizacji i jak długo utrzymają terytorium (Boddy i Hiscox, 2017). Samodzielne rozprzestrzenianie grzybni może odbywać się za pomocą pojedynczych strzępek lub specjalnych tworów, takich jak sznury grzybniowe (ryzomorfy) (Thompson i Rayner, 1983; Boddy, 1993), które oprócz szybkiego tempa wzrostu mogą mechanicznie przebijać się przez napotkane przeszkody, w tym korę drzew (Thompson i Rayner, 1983). Inną strategią jest wytwarzanie dużej sieci grzybni, która pozostaje nieaktywna do momentu, gdy w jej bezpośrednim otoczeniu pojawi się odpowiedni do zasiedlenia substrat (np. martwe gałęzie, szyszki, liście), a następnie dynamicznie go kolonizuje (Boddy i Jones, 2007). Wadą takiej strategii jest ryzyko utraty dużej części biomasy, w wyniku oddziaływania bezkręgowców lub innych mikroorganizmów. Rozprzestrzenianie za pomocą zarodników zazwyczaj odbywa się z udziałem wiatru (anemochoria) lub zwierząt (zoochoria). Główną wadą anemochorii jest duża losowość, a tym samym stosunkowo niewielka szansa na dotarcie propagul do podłoża, w którym panują sprzyjające kiełkowaniu warunki. W związku z tym, że zarodniki przenoszone przez wiatr nie mają możliwości aktywnego poruszania się, większość z nich osiedla się w bliskiej odległości od zarodni (Norden i in., 2000; Hallenberg

i Kuffer, 2001). Większą skutecznością w docieraniu do odpowiedniego substratu charakteryzuje się rozprzestrzenianie z udziałem zwierząt. Jednak niezbędna jest obecność w środowisku odpowiedniego organizmu, zdolnego do przenoszenia zarodników. W kontekście drzew, kluczową rolę odgrywają owady, które oprócz samego transportu zarodników nierzadko umożliwiają ich wnikanie do wnętrza rośliny. W przypadku, kiedy w środowisku nie występuje wektor, dyspersja grzyba jest bardzo ograniczona lub nawet niemożliwa (Jürisoo i in., 2021).

2.2 Zbiorowiska grzybów zasiedlających drewno

Jednym z najważniejszych gatunków drzew w europejskich lasach jest sosna zwyczajna (*Pinus sylvestris* L.). Ze względu na szeroki zasięg występowania i produkcję dobrej jakości surowca drzewnego w bardzo zróżnicowanych warunkach siedliskowych, jest podstawowym gatunkiem gospodarczym. Według danych pozyskanych w ramach Wielkoobszarowej Inwentaryzacji Stanu Lasów (WISL 2022), sosna zwyczajna w 2022 roku zajmowała powierzchnię prawie 5,5 mln ha, co stanowiło 58,8% powierzchni kraju, a miąższość grubizny brutto wszystkich drzewostanów sosnowych to ponad 1,6 mld m^3. Największą powierzchnię zajmowały drzewostany IIIb i IV klasy wieku (60-80 lat), które jednocześnie miały największy zapas drewna (www.bdl.lasy.gov.pl, dostęp 22 września 2023). Sosna zwyczajna dominuje w lasach Europy Środkowej od XVIII wieku, kiedy nastąpił intensywny rozwój leśnictwa (Socha i in., 2020). Od XIX do XX wieku polska gospodarka leśna była oparta m.in. na jednowiekowych monokulturach sosnowych (Nyrek, 1975; Zajączkowski, 1991), co było m.in. efektem sytuacji politycznej kraju po II wojnie światowej. Największe zalesienia, najczęściej gruntów porolnych, miały miejsce na terenach północnej i zachodniej Polski (Orzechowski i Wójcik, 2014). Drzewostany powstałe na takich powierzchniach są bardziej podatne na porażenie przez *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref), skutkiem czego po osiągnięciu wieku 15-20 lat mogą wykazywać pierwsze symptomy zamierania. Ponadto często w porównaniu z drzewostanami na gruntach leśnych cechują się mniejszą odpornością na działanie silnych wiatrów (Sierota i in., 2020), półpasożytów roślinnych (Kollas i in., 2018), szkodników owadzich (Skelton i in., 2019a) czy patogenów słabości jak *Diplodia sapinea* (Fr.) Dyko & B. Sutton (Decourcelle i in., 2015; Müller i in., 2019).

Wraz ze zmieniającymi się warunkami klimatycznymi i coraz częściej występującymi ekstremami pogodowymi wzrasta częstość oraz rozmiar szkód powodowanych przez silne

wiatry (Reyer i in., 2017; Skrzecz i Perlinska, 2018; Seidl i Turner, 2022). Rozmiar powstałych szkód jest zależny od prędkości i porywistości wiatru, stanu pogody przed i w czasie wystąpienia zjawiska, pory roku, rodzaju i stanu gleby oraz ukształtowania terenu i drzewostanów. Tak zwane skutki katastrofalne powstają w wyniku działania wiatru o dużej prędkości. Dochodzi do uszkodzeń w postaci złamania wierzchołków drzew, trwałego przechylenia, wiatrołomów i wiatrowałów (Mańka i Grzywacz, 2023). Konsekwencją tego zjawiska jest uwolnienie węgla z uszkodzonych drzew, a także niekontrolowane pojawianie się stosunkowo dużych otwartych przestrzeni z intensywną insolacją powodującą znaczne podniesienie temperatury gleby. Efektem czego jest dodatni bilans węgla (C), świadczący o przewadze uwalniania węgla nad jego wiązaniem w wyniku procesów dekompozycji (Lindauer i in., 2014; Ziemblińska i in., 2018). Zatem uszkodzenie ekosystemu leśnego związane z klęską, oprócz negatywnych skutków w postaci utraconych korzyści ekonomicznych i przyrodniczych, dodatkowo napędza spiralę zmian klimatycznych, które będą sprzyjać takim zdarzeniom (Pawlik i Harrison, 2022; Seidl i Turner, 2022).

W wyniku działania czynników biotycznych (grzyby patogeniczne, jemioła, gradacje szkodników), abiotycznych (burze, pożary, a w szczególności silne wiatry) oraz działalność człowieka (Iršėnaitė i in., 2019), w lasach gromadzi się tak zwane martwe drewno (Vogel i in., 2020). Zgodnie z definicją zaproponowaną przez Czerepko (2014), do martwego drewna zalicza się zamierające i martwe drzewa lub drewno występujące w różnych formach (np. strzały, kłody, gałęzie). Jest to element decydujący o odnowieniu lasów, a jego ilość jest wykorzystywana jako wskaźnik do oceny stanu zachowania leśnych siedlisk przyrodniczych w Unii Europejskiej (Czerepko i in., 2014). Ponadto, w martwym drewnie zgromadzone są duże ilości węgla. W wyniku procesu degradacji drewna przejściowa pula tego pierwiastka podlega alokacji i obserwowana jest jego emisja do atmosfery w postaci dwutlenku węgla (CO_2). Zgodnie z art. 13a ust. 2 ustawy o lasach z 1991 roku w polskich lasach wszystkich form własności, monitoruje się ilość martwego drewna. Wielkoobszarowa Inwentaryzacja Stanu Lasu, która odbywa się w pięcioletnich cyklach, obejmuje między innymi pomiar ilości martwego drewna w postaci drzew stojących i leżących dla poszczególnych klas wieku i wyrażona jest w m^3. Według stanu na 2022 r. drewno sosnowe pozostawione w polskich lasach stanowiło ponad 21 mln m^3. Większość była w drugim stopniu rozkładu (według skali przyjętej przez autorów metodyki Inwentaryzacji) i powstało w wyniku złamań drzew pozostając w formie wiatrołomów (złomów) i wiatrowałów (wywrotów) (WISL 2022).

W sierpniu 2017 roku w trakcie tzw. huraganu stulecia, w Państwowym Gospodarstwie Leśnym Lasy Państwowe (PGL LP) zniszczeniu uległo ponad 80 tys. ha lasów, z których pozyskano około 1 mln m^3 drewna (Nadleśnictwo Czersk, 2020). Tak ogromny rozmiar szkód wyrządzanych przez wiatr w ostatnich latach wynika, przynajmniej częściowo, ze znaczącego udziału drzewostanów o dużym zapasie drewna (Venäläinen i in., 2020a).

Martwe drewno stanowi środowisko życia wielu mikro- i makroorganizmów, takich jak grzyby, bakterie, rośliny, stawonogi, płazy, gady czy małe gryzonie (Vogel i in., 2020; Behnke-Borowczyk i in., 2021). Spośród wielu grup troficznych wykorzystujących ten substrat jako miejsce do wzrostu i rozwoju, istotną grupę stanowią grzyby (Behnke-Borowczyk i in., 2018, 2021; Kohout i in., 2021; Lepinay i in., 2021b; Perreault i in., 2021; Küffer i in., 2008; Větrovský i in., 2020). Martwe drewno (np. upadły pień) jest specyficznym substratem do zasiedlenia ze względu na charakteryzującą je nieprzewidywalność i niejednorodność rozmieszczenia w przestrzeni i czasie (Jonsson i in., 2005). Jest zasiedlane przez zbiorowiska grzybów pełniących wiele funkcji troficznych składające się z szerokiej gamy taksonów zmieniających się w trakcie procesu rozkładu polimerów lignocelulozowych (Fröhlich-Nowoisky i in., 2012; Joseph i in., 2017; Lepinay i in., 2021b; Mukhtar i in., 2021). Na podstawie wykorzystywania zasobów, tych samych albo różnych, ale w sposób pokrewny, gatunki grzybów wydzielające enzymy rozkładające drewno można podzielić według głównych grup troficznych na: saprotrofy, patogeny, mykoryzowe i endotrofy (Porras-Alfaro i Bayman, 2011; Kubartová i in., 2015; Talbot i in., 2015; Nguyen i in., 2016; Almási i in., 2019; Zanne i in., 2020; Pastorelli i in., 2022; Adnan i in., 2022).

Endotrofy to gatunki, które współistniejąc z gospodarzami najczęściej pozostają w fazie utajenia. Jednak w sytuacjach, kiedy roślina znajduje się w stresie, endotrofy mogą działać na jej niekorzyść, co ma miejsce w przypadku *D. sapinea* lub przeciwnie, chronią roślinę gospodarza przed negatywnymi skutkami działania czynników stresowych (Rohlfs i in., 2007; Stierle i Stierle 2015; Steenwyk i in., 2019) jak gatunki z rodzaju *Penicillium* (Toghueo i Boyom, 2020). Związek pomiędzy endotrofem, a gospodarzem może być tak bliski, że grzyby zaczynają syntetyzować związki chemiczne, podobne do tych co ich gospodarz, zapewniając lepszą adaptację tkanek roślinnych do środowiska (Caruso i in., 2020). W przypadku bliskich relacji trudno jest odróżnić, gdzie zaczyna się i kończy osobnik danego gatunku grzyba. Wynika to ze ścisłego powiązania grzybów z innymi organizmami,

np. opilśń, mykoryzy i związki biofilmowe, ale także poprzez horyzontalny transfer genów (HGT) pomiędzy grzybami i innymi organizmami (Venice i in., 2020).

Grzyby saprotroficzne stale wykorzystują związki organiczne, którymi się żywią i skutecznie rozprzestrzeniają się w nowych środowiskach modyfikując je. Saprotrofy mają duży i pozytywny wkład w funkcjonowanie ekosystemów, na przykład poprzez ograniczanie strat azotu, zapewnienie obiegu materii i tłumienie patogenicznych grzybów (De Vries i in., 2011; Van der Wal i in., 2013).

Z kolei patogeny, stanowiące zagrożenie dla drzew i drzewostanów znajdujących się w bliskim sąsiedztwie ich inokulum, mogą rozwijać się zarówno w rozkładanych kłodach, jak i pniakach (Behnke-Borowczyk i in., 2018). O przebiegu procesu infekcji decyduje budowa grzybni, a szczególnie zjadliwe są gatunki wykazujące zdolność do wytwarzania ryzomorf, takie jak *Armillaria* spp. (Baumgartner i in., 2011; Pérez-Martín i in., 2016). Konsekwencje infekcji, prowadzące do zamierania porażonych drzew generują istotne straty ekonomiczne (Ioos i in., 2019; Demchik i in., 2020). Największym zagrożeniem ze strony grzybów dla ekosystemów leśnych na całym świecie, są złożone zespoły wielu organizmów patogennych, głównie *Heterobasidion* i *Armillaria* (Lamarche i in., 2017). Poważne zagrożenie stanowią również gatunki powodujące zamieranie drzew. Należą do nich między innymi *Gremmeniella abietina* (Lagerb.) M. Morelet, *D. sapinea* czy *Ophiostoma novo-ulmi* Brasier, które zaliczane są do patogenów słabości, ponieważ do infekcji i rozwoju grzybni dochodzi, gdy gospodarz znajduje się w stresie środowiskowym (Stenlid i Oliva, 2016; Oliva i in., 2020). W trakcie różnych etapów rozwoju oraz zmieniających się warunków fizyko-chemicznych nisz, niektóre gatunki mają możliwość modyfikacji i łączenia elementów różnych strategii, aby przetrwać w środowisku (Boddy i Hiscox, 2017).

Proces rozkładu drewna jest zależny zarówno od czynników wewnętrznych (np. właściwości chemicznych i fizycznych drewna), jak i środowiskowych (np. temperatura, wilgotność), stymulujących aktywność metaboliczną biorących w nim udział organizmów. Tempo tego procesu, rozumianego jako połączenie oddychania biologicznego, wymywania i fragmentacji, jest wynikiem działania m.in. grzybów, owadów i innych bezkręgowców (Lasota i in., 2018), spośród których grzyby są jedynymi formami życia zdolnymi do rozkładu ligniny (Bodeker i in., 2014). Istotny jest również wiek drzewa, ponieważ wraz z nim zmienia się kondycja rośliny i zapotrzebowanie na różne składniki odżywcze (Kubartová i in., 2012; Arnstadt i in., 2016; Baldrian i in., 2016; Venugopal i in., 2016;

Leonhardt i in., 2019). Kolejny kluczowy czynnik to obecność lub brak kory, regulującej zawartość wilgoci w drewnie (Hagge i in., 2019a).

Na intensywność procesu rozkładu drewna wpływa ilość materii, jej podatność do degradacji, warunki atmosferyczne oraz pula potencjalnych taksonów kolonizujących. W ekosystemach lądowych zasoby martwej materii organicznej są rozmieszczone heterogenicznie w czasie i przestrzeni, i charakteryzują się bardzo zróżnicowanymi rozmiarami, od małych fragmentów jak łuski pączków do dużych pni drzew (Hararuk i in., 2020). Na skład gatunkowy zbiorowisk istotnie wpływa rodzaj substratu (drzewo stojące, leżące) oraz rodzaj drewna. Gromada najliczniej występująca w rozkładanych drobnych fragmentach drewna to *Ascomycota*, w przeciwieństwie do dominującej roli *Basidiomycota* w większych (Valentín i in., 2014). W części bielastej drewna identyfikuje się między innymi *Hericium cirrhatum* (Pers.)*, Daldinia childiae* J.D. Rogers & Y.M. Ju, *Eutypa spinosa* (Pers.)*, Fomes fomentarius* (L.), a w twardzieli *Stereum sanguinolentum* (Alb. & Schwein.) i *Phellinus chrysoloma* (Fr.). (Boddy i Heilmann-Clausen, 2008).

Zmiany bogactwa ilościowego i jakościowego grzybów, podczas procesu rozkładu drewna, nadal są przedmiotem dyskusji, ze względu na różny przebieg tego procesu i zależność od wielu zmiennych. Kształtowanie się interakcji pomiędzy taksonami w zbiorowiskach grzybów determinuje kolejność i czas, w którym taksony dołączają do zbiorowisk powodując ich sukcesję (Benbow i in., 2019). Tkanki żywych drzew często są zasiedlane przez utajone grzyby, których obecność nie jest wyrażana żadnymi symptomami (Song i in., 2017). Taka strategia daje przewagę w konkurencji nad zasobami, ponieważ zmieniając styl życia na saprotroficzny najszybciej uzyskują dostęp do substratu (Oses i in., 2008). Część z nich staje się pierwotnymi kolonizatorami natychmiast po śmierci rośliny, dlatego też przełomowym etapem w kształtowaniu się społeczności grzybów w drewnie jest śmierć drzewa (Stursová i in., 2014). Pierwotni kolonizatorzy wykorzystują zarówno labilne składniki drewna, takie jak cukry jaki i stałe, na przykład lignocelulozę (Garbelotto i in., 1997; Boddy i Hiscox, 2016a). Przedstawiciele *Ascomycota* będący endotrofami mogą szybko zajmować nowe i pozbawione konkurencji podłoża, inicjując proces rozkładu. Jednak nie są w stanie całkowicie rozkładać ligniny, co oznacza, że prowadzona przez nie degradacja drewna jest ograniczona (Boddy 1993). Efektem tego jest zastąpienie ich przez grzyby lepiej przystosowane do rozkładu danego podłoża (lignocelulozy) – kolonizatorów wtórnych. Należące do gromady *Basidiomycota* taksony wykazują zdolność do produkcji i wydzielania enzymów, które skuteczniej rozkładają drewno (Rajala i in., 2012; Kwaśna

i in., 2016). Końcowi kolonizatorzy zasiedlają substrat po wtórnych kolonizatorach i doprowadzają do końca procesu rozkładu drewna. Kiedy proces rozkładu jest już zaawansowany pojawiają się owocniki grzybów (Jaroszewicz i in., 2021). Dowiedziono, że w późniejszych stadiach rozkładu drewna, wzrasta różnorodność grzybów ektomykoryzowych z powodu zwiększenia powierzchni styku między martwym drewnem a glebą, która stanowi rezerwuar tej grupy grzybów (Dowsoni in., 1989; Boddy, 2001) Ewolucja całkowitej biomasy grzybów podczas rozkładu drewna wykazuje, w zależności od podłoża, zarówno tendencje wzrostowe (Boddy i in., 2011), jak i spadkowe (Thompsoni i Rayner, 1983) w zależności od podłoża.

Decydującą rolę w kształtowaniu zbiorowisk grzybów zasiedlających rozkładane drewno odgrywają zmiany zawartości węgla i azotu (N), ponieważ wahania udziału tych pierwiastków wpływają zarówno na kolonizację drewna przez grzyby, jak i ich aktywność enzymatyczną oraz pH drewna (Lepinay i in., 2021). Istotnym czynnikiem są również korniki i chrząszcze ambrozyjne. Poprzez aktywność tych owadów dochodzi do zastąpienia społeczności endotrofów obecnych w żywych tkankach drzewnych gatunkami związanymi z chrząszczami, co powoduje konkurencje z grzybami rozkładającymi drewno. Konkurencja ta spowalnia proces rozkładu drewna (Skelton i in., 2019).

Podczas rozkładu, skład chemiczny drewna ulega zmianie (Lagomarsino i in., 2021), a różnice w zawartości węgla i azotu są skorelowane ze stopniem jego rozkładu (Rajala i in., 2012; Hoppe i in., 2015). Związki budujące komórki drewna o największym znaczeniu to hemiceluloza, celuloza i lignina, której duża zawartość sprawia, że proces rozkładu drewna jest trudny i długotrwały (Purahong i in., 2016). Kluczową rolę procesie rozkładu odgrywają grzyby, dzięki wydzielanym przez grzybnię enzymom oraz wtórnym metabolitom, powodujące degradację włókien drzewnych do dwutlenku węgla i wody (Fukasawa i in., 2011; Rohlfs i in., 2007; Stierle i Stierle, 2015; Steenwyk i in., 2019). Ta aktywność metaboliczna prowadzi do zmian w strukturze komórek drewna, co wpływa na jego wygląd. Wyróżnia się zgniliznę białą i brunatną, a barwa zdegradowanego surowca jest związana z polimerami, które ulegają degradacji. Grzyby powodujące białą i brunatną zgniliznę drewna są obecne we wszystkich stadiach rozkładu (Fukasawa, 2021). Taksony powodujące zgniliznę białą są zdolne do degradacji ligniny w celu uzyskania dostępu do innych polisacharydów znajdujących się w materiale drzewnym. Oznacza to, że rozkładane są wszystkie składniki ścian komórkowych, a zmiany strukturalne są mniej intensywne w porównaniu ze zgnilizną brunatną (Cragg i in., 2015). Natomiast grzyby powodujące

brunatną zgniliznę specjalizują się w degradacji celulozy i hemicelulozy bez wcześniejszego rozkładu ligniny (Owens i in., 1994), a drewno ulegające zgniliźnie jedynie poprzez nieznaczną degradację celulozy i hemicelulozy ma miękką strukturę (Daniel i Nilsson, 1998). Zmiany strukturalne obserwowane podczas rozkładu drewna zachodzą bez, lub z utratą masy, której może ubyć nawet do 70% (Hiltunen i in., 2020; Witomski i in., 2014). Przebieg procesu w dużym stopniu zależy od specyfiki mikrosiedlisk (temperatura i wilgotność), które kształtują zbiorowiska (Boddy 2001; Venugopal i in., 2016). Początkowo podczas dekompozycji komórek drewna obserwowana jest duża różnorodność grzybów, ale w miarę upływu czasu wykazuje się ich większą liczebność (Kwaśna i in., 2017). Uznano, że większość grzybów powodujących zgniliznę białą, jest obligatoryjnie związana z roślinami okrytozalążkowymi, podczas gdy powodujące zgniliznę brunatną to grzyby związane z roślinami nagonasiennymi, ale często wykazujące cechy kosmopolityczne. Udowodniono jednak, że tendencja do rozkładu brunatnego jest związana z konwergentną utratą enzymów, a nie ze specjalizacją na grupę rośliny gospodarza (Krah i in., 2018).

Grzyby rozkładające drewno (ang. *wood-decay fungi*) stanowią polifiletyczną grupę organizmów, a zatem nie wszystkie znajdujące się w niej gatunki są ze sobą spokrewnione. Degradując drewno, przyczyniają się do destabilizacji związanego w nim węgla poprzez przekształcanie polimerów lignocelulozowych w materię organiczną gleby (Boddy, 1993; Boddy i Heilmann-Clausen, 2008). To z kolei przekłada się na utrzymanie żyzności gleb leśnych (Vilgalys i Sun, 1994) oraz promowanie globalnej różnorodności biologicznej (Norden i in., 2000; Hallenberg i Kuffer, 2001). Grzyby zasiedlające rozkładane drewno wykazują różnorodne strategie zdobywania i utrzymywania nisz ekologicznych, które wynikają między innymi ze sposobu rozprzestrzeniania się gatunku i zasiedlania substratu, zdolności konkurowania z innymi gatunkami oraz zakresu tolerancji na różne parametry środowiskowe (wilgotność, pH, temperatura, itd) (Boddy i Hiscox, 2016).

Utrzymanie różnorodności taksonomicznej i ochrona grzybów zasiedlających drewno może być z powodzeniem realizowana w lasach gospodarczych poprzez pozostawianie w nich martwego drewna w postaci pni lub grubych gałęzi (Seibold i in., 2015). Negatywny wpływ konwencjonalnej gospodarki leśnej na różnorodność zbiorowisk grzybów w lasach łagodzą również pozostawiane drobne fragmenty drewna (Valentín i in., 2014). We wzroście różnorodności biologicznej zbiorowisk grzybów istotne role odgrywają nie tylko ilości drewna, ale również zróżnicowanie jego form (Bässler i in., 2010).

3. METODYKA

3.1 Powierzchnia badawcza

Powierzchnię badawczą wyznaczono w drzewostanie w Nadleśnictwie Gniezno (Regionalna Dyrekcja Lasów Państwowych w Poznaniu), leśnictwie Nowaszyce, w oddziale 89 (52,63555N; 17,62577E), w którym w sierpniu 2017 roku wystąpił huragan stulecia (Rycina 1). Wyznaczona powierzchnia referencyjna, na której prowadzone były badania zajmowała 8,03 ha, a znajdujący się tam drzewostan stanowił drugą generację lasu na gruncie porolnym. W strukturze gatunkowej drzewostanu dominowała sosna zwyczajna z domieszką brzozy brodawkowatej (*Betula pendula* Roth). Typ siedliskowy lasu to bór mieszany świeży (BMśw). W roku wystąpienia klęski drzewostan miał 70 lat i pełnił rolę lasów ochronnych wokół miast.

Rok po wystąpieniu huraganu, na powierzchni badawczej schematycznie wyznaczono pięć poletek badawczych (Rycina 2, Tabela 1) o średnicy 15 m. Poletka znajdowały się w odległości 100 m od siebie i 15 m od ściany drzewostanu.

Tabela 1. Koordynaty poletek badawczych wyznaczonych na powierzchni pohuraganowej

Numer poletka badawczego	Lokalizacja GPS
1.	52,38167N 017,37577E
2.	52,38210N 017,37588E
3.	52,38259N 017,37597E
4.	52,635867N 17,62692E
5.	52,635840N 17,62794E

Na każdym poletku badawczym, w każdej z pięciu lokalizacji, wytypowano trzy drzewa zróżnicowane pod względem sposobu uszkodzenia przez wiatr:

A – drzewo nieuszkodzone,

B – drzewo bez korony (wiatrołom),

C – drzewo leżące z systemem korzeniowym nad ziemią (wiatrował).

1.

2.

3.

4.

5.

6.

7.

8.

Rycina 1. Powierzchnia badawcza i sposób pobierania prób (**1.** Powierzchnia badawcza w 2018 r. **2.** Powierzchnia badawcza w 2020 r. **3.** Powierzchnia badawcza w 2022 r. **4.** Drzewo nieuszkodzone. **5.** Wiatrołom pozbawiony kory B3. **6.** Sposób pobrania prób z drzewa stojącego. **7.** Wiatrował pozbawiony kory. **8**. Sposób pobierania próby z wiatrowału.)

Rycina 2. Schemat powierzchni badawczej. Numery 1-5 oznaczają miejsca, w których znajdują się poletka badawcze. Na każdym poletku znajduje się po jednym drzewie typu A, B i C

3.2 Sposób pobrania prób

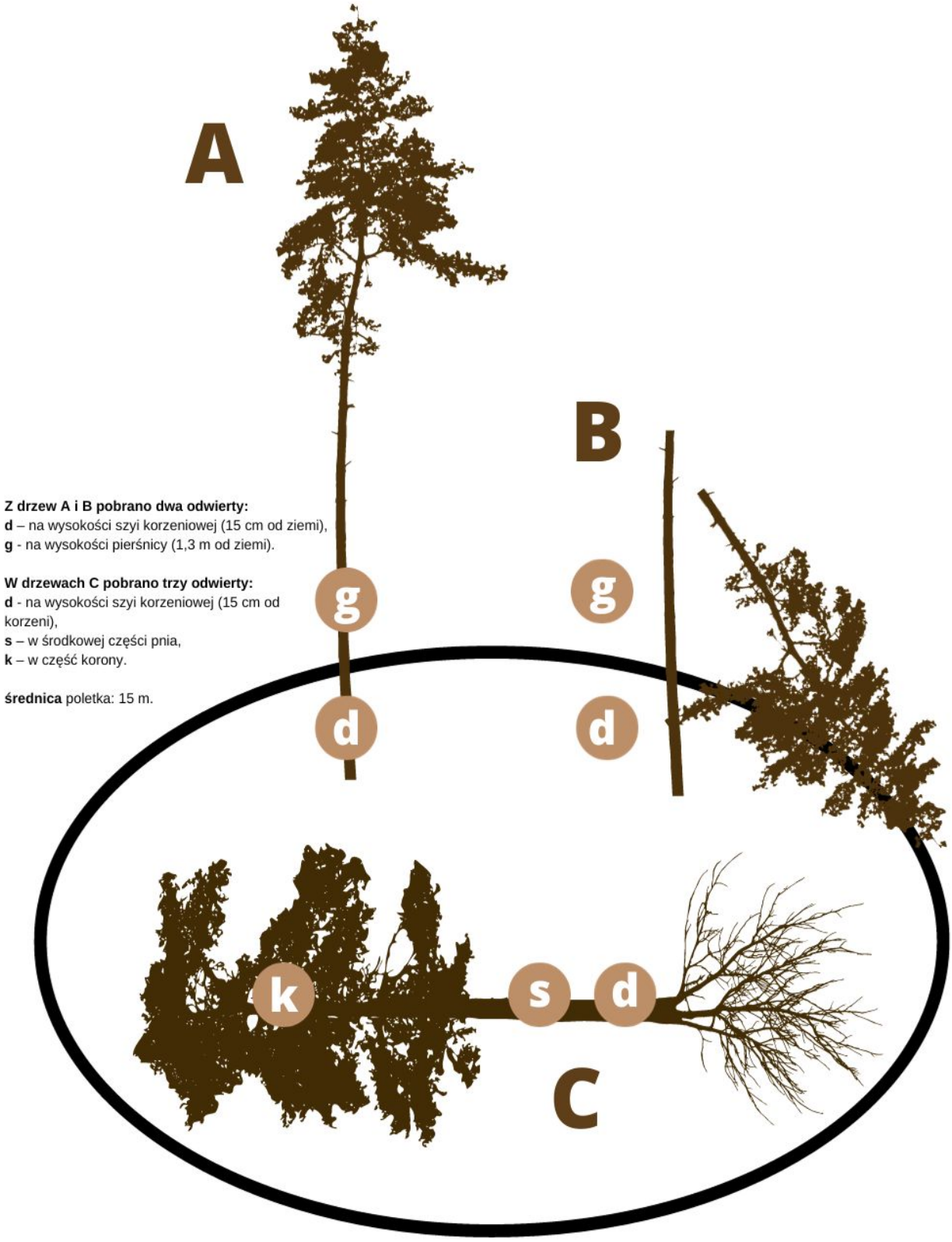
Wybrano 15 drzew, a średnia wartość ich pierśnicy wynosiła 31 cm. Drzewa nieuszkodzone (A) nie wykazywały cech osłabienia. W ciągu objętych badaniami pięciu lat, żadne z nich nie zostało uszkodzone i nie zaobserwowano objawów chorobowych. Wiatrołomy (B) i wiatrowały (C) zostały zaklasyfikowane w 2018 roku należały do drugiego stopnia rozkładu według skali Huntera (1990). Od 2020 roku wiatrołomy na poletku pierwszym i trzecim oznaczone symbolami B1 i B3 oraz wiatrował na poletku piątym (C5) były już pozbawione kory i zaklasyfikowano je do trzeciego stopnia rozkładu.

Próby stanowiły odwierty drewna o długości 30 cm, pobierane za pomocą świdra Presslera z wyznaczonych wcześniej drzew. Przed wykonaniem każdego odwiertu, świder sterylizowano etanolem 70%. Odwierty wykonano prostopadle do osi pnia, zawsze od strony ściany drzewostanu. Łącznie zebrano 105 prób.

W listopadzie 2018 r. (rok po huraganie), 2020 r. (trzy lata po huraganie), 2022 r. (pięć lat po huraganie) pobrano po 35 odwiertów z drzew wytypowanych na pięciu poletkach

badawczych. Z drzew żywych, nieuszkodzonych (A) oraz ze złomów pozbawionych korony (B) pobrano po dwa odwierty: z dolnej części pnia (d) na wysokości szyi korzeniowej (5 m od ziemi) oraz z wysokości pierśnicy (g) w odległości 1,3 m od ziemi. Z drzew leżących (C) pobrano po trzy odwierty: z dolnej części pnia (d) na wysokości szyi korzeniowej (5 cm od korzeni), z części środkowej (s) w połowie długości strzały oraz z części korony (k), w odległości około 3-4 m od wierzchołka (Rycina 3).

Na poletkach badawczych w czasie pobierania prób wykonano również inwentaryzację grzybów wielkoowocnikowych. Wykonano dokumentację fotograficzną a następnie zidentyfikowano gatunki w oparciu o Atlas hub (Łakomy i Kwaśna, 2015) oraz Fitopatologię Leśną (Mańka i Grzywacz, 2023).



Rycina 3. Schemat poletka badawczego oraz miejsca odwiertów z drzewa nieuszkodzonego (A), wiatrołomu (B) i wiatrowału (C)

3.3 Analizy laboratoryjne

Pozyskane odwierty drewna zostały przetransportowane do laboratorium molekularnego Wydziału Leśnego i Technologii Drewna Uniwersytetu Przyrodniczego w Poznaniu, gdzie były przechowywane w temperaturze -18°C. Następnie każdą próbkę drewna roztarto na pył w młynku kriogenicznym SPEXTM SamplePrepTM Freezer/MillTM. Uzyskany pył drzewny homogenizowano, a następnie odmierzono po 1 g z każdej próby w celu standaryzacji. Izolację DNA wykonano przy użyciu zestawu Bead-Beat Genomic DNA Purification Kit (A&A Biotechnology, Gdynia, Polska) z zastosowaniem modyfikacji protokołu producenta polegającej na wydłużeniu lizy do 45 minut. Uzyskane DNA oczyszczono stosując Anty-Inhibitor Kit (A&A Biotechnology, Gdynia, Polska) zgodnie z protokołem producenta.

Reakcje PCR przeprowadzono w oparciu o region ITS1, przy użyciu specyficznych starterów ITS1FI2 5'-GAA CCW GCG GAR GGA TCA-3' (Bálint i in., 2016, Schmidt i in., 2013) oraz 5.8S 5'-CGC TGC GTT CTT CAT CG-3' (White i in., 1990). Mieszanina reakcyjna zawierała 2 µL DNA, 0,2 µL każdego ze starterów, 12,5 µL 2x PCR MIX (A&A Biotechnology, Gdynia, Polska) i została uzupełniona wodą dejonizowaną do objętości 25 µL. Reakcje przeprowadzono w następujących warunkach:

1. denaturacja wstępna 95°C 5 minut,
2. denaturacja 95°C 30 sekund,
3. przyłączanie starterów 56°C 30 sekund,
4. wydłużanie 72°C 30 sekund,
5. wydłużanie końcowe 72°C 7 minut.

Punkty 2-4 zostały powtórzone 33 razy. Jako kontrolę negatywną przygotowano próbę bez DNA. Następnie próby sprawdzono z użyciem markera DNA Maker1 (A&A Biotechnology, Gdynia, Polska) o wielkości 100-1000 par zasad i koncentracji 0,1 µg/µl podczas elektroforezy na 1% żelu agarozowym wykorzystując barwnik Midori Green DNA Stain (Genetics, Düren, Niemcy). Sprawdzone próby wysłano do sekwencjonowania w firmie zewnętrznej Genomed S.A. (Warszawa, Polska). Sekwencjonowanie przeprowadzono z wykorzystaniem sekwencjonatora MiSeq, w technologii pairedend (PE), 2x250nt, przy użyciu zestawu Illumina v2 i oprogramowania MiSeq Reporter (MSR) v2.6.

3.4 Analizy bioinformatyczne

Z otrzymanych sekwencji w programie cutadapt usunięto sekwencje adaptorowe, wykonano analizę jakości odczytów i usunięto sekwencje o niskiej jakości (quality < 20, minimalna długość 30) (Martin, 2011). Następnie z wykorzystaniem algorytmu fastq-join (Aronesty, 2011) połączono sekwencje sparowane, a z użyciem algorytmu usearch61 usunięto chimery sekwencji. Klastrowanie w oparciu o wybraną bazę sekwencji referencyjnych (NCBI) wykonano stosując algorytm uclust (Edgar, 2010).

Analiza zapewniająca klasyfikację odczytów do poziomu gatunku została przeprowadzona pakietem oprogramowania QIIME (Caporaso i in., 2011). Przypisanie informacji taksonomicznych do wybranej bazy referencyjnej NCBI wykonano używając algorytmu blast (Altschup i in., 1990). Stopień podobieństwa został ustalony na 98-100% dla gatunków, 94-97% dla poziomu rodzaju i 80-94% dla poziomu rzędu, co odpowiada co najmniej 80% długości sekwencji (Raja i in., 2017). Z uzyskanych sekwencji utworzono bibliotekę operacyjnych jednostek taksonomicznych (OTU). Identyfikację wykonano do możliwie najniższej rangi taksonomicznej. Nomenklaturę przyjęto za bazą danych MycoBank (https://www.mycobank.org, dostęp 22 września 2023).

Z biblioteki OTU usunięto sekwencje, których suma nie przekraczała 10 we wszystkich analizowanych próbach, sekwencje należące do organizmów innych królestw niż grzyby oraz grzybów niehodowalnych. Do pozostawionych sekwencji zostały przypisane grupy troficzne na podstawie danych z bazy FungalTraits (Põlme i in., 2020), które skorygowano w oparciu o dostępną literaturę. Ostatecznie w analizie wyróżniono: patogeny, saprotrofy, mykoryzowe, endotrofy i inne. Do ostatniej grupy przypisano pasożyty zwierząt, koprofagi oraz gatunki lichenizujące, których udział był nieznaczny. Baza ta, została również wykorzystana do przypisania rodzaju zgnilizny jaką powodują grzyby z gromady *Basidiomycota.* Otrzymane wyniki zdeponowano pod linkiem: https://figshare.com/articles/dataset/kartawik_data_xlsx/24501742 (dostęp 22 września 2023). W celu wizualizacji wspólnych taksonów między badanymi latami i typami drzew wykonano diagramy Venna (https://bioinfogp.cnb.csic.es/tools/venny/, dostęp 22 września 2023 r.).

3.5 Analizy udziału pierwiastków biogennych

Analizy zostały wykonane w czerwcu 2023 roku. Próby stanowił pył drzewny o masie 2-3 mg uzyskany z pobranych odwiertów. Połączono próby z lokalizacji 1, 2 i 3 oraz 4 i 5, w ramach każdego typu drzew oddzielnie dla każdego roku. Decyzję o zmieszaniu pyłu z odwiertów podjęto ze względu na niewielkie odległości pomiędzy lokalizacjam poletek. Dla każdego typu drzewa (A, B, C) wykonano sześć analiz, po dwie dla każdego roku (2018, 2020, 2022). Łącznie przygotowano 18 prób. W celu sprawdzenia jak zmienia się zawartość pierwiastków biogennych oraz stosunek C:N w drzewach nieuszkodzonych (A) po roku (2018) oraz trzech (2020) i pięciu (2022) latach po wystąpieniu klęski przygotowano próby o numerach 1-6; w wiatrołomach (B) po roku oraz trzech i pięciu latach po wystąpieniu klęski przygotowano próby o numerach 7-12; w wiatrowałach (C) po roku oraz trzech i pięciu latach po wystąpieniu klęski przygotowano próby o numerach 13-18 (Tabela 2). Oznaczenia procentowej zawartości azotu, węgla i wodoru w badanym materiale wykonano za pomocą analizatora elementarnego FLASH 2000 firmy Thermo Scientific (USA, Pittsburgh). Krzywą kalibracyjną przygotowano na podstawie standardu BBOT (2,5-bis(5-tert-butylo-benzoksazol-2-yl)tiofen (Thermo Scientific,), a jej poprawność zweryfikowano poprzez analizę certyfikowanych materiałów odniesienia - Birch leaf i Alfalfa (Elemental Microanalysis Ltd Anglia, Okehampton).

Tabela 2. Schemat łączenia prób do analizy udziału pierwiastków biogennych

Numer próby (A)	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**
Rok	2018	2018	2020	2020	2022	2022
Odwierty z poletek	1,2,3	4,5	1,2,3	4,5	1,2,3	4,5
Numer próby (B)	**7**	**8**	**9**	**10**	**11**	**12**
Rok	2018	2018	2020	2020	2022	2022
Odwierty z poletek	1,2,3	4,5	1,2,3	4,5	1,2,3	4,5
Numer próby (C)	**13**	**14**	**15**	**16**	**17**	**18**
Rok	2018	2018	2020	2020	2022	2022
Odwierty z poletek	1,2,3	4,5	1,2,3	4,5	1,2,3	4,5

3.6 Analizy statystyczne

Otrzymaną bibliotekę OTU wraz z grupami troficznymi zestawiono w arkuszu kalkulacyjnym Exel. W celu monitoringu różnorodności jakościowej i ilościowej oraz oceny wypływu roku pobrania i typu drzewa na stan zbiorowisk w pobranych próbach wykonano charakterystykę opisową. Każdroazowo przed wykonaniem analiz statystycznych sprawdzono wszystkie dane pod kątem ich rozkładu i spełnieniea założeń wariancji (test Shapiro-Wilka z wykorzystaniem funkcji shaprio.test(stats)). W celu ustalenia czy uzyskane wyniki były istotne statystycznie oraz czy istnieją istotne statystycznie różnice między grupami w kontekście badanych zmiennych (rok, sposób uszkodzenia) wykonano analizę wariancji ANOVA. W przypadku gdy analiza wariancji wykazała statystycznie istotne różnice, wyniki sprawdzono z wyrzystamien testu Tukeya HSD post-hoc. Jako udział (relatywną obfitość) określono procentowy udział badanej grupy w zbiorowisku.

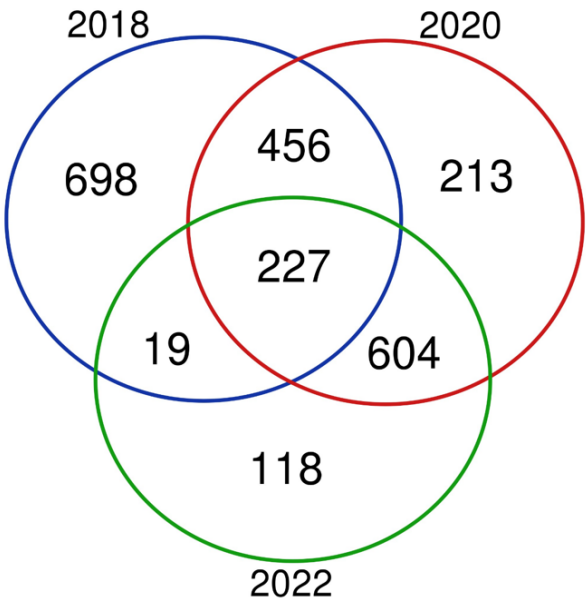
Obliczono indeksy bioróżnorodności. Równomierność rozkładu poszczególnych gatunków w danym ekosystemie wyrażono indeksem Shannona-Wienera, którego wyższe wartości charakteryzowały zbiorowiska o większej różnorodności. Prawdopodobieństwo, że dwie losowo wybrane jednostki należą do tego samego gatunku zmierzono indeksem Simpsona, którego niższe wartości świadczą o większej różnorodności. Ze względu na duże różnice w obfitości występowań niektórych taksonów pomiędzy zbiorowiskami pojawiły się dane wybijające. Ponieważ analiza skupień jest czuła na obserwacje wybijające się zastosowano macierz odległości euklidesowych, metodę Wisconsin. Następnie przeprowadzono analizę skupień w celu zgrupowania podobnych jednostek ekologicznych na podstawie podobieństwa ich atrybutów (liczebności taksonów). To grupowanie wykonano z zastosowaniem metody hierarchicznej z macierzą podobieństwa Manhattan i metodą łączenia Warda. Wykonano analizę ANOSIM w celu ustalenia czy rok pobrania oraz typ drzewa są istotnymi czynnikami wpływającymi na zmiany w strukturach zbiorowisk grzybów. Wykonano analizę współrzędnych głównych (PCoA - ang. Principal Coordinates Analysis), która pozwala wizualnie określić podobieństwa pomiędzy próbami. Podobieństwo jakościowe pomiędzy zbiorowiskami GEm towarzyszących poszczególnym proweniencjom wyliczono na podstawie współczynnika Jaccarda. Wszystkie analizy statystyczne zostały wykonane w programie R 4.2.2 (R Core Team, 2022) funkcją diversity z pakietu vegan (https://www.R-project.org 2022, dostęp 22 września 2023).

4. WYNIKI

Po oczyszczeniu i sekwencjonowaniu uzyskanych produktów PCR otrzymano bibliotekę OTU. Bibloteka zawierała 4035918 sekwencji, które reprezentowały 2335 taksonów grzybów. Zidentyfikowane taksony należały do 10 gromad: *Ascomycota*, *Basidiobolomycota*, *Basidiomycota*, *Blastocladiomycota*, *Chytridiomycota*, *Glomeromycota*, *Mortierellomycota*, *Mucoromycota*, *Plasmodiophoromycota*, *Zoopagomycota*.

4.1 Zbiorowiska grzybów rok, trzy oraz pięć lat po wystąpieniu klęski

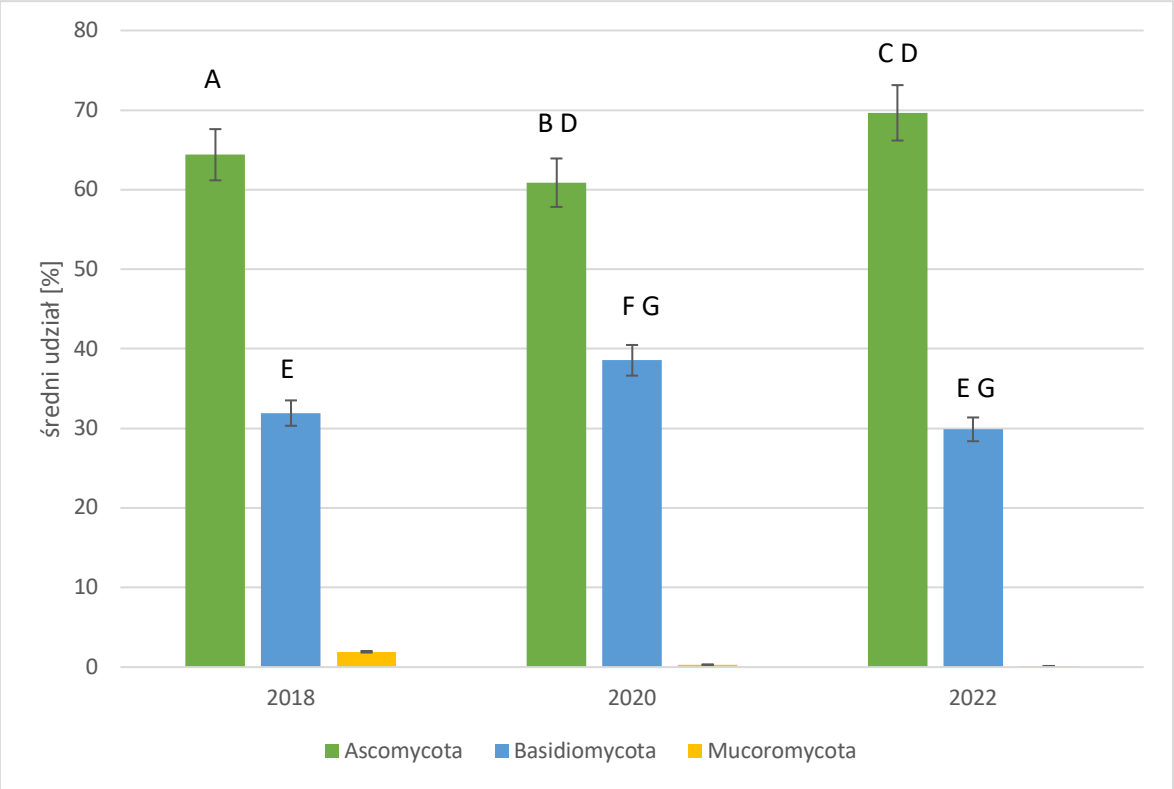
Porównanie różnorodności taksonomicznej pomiędzy latami 2018, 2020 i 2022 (Rycina 4) wykazało, że 9,72% (227) wszystkich zidentyfikowanych taksonów, występowało w analizowanych zbiorowiskach w każdym z badanych lat. Udział taksonów wspólnych pomiędzy latami 2018 i 2020 wynosił 19,91% (456 taksonów), a pomiędzy 2020 i 2022 było to 25,87% (604 taksony). Taksony wspólne pomiędzy latami 2018 i 2022 stanowiły bardzo mały udział 0,82% (19 taksonów). Największą różnorodnością charakteryzował się rok 2018, w którym zidentyfikowano 698 (29,89%) taksonów niewystępujących w innych latach. W 2020 roku zaobserwowano bardzo znaczący spadek do 213 (9,12%), a w 2022 roku liczba takich taksonów wynosiła 118 (21,3%).



Rycina 4. Diagram Vienna przedstawiający różnicę w liczbie taksonów pomiędzy latami

Rok po huraganie (2018) średni udziału gromady *Ascomycota* wynosił 64,38%, *Basidiomycota* 31,92% i *Mucoromycota* 1,93%. Trzy lata po huraganie (2020 rok) średni udział *Ascomycota* zmniejszył się do 62,87%. Do 38,55% zwiększył się udział taksonów należących do *Basidiomycota*, a udział gromady *Mucoromycota* zmniejszył się do 0,30%. W roku 2022 średni udział *Ascomycota* stanowił 69,65%, *Basidiomycota* 29,87%, a *Mucoromycota* 0,13% (Rycina 5). Średni udział pozostałych gromad w żadnej z prób nie przekroczył 1,5% i zmniejszał się w czasie trwania obserwacji.

Przeprowadzona analiza wariancji (ANOVA) wykazała istotne różnice w udziale grzybów należących do gromady *Ascomycota* i *Basidiomycota* ($p<0,05$). Następnie wykonano test post-hoc Tukeya HSD w celu sprawdzenia różnic w udziale grzybów należących do gromady *Ascomycota* i *Basidiomycota* rok oraz trzy i pięć lat po huraganie. Wśród grzybów należących do gromady *Ascomycota* wynik testu post-hoc nie wykazał istotnych różnic statystycznych ($p>0,05$) pomiędzy latami 2020 i 2022, natomiast wykazał różnice ($p<0,05$) pomiędzy próbami z lat 2018 i 2020 oraz 2018 i 2022. Wśród grzybów należących do gromady *Basidiomycota* istotne różnice ($p<0,05$) wykazano pomiędzy 2018 i 2020 rokiem, natomiast pomiędzy próbami z 2018 i 2022 oraz 2020 i 2022 roku nie wykazano różnic ($p>0,05$). W wyniku przeprowadzonej analizy wariancji nie wykazano istotnych statystycznie różnic dla gormady *Mucoromycota* ($p = 0,191$).



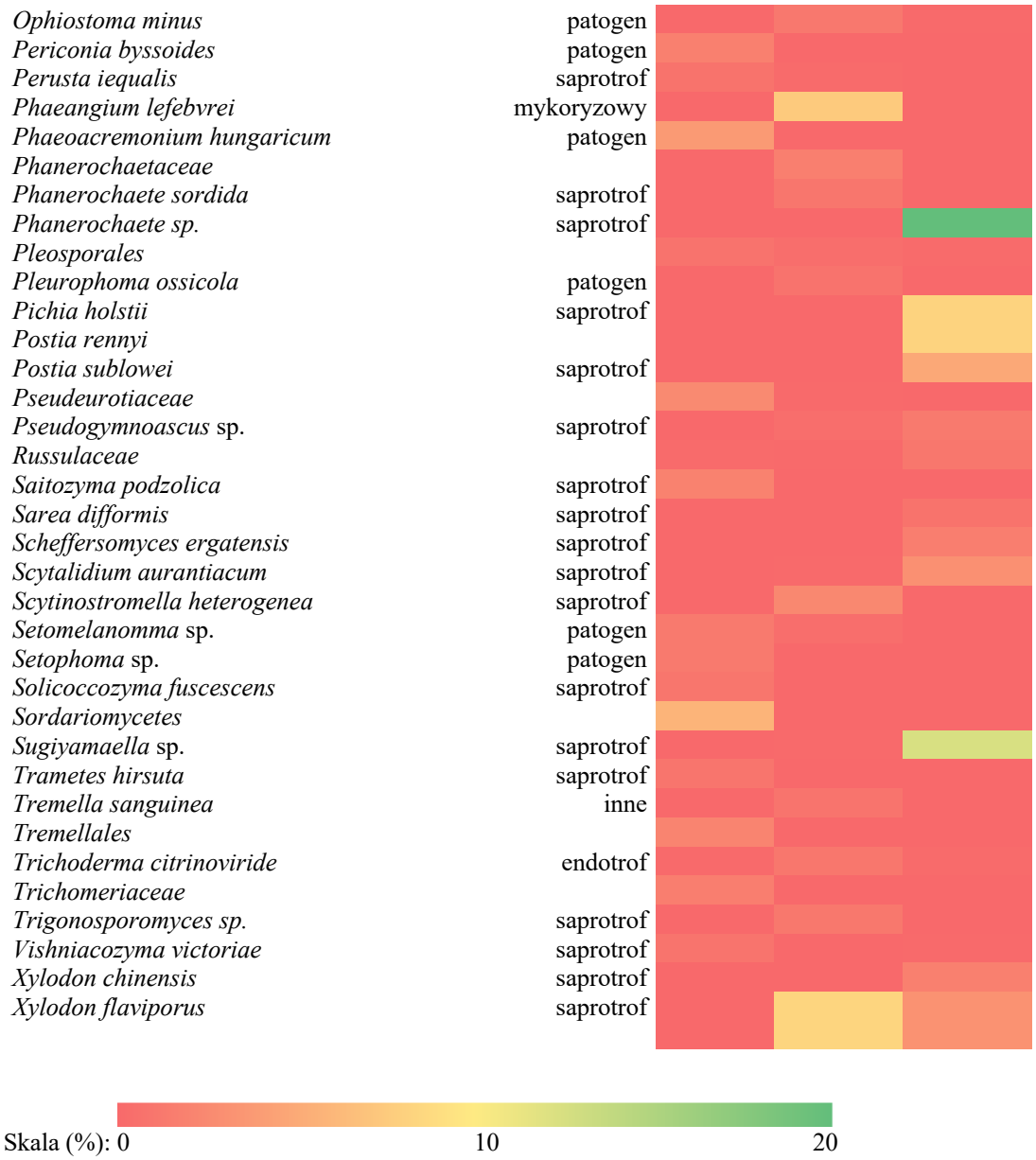
Rycina 5. Zmiany średniego udziału [%] gromad *Ascomycota*, *Basidiomycota* i *Mucoromycota* w latach 2018, 2020 i 2022. Wyniki testu post-hoc Tukeya HSD przedstawiono powyżej kolumn. Grupy opisane tą samą literą nie różnią się statystycznie istotnie (α>0,05)

W 2018 gromada *Ascomycota* liczyła 787 taksonów. Takosny o najwyżym średnim udziale w danej gromadzie to patogeniczny *Phaeoacremonium hungaricum* Essakhi, Mugnai, Surico & Crous (średni udział 2,65%) oraz saprotroficzny *Furcasterigmium furcatum* (C. Moreau & Moreau ex W. Gams) Giraldo López & Crous (średni udział 1,91%). Gromada *Basidiomycota* liczyła 512 taksonów, wśród których nawiekszy średni udział miał patogeniczny gatunek *Cuniculitrema polymorpha* R. Kirschner & J.P. Samp. (1,57%), Kolejny liczny takson to patogeniczny rodzaj *Tremellales* o średnim udziale 1,46% oraz saprotroficzne gatunki: *Saitozyma podzolica* (Babeva & Reshetova) o średnim udziale 1,37%, *Coprinopsis atramentaria* (Bull.) o średnim udziale 1,17% oraz *Fellomyces mexicanus* Lopandić o średnim udziale 1,02%. W 2018 roku gromada *Mucoromycota* była reprezentowana przez 16 taksonów, a do najliczniejszych należały saprotroficzne gatunki *Umbelopsis ramanniana* (Möller) o średnim udziale 0,42% i *Mucor plasmaticus* Tiegh. (średni udział 0,16%).

W 2020 roku wykazano 844 taksony z gromady *Ascomycota*. Najliczniej występujące gatunki to saprotrof *Hanseniaspora osmophila* (Niehaus) o średnim udziale 13,68%, mykoryzowy *Picoa lefebvrei* (Pat.) o średnim udziale 5,25%, saprotrof *Candida santamariae* Montrocher o średnim udziale 4,60% oraz saprotrof *Lipomyces starkeyi* Lodder & Kreger-van Rij (3,31%) i *Keratinophyton indicum* (Garg) o średnim udziale 2,84% i niezidentyfikowanej funkcji troficznej. Gromada *Basidiomycota* w 2020 roku była reprezentowana przez 429 taksonów. Gatunek o najliczniejszym średnim udziale 6,57% to saprotroficzny *Tyromyces lacteus* (Fr.) wykazano obfite występowanie saprotroficznego *Xylodon flaviporus* (Berk. & M.A. Curtis ex Cooke) o średnim udziale 5,87% oraz *Armillaria gallica* Marxm. & Romagn, której średni udział wyniósł 4,44%. Kolejny licznie występujący saprotrof (średni udział 2,90%) to *Coniophora arida* (Fr.). W 2020 roku gromadę *Mucoromycota* reprezentowało 15 taksonów, wśród których największy średni udział miały saprotroficzne: *Umbelopsis isabellina* (Oudem.) 0,03 (%), *Mucor abundans* Povah (0,01%) oraz *Umbelopsis angularis* W. Gams & M. Sugiy (0,01%).

W 2022 roku najliczniej występująca gromada *Ascomycota* była reprezentowana przez 617 taksonów. Rodzaj *Sugiyamaella* stanowił 13,90%, saprotroficzne grzyby z rodzaju *Coniochaeta* (średni udział 9,44%). Kolejny licznie występującym taksonem był saprotroficzny rodzaj *Capronia* (o średnim udziale 7,14%). Najliczniejszym gatunkiem spośród gromady *Ascomycota* w 2022 roku był *Aequabiliella palatina* Kraus o średnim udziale 3,57%. Gromada *Basidiomycota* w 2022 roku liczyła 303 taksony. Największy średni udział (5,40%) należał do gatunków saprotroficznych: *Postia sublowei* B.K. Cui, drugim pod względem średniego udziału (3,40%) stanowił saprotroficzny *Xylodon flaviporus* (Berk. & M.A. Curtis ex Cooke), kolejne to *Antrodia gossypium* (Speg.) o średnim udziale (2,78%) oraz *Apiotrichum gracile* (Weigmann & A. Wolff) o średnim udziale 2,23%. W 2022 roku gromada *Mucoromycota* obejmowała 10 taksonów, głównie saprotroficznych. Największym średnim udziałem (0,02%) wyróżniły się *U. isabellina* oraz *Absidia caerulea* Bainier (0,01%) (Rycina 6.).

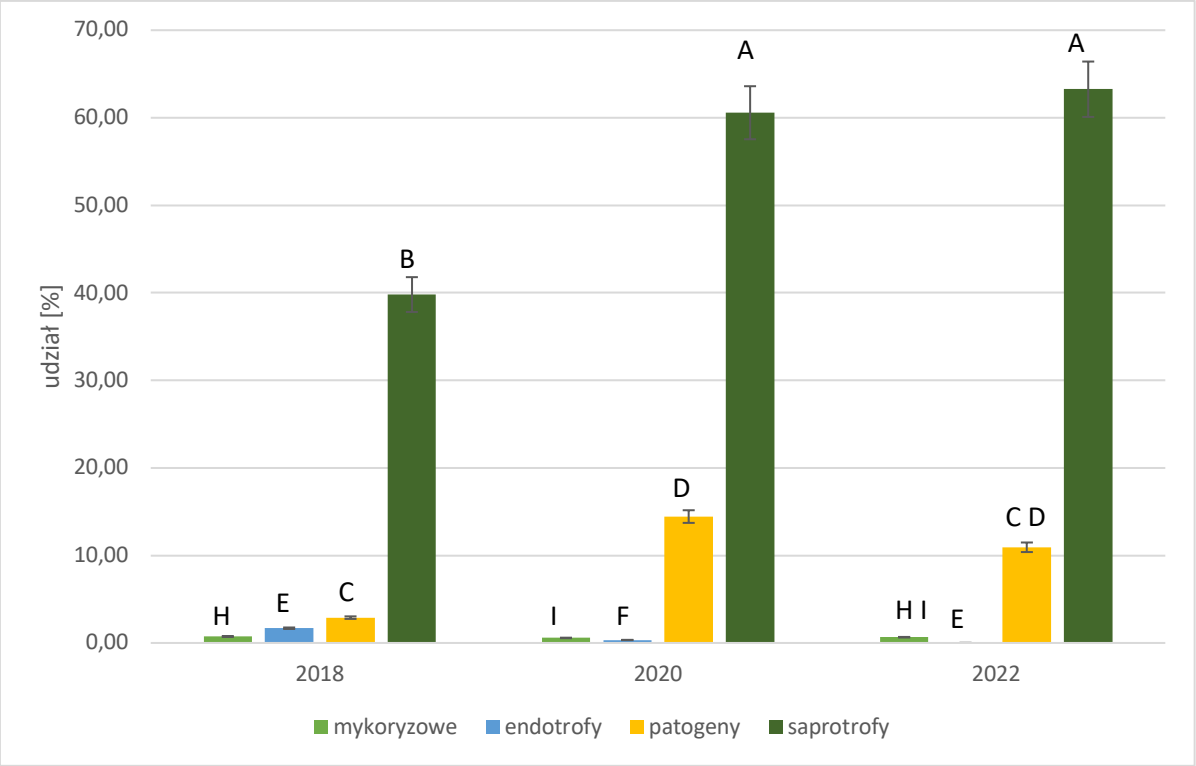
taxon	grupa troficzna	2018	2020	2022
Acremonium furcatum	saprotrof			
Aequabiliella palati	patogen			
Apiognomonia errabunda	patogen			
Apiotrichum gracile	saprotrof			
Armillaria gallica	saprotrof			
Articulospora sp.	saprotrof			
Ascocoryne cylichnium	saprotrof			
Ascomycota				
Aureobasidium pullulans	saprotrof			
Basidiomycota				
Boletopsis leucomelae	mykoryzowy			
Calocera cornea	saprotrof			
Candida sake	saprotrof			
Candida santamariae	saprotrof			
Capnobotryella sp.	saprotrof			
Capnodiales				
Capronia epimyces	saprotrof			
Capronia sp.	saprotrof			
Chaetothyriales				
Ciliolarina ligniseda	saprotrof			
Cladonia floerkeana	inne			
Cladosporium delicatulum	saprotrof			
Cladosporium phaenocomae	saprotrof			
Collophora sp.	patogen			
Coniochaeta fasciculata	saprotrof			
Coniochaeta sp.	saprotrof			
Coniophora arida	saprotrof			
Coprinopsis atramentaria	saprotrof			
Cryptococcus sp.	saprotrof			
Cuniculitrema polymorpha	inne			
Cutaneotrichosporon jirovecii	inne			
Cystobasidiopsis lactophilus	saprotrof			
Diaporthales				
Dioszegia crocea	saprotrof			
Dioszegia hungarica	saprotrof			
Diplodia sapinea	patogen			
Entoloma chytrophilum	saprotrof			
Eurotiomycetes				
Exophiala dermatitidis	saprotrof			
Fellomyces mexicanus	saprotrof			
Fibroporia gossypium	saprotrof			
Fomitopsidaceae				
Geomyces sp.	saprotrof			
Gloeocystidiellum kenyense	saprotrof			
Hanseniaspora osmophila	saprotrof			
Hymenoscyphus kathiae	saprotrof			
Hypoxylon fragiforme	saprotrof			
Keratinophyton indicum				
Kodamaea sp.	saprotrof			
Lecanora lojkaea	inne			
Lecidea lapicida	inne			
Leptographium procerum	patogen			
Lipomyces starkeyi	saprotrof			
Microascales				
Microdochium nivale	patogen			
Mortierella sarnyensis	saprotrof			
Myxozyma sp.	saprotrof			
Neocatenulostroma abietis	patogen			
Oligoporus lacteus	saprotrof			



Rycina 6. Taksony o średnim udziale >0,5% w latach 2018, 2020, 2022

Zidentyfikowane taksony zostały zaklasyfikowane do czterech grup troficznych: saprotrofów, patogenów, taksonów mykoryzujących oraz endotrofów (Rycina 7). Największy udział w każdym roku stanowiły saprotrofy. W 2018 roku ich średni udział stanowił 39,80%, w 2020 wzrósł do 60,57%, a w 2022 do 63,26%. Drugą najliczniejszą grupą troficzną, której średni udział malał w każdym z badanych lat, były patogeny. W 2018 roku ich średni udział wynosił 2,89%, w 2020 roku wzrósł do 14,44%, a w 2022 spadł do 10,93%. W 2018 roku średni udział grzybów mykoryzowych stanowił 0,74%, w 2020 0,57%, a w 2022 0,66%. Endotrofy w drewnie sosen w 2018 stanowiły udział 1,68%, w 2020 0,34%, a w 2022 już tylko 0,01%.

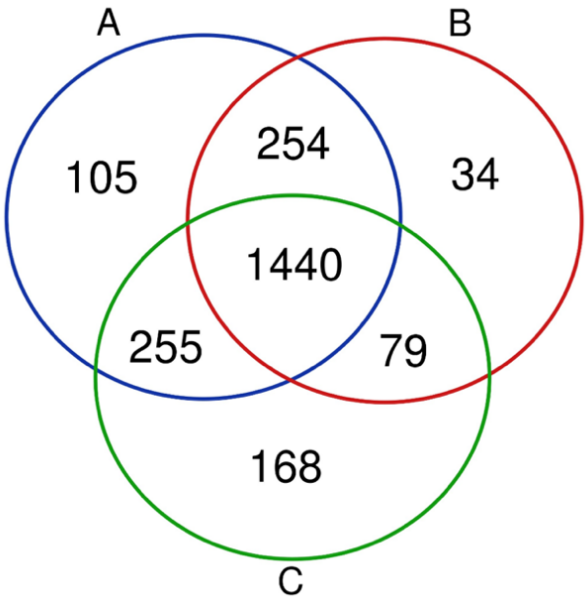
Przeprowadzona analiza wariancji (ANOVA), wykazała istotne statystycznie różnice w udziale grzybów należących do poszczególnych grup troficznych: saprotrofów, patogenów, mykoryzowych oraz endotrofów, dla poziomu istotności 0,05. Wśród grzybów należących do saprotrofów wynik testu post-hoc (Tukeya HSD) wykazał istotne różnice ($p<0,05$) pomiędzy 2018 a 2020 i 2022. Nie zaobserwowano statystycznie istotnych różnic pomiędzy latami 2020 i 2022. Wśród patogenów oraz mykoryzowych wynik testu post-hoc wykazał istotne różnice ($p<0,05$) pomiędzy latami 2018 i 2020. Nie wykazano statystycznie istotnych różnic pomiędzy latami 2018 i 2022 oraz 2020 i 2022. Wśród endotrofów test post-hoc Tukeya HSD wykazał istotne różnice ($p<0,05$) pomiędzy latami 2018 i 2020, oraz 2020 i 2022. Nie wykazano statystycznie istotnych różnic pomiędzy rokiem 2018 a 2022.



Rycina 7. Średni udział grup troficznych w latach 2018, 2020 i 2022. Wyniki testu post-hoc Tukeya HSD przedstawiono powyżej kolumn. Grupy opisane tą samą literą nie różnią się statystycznie istotnie ($\alpha>0,05$)

4.2 Zbiorowiska grzybów w drzewach nieuszkodzonych, wiatrołomach i wiatrowałach

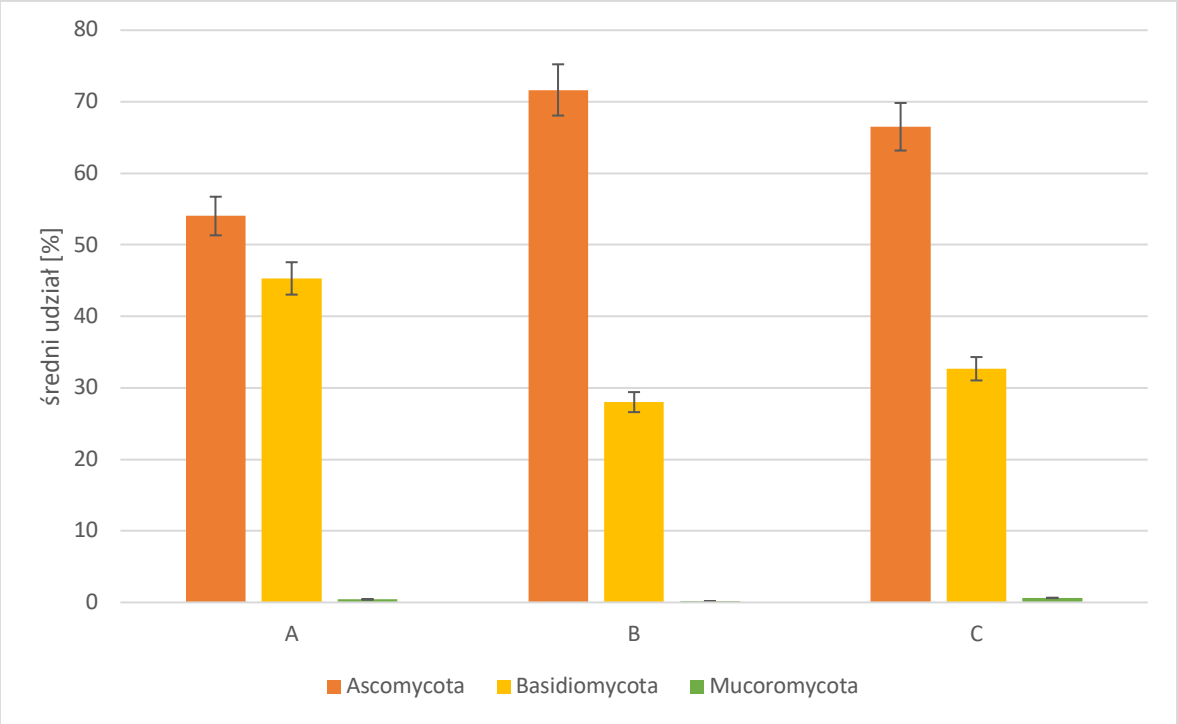
Porównanie różnorodności taksonomicznej pomiędzy drzewami nieuszkodzonymi, wiatrołomami i wiatrowałami wykazało, że 61,67%, czyli 1440 ze wszystkich zidentyfikowanych taksonów, występowało w analizowanych zbiorowiskach w każdym z badanych wariantów (Rycina 8). Udział taksonów wspólnych pomiędzy zbiorowiskami grzybów drewna drzew nieuszkodzonych (A) a wiatrołomami (B) wynosił 10,88% (254 taksonów), a pomiędzy wiatrołomami (B) i wiatrowałami (C) jedynie 3,38% (79 taksony). Taksony wspólne pomiędzy nieuszkodzonych (A) i wiatrołomami (C) stanowiły 10,92% (255 taksonów). W zbiorowiskach drzew nieuszkodzonych, zidentyfikowano 105 (4,5%) taksonów niewystępujące w innych wariantach, w wiatrołomach (B) było ich 34 (1,46%), a w wiatrowałach (C) 168 (7,19%).



Rycina 8. Diagram Vienna przedstawiający różnicę w liczbie taksonów pomiędzy drzewami nieuszkodzonymi (A), wiatrołomami (B) i wiatrowałami (C)

W drewnie drzew nieuszkodzonych (A) średni udziału gromady *Ascomycota* wynosił 54,02%, *Basidiomycota* 45,30% a *Mucoromycota* 0,42%. W drewnie wiatrołomów (B) średni udział *Ascomycota* stanowił 71,65%. Do 28,00% spadł udział taksonów należących do *Basidiomycota*, a średni udział gromady *Mucoromycota* spadł do 0,18%. W drewnie wiatrowałów (C) średni udział *Ascomycota* stanowił 66,50%, *Basidiomycota* 32,67%, a *Mucoromycota* 0,63%. Średni udział pozostałych gromad w żadnej z prób nie przekroczył 1% i zmniejszał się w czasie trwania procesu rozkładu drewna.

Przeprowadzona analiza wariancji (ANOVA) w udziale grzybów w zależności od sposobu uszkodzenia drzewa nie wykazała istotny różnic wśród gromad *Ascomycota* (p = 0,714), *Basidiomycota* (p= 0,105) ani *Mucoromycota* (p= 0,572).



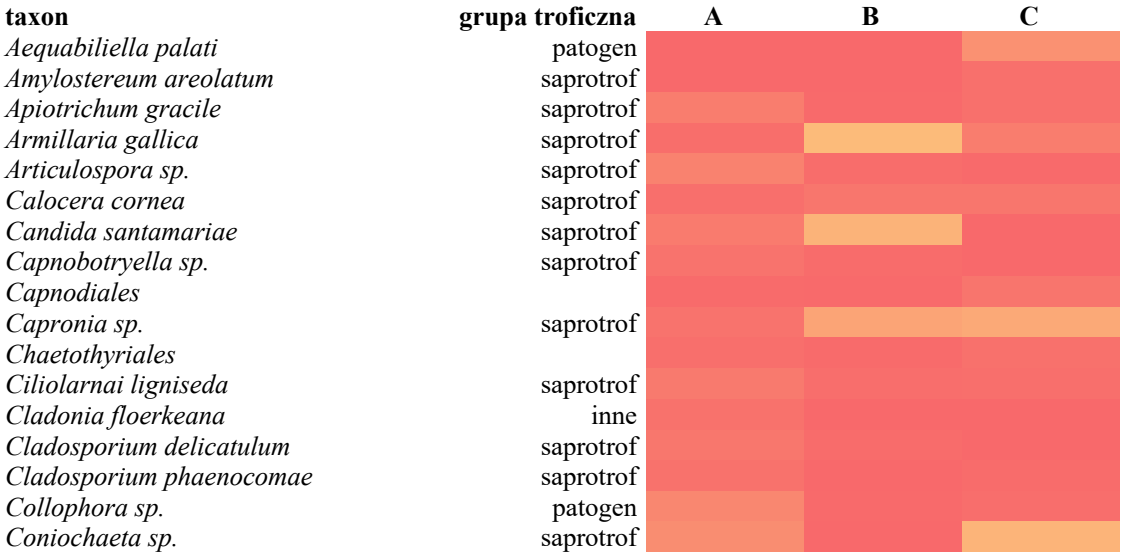
Rycina 9. Zmiany średniego udziału [%] gromad *Ascomycota*, *Basidiomycota* i *Mucoromycota* w drzewach nieuszkodzonych (A), wiatrołomach (B) i wiatrowałach (C)

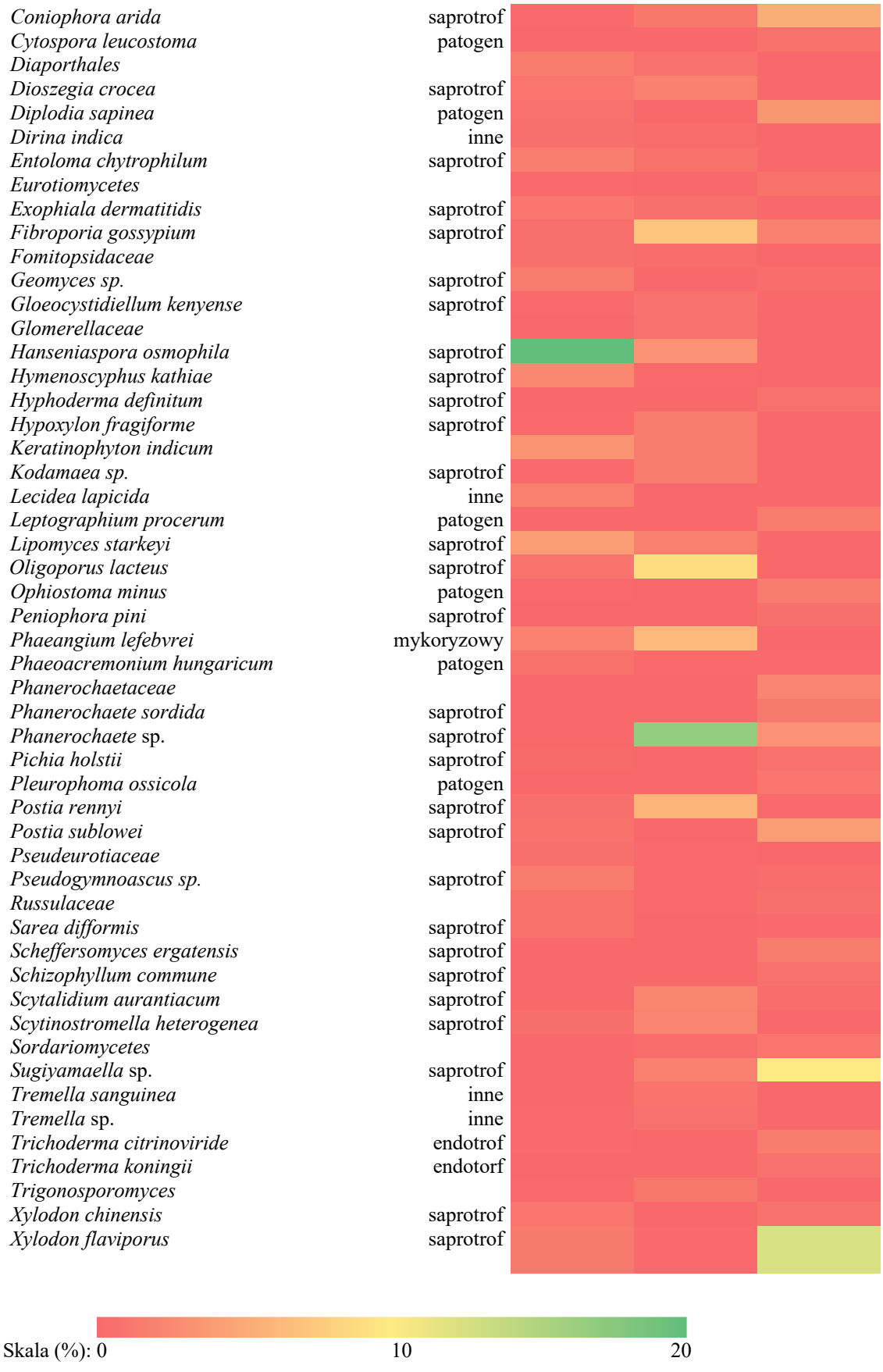
W drewnie drzew nieuszkodzonych (A) gromada *Ascomycota* liczyła 1035 taksonów. Taksony o najwyżym średnim udziale to saprotroficzne *Hanseniaspora osmophila* (Niehaus) Phaff, M.W. Mill. & Shifrine (średni udział 19,84%) oraz *Lipomyces starkeyi* Lodder & Kreger (średni udział 3,63%) oraz o nieznanej funkcji *Keratinophyton indicum* (3,07%). Gromada *Basidiomycota* liczyła 566 taksonów, wśród których największy średni

udział miały saprotroficzne: *Entoloma chytrophilum Wölfel, Noordel. & Dähncke*. (1,49%) oraz *Apiotrichum gracile* (Weigmann & A. Wolff) Yurkov & Boekhout (1,45%). *Mucoromycota* była reprezentowana przez 27 taksonów, a najliczniejszym był saprotroficzny *U. ramanniana* o średnim udziale 0,08%.

W wiatrołomach (B) gromada *Ascomycota* liczyła 1124 taksony. Najliczniej występujące gatunki to mykoryzowy *Picoa lefebvrei* (Pat.) Maire (5,43%), saprotroficzne *Candida santamariae* Montrocher (5,00%) i *Capronia* sp. (4,04%). Gromada *Basidiomycota* była reprezentowana przez 626 taksonów. Gatunki o najliczniejszym średnim udziale to saprotroficzne *Phanerochaete* sp. (17,03%), *Postia lactea* (Fr.) P. Karst (7,87%), *Fibroporia gossypium* (Speg.) Parmasto (6,23%) oraz *Armillaria gallica*, której średni udział wyniósł (5,54%). Gromadę *Mucoromycota* reprezentowało 25 taksonów, wśród których największy średni udział miał saprotroficzy *U. isabellina* (0,02 %).

W wiatrowałach (C) najliczniej występująca gromada *Ascomycota* była reprezentowana przez 1225 taksonów. Rodzaj *Sugiyamaella* sp. stanowił 9,28% średniego udziału, saprotroficzne grzyby z rodzaju *Coniochaeta* sp. o średnim udziale 5,14%, Kolejny licznie występujący takson to saprotroficzny rodzaj *Capronia* sp. (o średnim udziale 4,54%) oraz patogeniczny *Diplodia sapinea* De Not. (3,23%). Gromada *Basidiomycota* liczyła 656 taksony. Największy średni udział (11,50%) stanowił saprotroficzny *Xylodon flaviporus* (Berk. & M.A. Curtis ex Cooke), *Coniophora arida* (Fr.) P. Karst. (4,9%) oraz *Postia sublowei* B.K. Cui. (3,67%). Gromada *Mucoromycota* zawierała 27 taksonów, głównie saprotroficznych. Największym średnim udziałem charakteryzował się *U. isabellina* (0,08%) (Rycina 10).

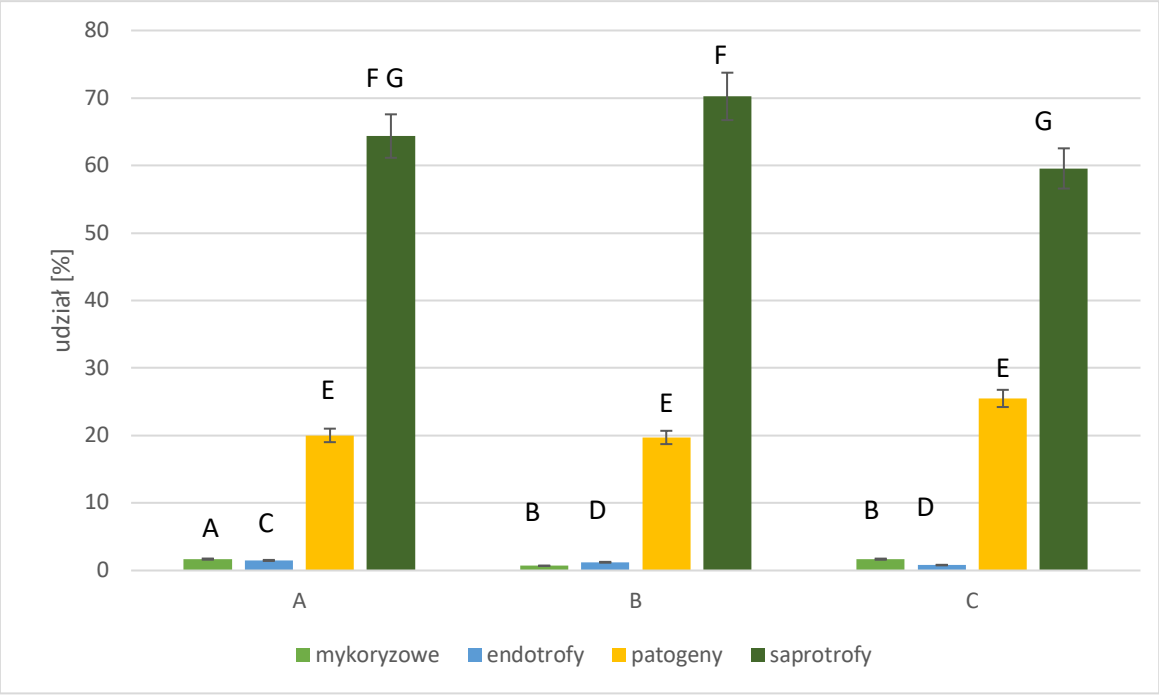




Rycina 10. Taksony o średnim udziale >0,5% w drzewach A, B, C

Zidentyfikowane taksony zostały zaklasyfikowane do czterech grup troficznych: saprotrofów, patogenów, mykoryzujących oraz endotrofów (Rycina 11). Największy udział w każdym drewnie stanowiły saprotrofy. W drewnie nieuszkodzonym ich średni udział stanowił 64,35%, w wiatrołomach wzrósł do 70,23%, a najmniejszy średni udział saprotrofów odnotowano w wiatrowałach, gdzie wynosił 59,56%. Drugą najbardziej liczną grupą troficzną, były patogeny w nieuszkodzonych, których średni udział wynosił 20,01%. W wiatrołomach ich średni udział wynosił 19,71%, a w wiatrowałach 25,49%. Średni udział grzybów mykoryzowych był zbliżony w drzewach nieuszkodzonych i wiatrowałach (odpowiednio 1,68% i 1,67% odpowiednio), podczas gdy w wiatrołomach wynosił 0,7%. Średni udział endotrofów wynosił w drewnie sosen uszkodzonych przez huragan stanowił w wiatrołomach 1,22%, wiatrowałach 0,80% natomiast w drzewach nieuszkodzonych 1,49%.

Przeprowadzona analiza wariancji (ANOVA), wykazała istotną różnicę udziału grzybów należących do saprotrofów, mykoryzowych oraz endotrofów ($p<0,05$). Nie wykazano istotnych statystycznie różnic w udziale patogenów ($p=0,39$). Następnie wykonano test post-hoc Tukeya HSD w celu określenia różnic w udziale grzybów należących do poszczególnych grup troficznych. Wśród grzybów należących do saprotrofów (4) wynik testu post-hoc wykazał istotne różnice ($p<0,05$) pomiędzy wiatrołomami i wiatrowałami. Nie zaobserwowano statystycznie istotnych różnić pomiędzy drzewami nieuszkodzonymi a pozostałymi wariantami. Wśród endotrofów (2) i gatunków mykoryzowych (1) test post-hoc Tukeya wykazał istotne różnice ($p<0,05$) pomiędzy drewnem nieuszkodzonym a wiatrowałami i wiatrołomami. Nie wykazano różnic statystycznie istotnych pomiędzy drewnem drzew uszkodzonych.



Rycina 11. Średni udział grup troficznych w drewnie drzew nieuszkodzonych (A), wiatrowałach (B) i wiatrołomach (C). Wyniki testu post-hoc Tukeya HSD przedstawiono powyżej kolumn. Poziomy niepołączone tą samą literą różnią się istotnie ($\alpha<0,05$)

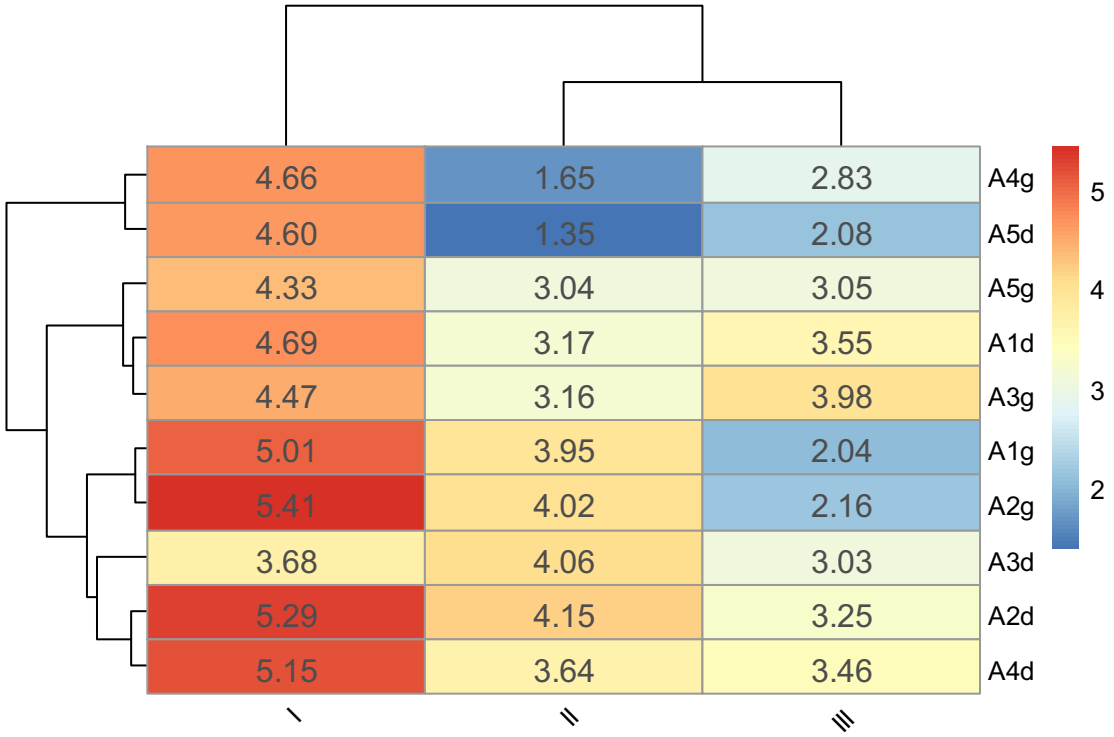
4.3 Indeksy różnorodności

W Tabeli 3 przedstawiono wartości indeksów Simpsona i Shannona-Weinera obliczone dla wszystkich prób z podziałem na rok, miejsce pobrania odwiertu oraz lokalizację poletka badawczego. Wartości wskaźników bioróżnorodności są istotne statystycznie, grupowanie metodą hierarchiczną z macierzą podobieństwa Manhattan i metodą łączenia Warda przedstawiono na rycinach 12-17.

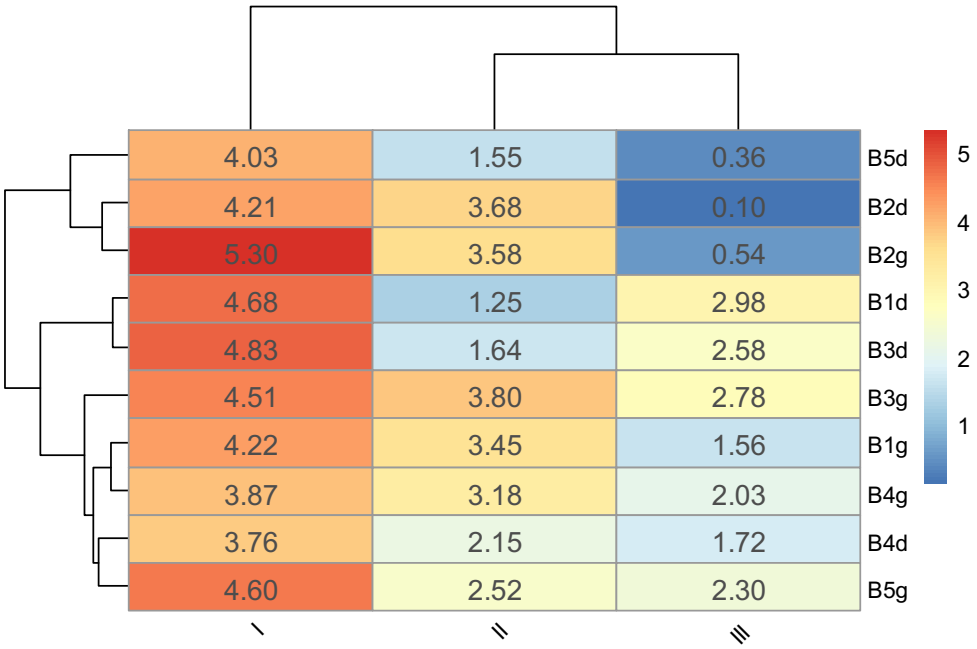
Wartości indeksu Shannona-Weinera w latach 2018 (I), 2020 (II) i 2022 (III) były zbliżone, chociaż dla II (2020) roku były niższe niż dla roku 2018 (I) i 2022 (III). Oznacza to, że próby z 2020 roku charakteryzują się mniejszą różnorodnością gatunkową niż w 2018 i 2022 (Rycina 12). Wartości indeksu Shannona-Weinera w 2018 roku (I) dla wszystkich lokalizacji były relatywnie wysokie. Najwyższe wartości odnotowano dla prób z drzew nieuszkodzonych co wskazuje na większą różnorodność gatunkową. Natomiast dla dwóch prób z drzewa A na poletku trzecim (odwierty górny i dolny) były nieco niższe, co sugeruje mniejszą różnorodność gatunkową. Próby pobrane w 2020 roku (II) dla wszystkich lokalizacji były relatywnie wysokie. Najwyższe wartości odnotowano dla prób drzew nieuszkodzonych, co wskazuje na większą różnorodność gatunkową. Najniższe wartości

indeksu Shannona-Weinera stwierdzono dla odwiertu z drzewa nieuszkodzonych na poletku piątym, co sugeruje mniejszą różnorodność gatunkową. Wśród prób pobranych w 2022 roku (III), wartości indeksu Shannona-Weinera były niższe, ale również wykazywały zróżnicowanie. Wartości indeksu dla drzew nieuszkodzonych były relatywnie wysokie, co wskazuje na większą różnorodność gatunkową wśród zbiorowisk grzybów.

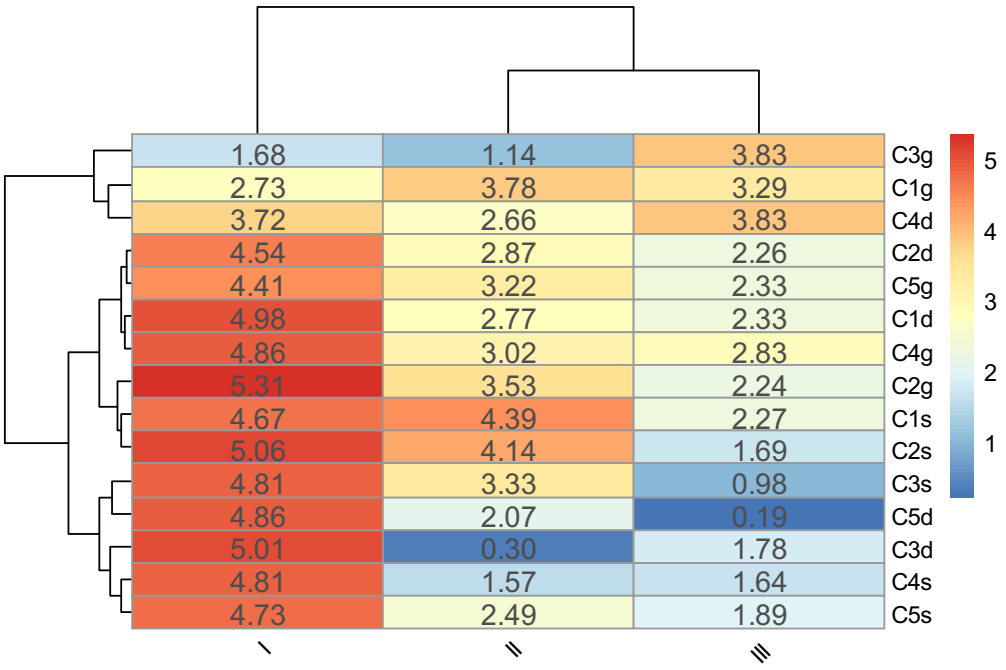
W próbach pobranych z wiatrołomów (B) najwyższe wartości wykazano również 2018 roku (Rycina 13). Najniższe wartości były w próbach z 2022 roku. Wartości indeksu Shannona-Weinera dla zbiorowisk grzybów występujących w drewnie wiatrowałów (C) były najwyższe w 2018 roku, a w kolejnych latach charakteryzowały się mniejszą różnorodnością gatunkową (Rycina 14).



Rycina 12. Analiza skupień wartości indeksu Shannona-Weinera dla drzew nieuszkodzonych (A). Najwyższe wartości oznaczono kolorem czerwonym, najniższe niebieskim



Rycina 13. Analiza skupień wartości indeksu Shannona-Weinera dla wiatrołomów (B). Najwyższe wartości oznaczono kolorem czerwonym, najniższe niebieskim

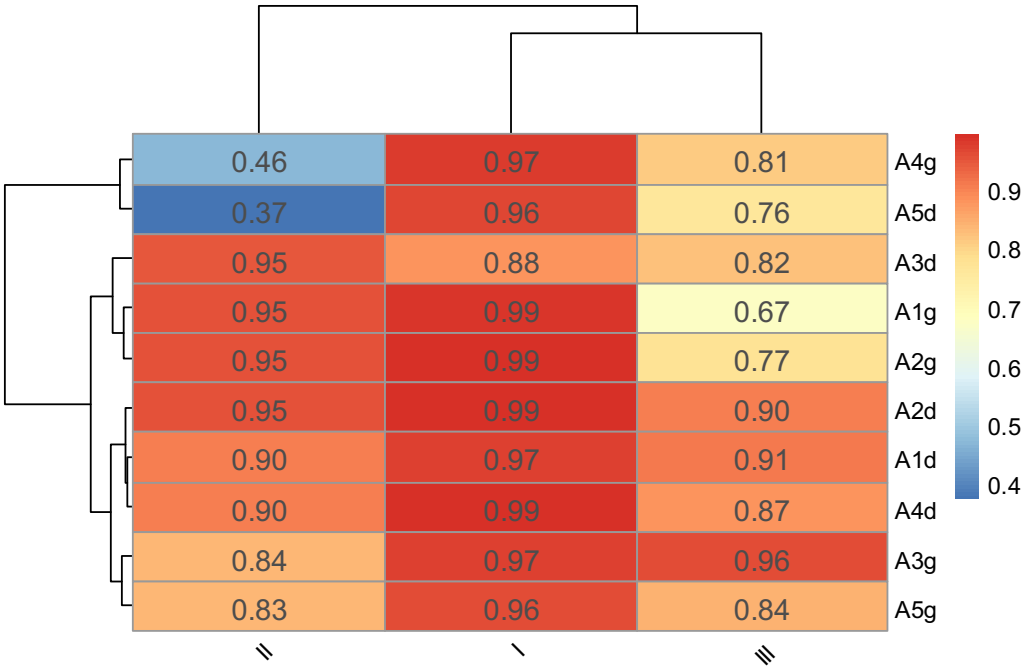


Rycina 14. Analiza skupień wartości indeksu Shannona-Weinera dla wiatrowałów (C). Najwyższe wartości oznaczono kolorem czerwonym, najniższe niebieskim

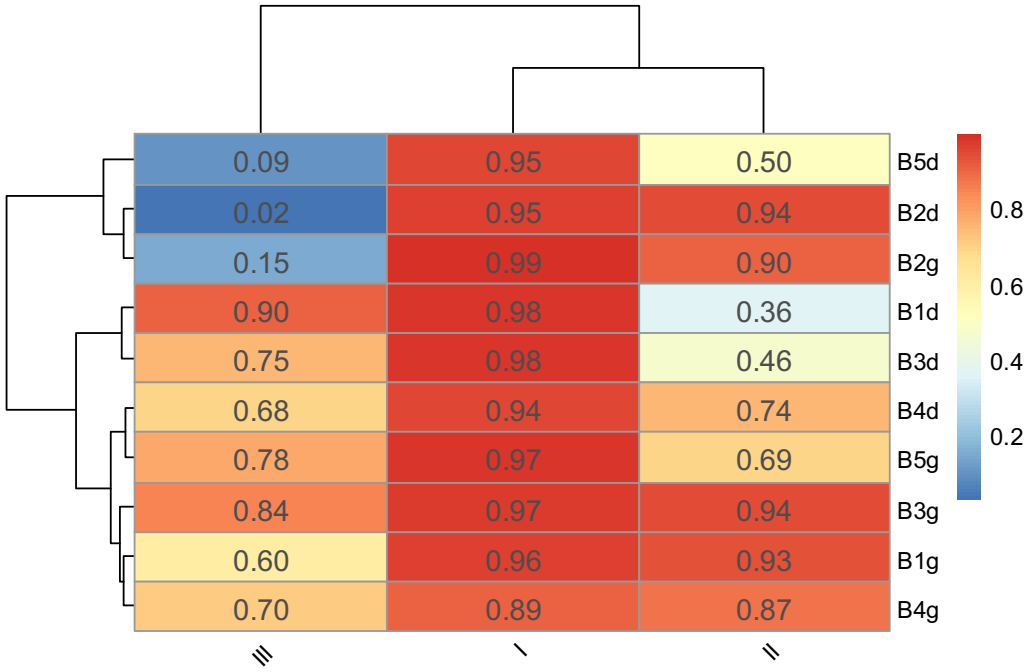
Wyższe wartości indeksu Simpsona wskazują na większą dominację pojedynczych gatunków w danym roku, co sugeruje mniejsze zróżnicowanie. Każdego roku (2018, 2020, 2022) wartości indeksu Simpsona dla drzew nieuszkodzonych wskazują na duże zróżnicowanie taksonomiczne. W roku 2018 wartości tego indeksu dla różnych lokalizacji poletek (1, 2, 3, 4 i 5) wskazują na wysokie zróżnicowanie taksonomiczne, co oznacza, że wiele gatunków było równomiernie rozłożone w tych lokalizacjach. Próby o najniższych wartościach to górny odwiert z wiatrowału na poletku trzecim (I C 3 g: 1,68), górny odwiert wiatrowału na poletku pierwszym (I C 1 g: 2,73), dolny odwiert z drzewa nieuszkodzonego na poletku trzecim (I A 3 d: 3,68), dolne odwierty na poletku czwartym z wiatrołomów i wiatrowałów (I B 4 d: 3,72 oraz I C 4 d: 3,76) i górny odwiert z wiatrołomu na poletku czwartym (I B 4 g: 3,87). Wartości indeksu Simpsona dla lat 2020 i 2022 są niższe niż w roku 2018, ale zauważalny spadek jest równomierny i próby o najniżych wartościach w 2018 roku nadal pozostają najmniej zróżnicowane w kolejnych latach badań.

Wartości indeksu Simpsona dla poszczególnych typów drzew (A, B i C) wskazują na duże zróżnicowanie gatunkowe. Dla drzew nieuszkodzonych wartości indeksu są najwyższe w pierwszym roku badań (2018), co oznacza że w tych lokalizacjach zróżnicowanie taksonomiczne były największe (Rycina 15). Maksymalną wartość wskaźnik osiągnął w próbie na poletku drugim (5,41), a najniższe w roku 2020 na poletkach czwartym i piątym (1,65 i 1,35). Wartości indeksu Simpsona dla wiatrołomów (Rycina 16) i wiatrowałów (Rycina 17) również wskazują na wysokie zróżnicowanie gatunkowe, chociaż nieco niższe niż dla drzew nieuszkodzonych. W obu przypadkach (drzewa B i C) z każdym roku malało zróżnicowanie, a najniższe wartości uzyskano w wiatrołomach z 2022 roku w próbach z poletek numer dwa (0,10 i 0,50) oraz pięć (0,36).

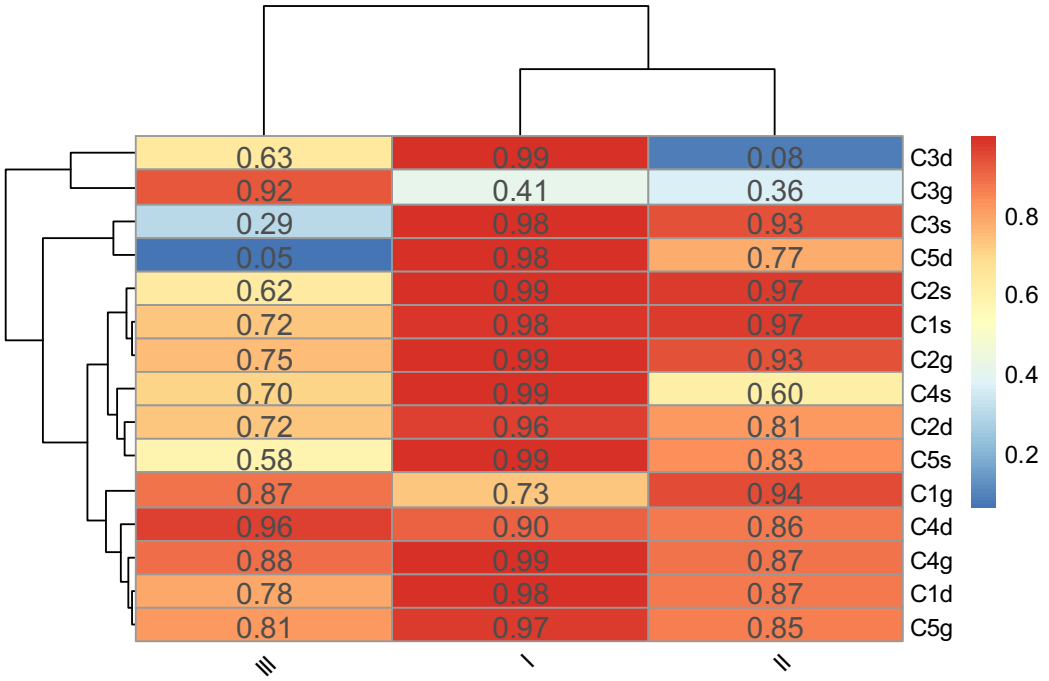
Dla lokalizacji 1, 2, 3, 4 i 5 wartości indeksu Simpsona wskazują na duże zróżnicowanie. Dla lokalizacji 1 wartość indeksu Simpsona dla różnych lat i typów drzew wskazuje na wysokie zróżnicowanie gatunkowe, co oznacza, że wiele gatunków jest równomiernie rozłożonych w tej lokalizacji. Wartości indeksu Simpsona dla pozostałych lokalizacji również wskazują na zróżnicowanie gatunkowe, chociaż nieco niższe niż dla lokalizacji 1.



Rycina 15. Analiza skupień wartości indeksu Simpsona dla drzew nieuszkodzonych (A). Najwyższe wartości oznaczono kolorem czerwonym, najniższe niebieskim



Rycina 16. Analiza skupień wartości indeksu Simpsona dla wiatrołomów (B). Najwyższe wartości oznaczono kolorem czerwonym, najniższe niebieskim



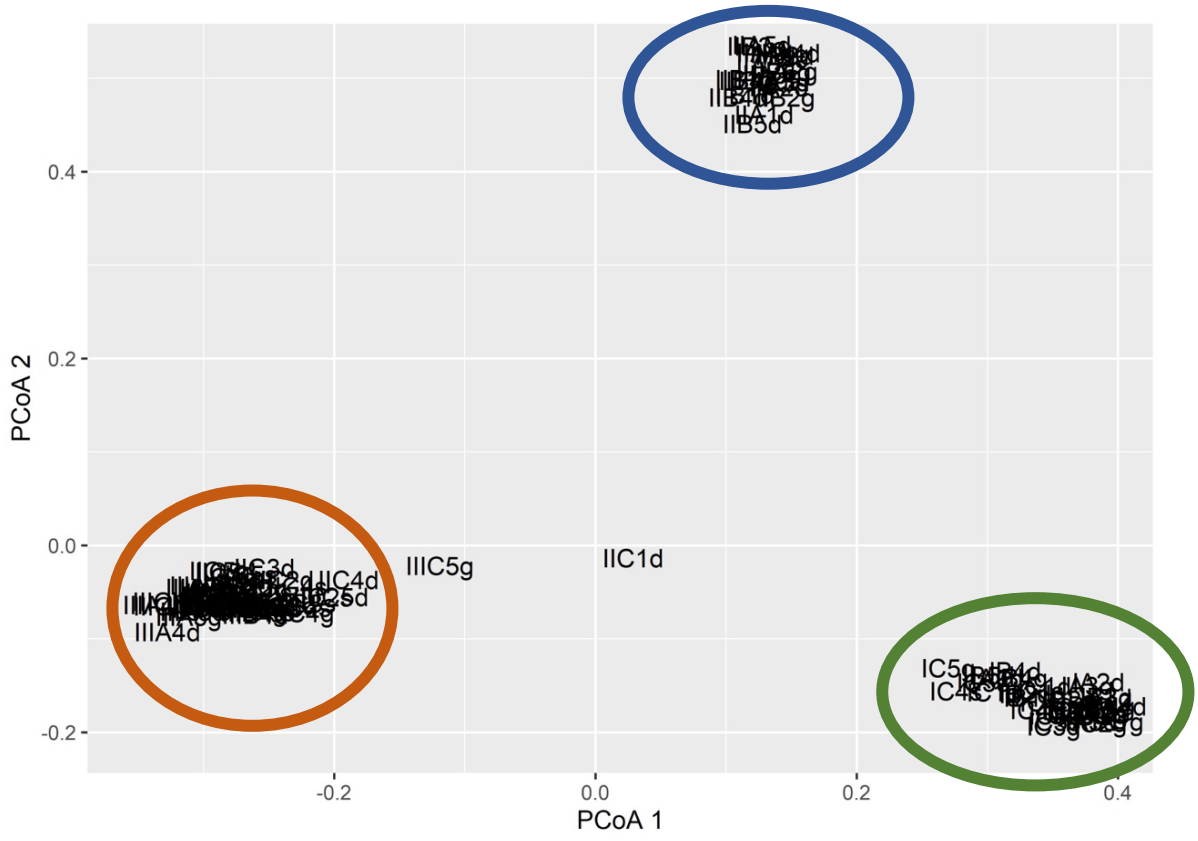
Rycina 17. Analiza skupień wartości indeksu Simpsona dla wiatrowałów (C). Najwyższe wartości oznaczono kolorem czerwonym, najniższe niebieskim

Tabela 3. Wartości indeksów Simpsona i Shannona-Weinera

indeks bioróżnorodności		indeks Simpsona															indeks Shannona-Weinera													
poletko badawcze		1			2			3			4			5			1			2			3			4			5		
miejsce odwiertu		d	s	g	d	s	g	d	s	g	d	S	g	d	s	g	d	s	g	d	s	g	d	s	g	d	s	g	d	s	g
Rok		2018 (I)																												
typ drzewa	A	0,97	na	0,99	0,99	na	0,99	0,88	na	0,97	0,99	Na	0,97	0,96	na	0,96	4,69	na	5,01	5,29	na	5,41	3,68	na	4,47	5,15	na	4,66	4,60	na	4,33
	B	0,98	na	0,96	0,95	na	0,99	0,98	na	0,97	0,94	Na	0,89	0,95	na	0,97	4,68	na	4,22	4,21	na	5,30	4,83	na	4,51	3,76	na	3,87	4,03	na	4,60
	C	0,98	0,98	0,73	0,96	0,99	0,99	0,99	0,98	0,41	0,90	0,99	0,99	0,98	0,99	0,97	4,98	4,67	2,73	4,54	5,06	5,31	5,01	4,81	1,68	3,72	4,81	4,86	4,86	4,73	4,41
Rok		2020 (II)																												
typ drzewa	A	0,90	na	0,95	0,95	na	0,95	0,95	na	0,84	0,90	Na	0,46	0,37	na	0,83	3,17	na	3,95	4,15	na	4,02	4,06	na	3,16	3,64	na	1,65	1,35	na	3,04
	B	0,36	na	0,93	0,94	na	0,90	0,46	na	0,94	0,74	Na	0,87	0,50	na	0,69	1,25	na	3,45	3,68	na	3,58	1,64	na	3,80	2,15	na	3,18	1,55	na	2,52
	C	0,87	0,97	0,94	0,81	0,97	0,93	0,08	0,93	0,36	0,86	0,60	0,87	0,77	0,83	0,85	2,77	4,39	3,78	2,87	4,14	3,53	0,30	3,33	1,14	2,66	1,57	3,02	2,07	2,49	3,22
rok		2022 (III)																												
typ drzewa	A	0,91	na	0,67	0,90	na	0,77	0,82	na	0,96	0,87	Na	0,81	0,76	na	0,84	3,55	na	2,04	3,25	na	2,16	3,03	na	3,98	3,46	na	2,83	2,08	na	3,05
	B	0,90	na	0,60	0,02	na	0,15	0,75	na	0,84	0,68	Na	0,70	0,09	na	0,78	2,98	na	1,56	0,10	na	0,54	2,58	na	2,78	1,72	na	2,03	0,36	na	2,30
	C	0,78	0,72	0,87	0,72	0,62	0,75	0,63	0,29	0,92	0,96	0,70	0,88	0,05	0,58	0,81	2,33	2,27	3,29	2,26	1,69	2,24	1,78	0,98	3,83	3,83	1,64	2,83	0,19	1,89	2,33

4.4 Analiza składu podobieństwa PCoA

Wynik analizy ANOSIM wykazał, że na różnice pomiędzy wszystkimi próbami istotny wpływ miał rok pobrania prób, a nie typ drzewa. Analiza składu podobieństwa PCoA z zastosowanym przekształceniem danych metodą Wisconsin wykazała, że można wyodrębnić trzy zespoły podobnych prób o zbliżonych cechach (Rycina 18). Próba pobrana w 2020 roku z wiatrowału z poletka pierwszego z dolnej części pnia (II C 1 d) i z 2022 roku z wiatrowału z poletka piątego z górnej części pnia (III C 5 g) nie należy do żadnego z zespołów. Uzyskane wyniki wielowymiarowej analizy danych w postaci zbiorów w przestrzeni, zredukowanej do dwóch wymiarów PCoA wykazały, że zmiany zbiorowisk w czasie były bardzo duże, a w miarę upływu czasu pojawiły się tendencje do różnicowania zbiorowisk w zależności od typu drzewa. Próby grupowały się w trzech miejscach, a w celu uzyskania większej przejrzystości wyników główny wykres został podzielony zgodnie z rozmieszczeniem prób.

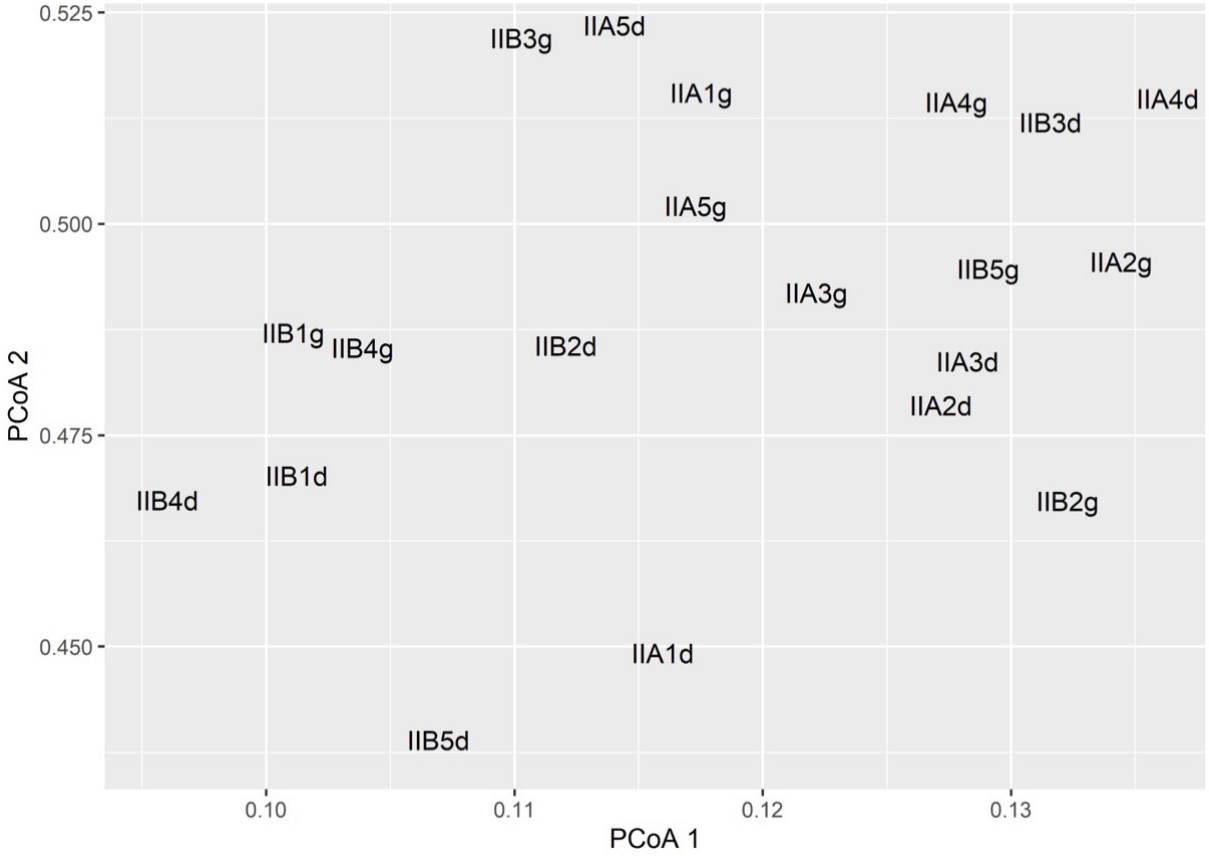


Rycina 18. Wykres przedstawiający wyniki analizy PCoA dla wszystkich prób z widocznymi trzema zespołami oznaczającymi grupy o podobnych cechach

Mimo, że na głównym wykresie (Rycina 18) próby zebrane rok po uszkodzeniu drzewostanu zgrupowały się w tym samym miejscu (zielony owal), zróżnicowanie ilościowe i jakościowe zbiorowisk było duże (Rycina 10). W każdych fragmentach drewna znajdowały się inne taksony o różnej obfitości, co wynika z dużych odległości pomiędzy zgrupowanymi próbami. Nie ma widocznych różnic pomiędzy typami drzew ani miejscem odwiertu (dół, środek, góra).

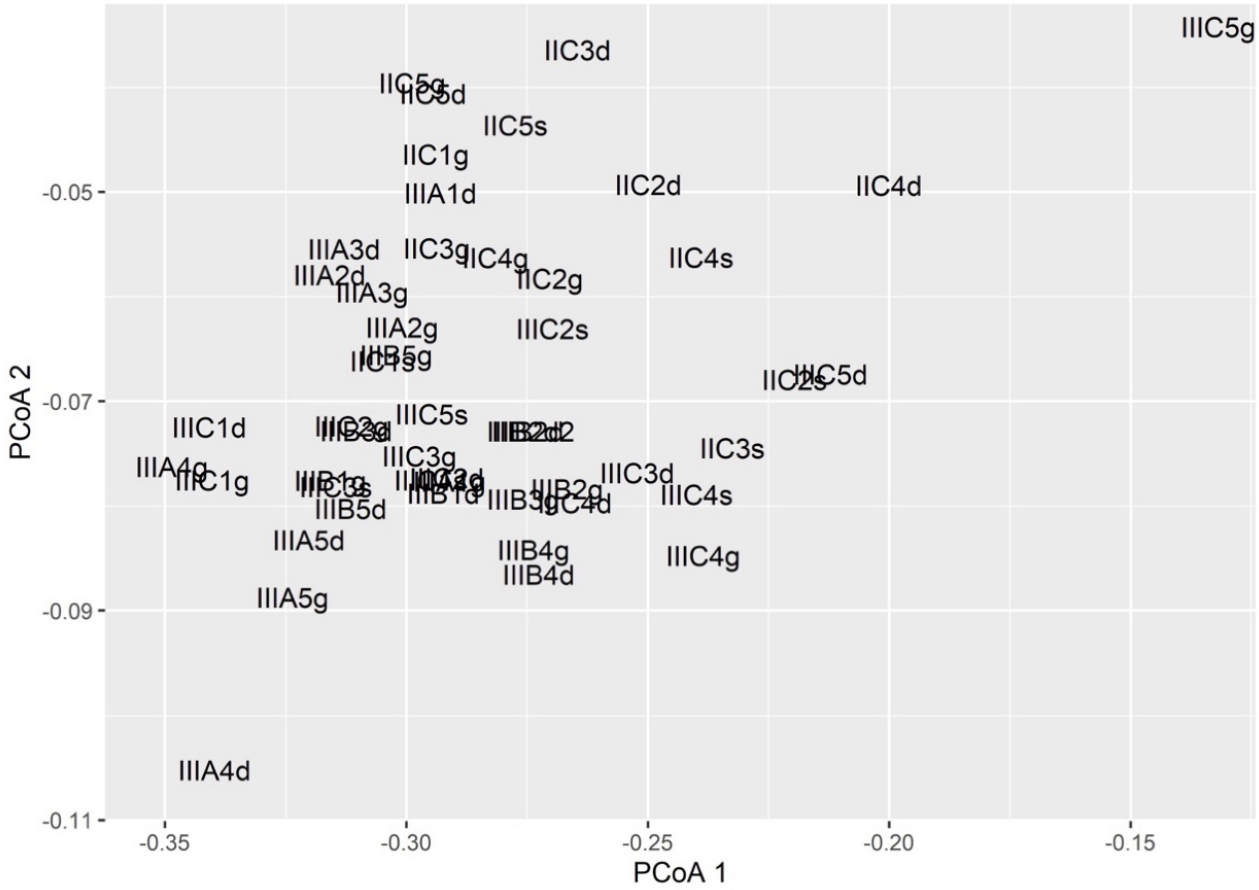
Rycina 19. Próby, które na głównym wykresie wykazały cechy zbliżone (zielony owal)

Analiza drugiego zgrupowania (niebieski owal) świadczy o tym, że z upływem czasu zbiorowiska grzybów różnicowały się w zależności od typu drzewa (Rycina 20). Znajdują się w nim wyłącznie próby pobrane w 2020 roku (II) z drzew A i B. Wywroty (C) wykazują podobieństwo z próbami pobranymi w 2022 roku (III). Podobnie jak w pierwszej grupie, lokalizacja poletka badawczego ani miejsce odwiertu nie różnicują prób.



Rycina 20. Próby, które na głównym wykresie wykazały cechy zbliżone (niebieski owal)

Trzecia widoczna grupa (pomarańczowy owal) składa się z prób pobranych z drzew A, B i C w 2022 roku oraz drzew C pobranych w 2020 roku (Rycina 21). Tak jak w dwóch poprzednich zgrupowaniach, lokalizacja poletka badawczego i miejsce odwiertu nie różnicują prób.



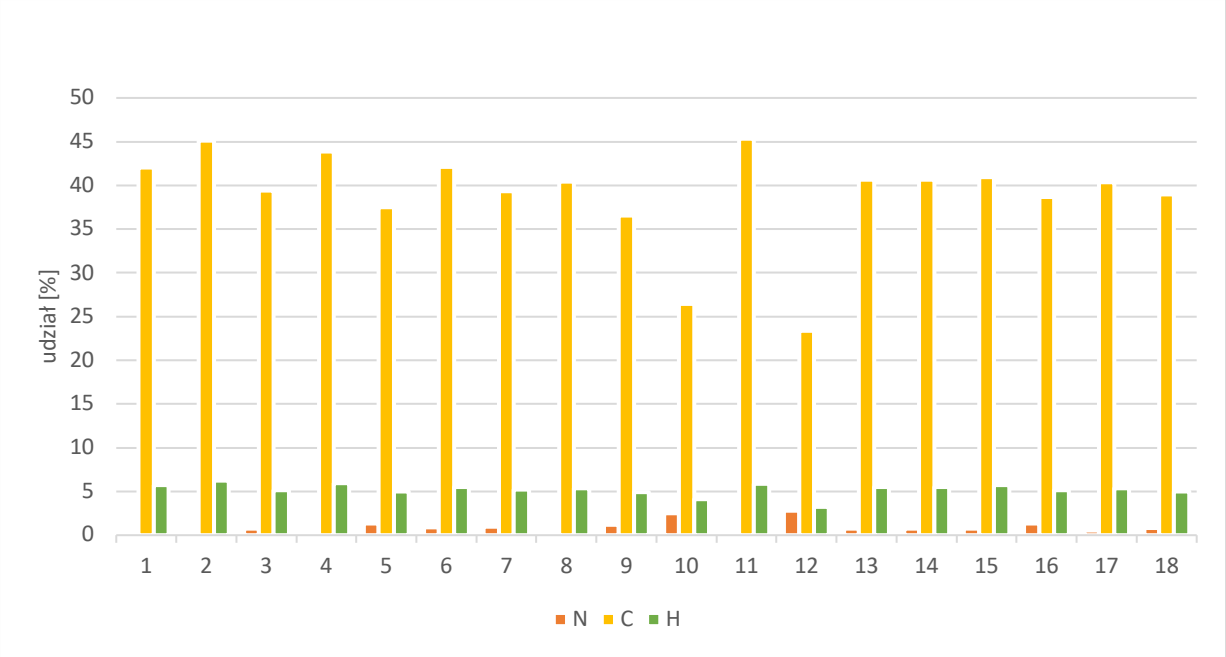
Rycina 21. Próby, które na głównym wykresie wykazały cechy zbliżone (kolor pomarańczowy)

Analiza nieparametryczna wykazała na istotne statystycznie różnice między próbami z analizowanch lat (I, II, III). Wartość R wynosząca 0,7939 oznacza, że skład gatunkowy zmieniał się istotnie w kolejnych latach. Bardzo niska wartość istotności ($p<0,05$) potwierdziła, że te różnice nie wynikały z przypadkowych czynników. Wyniki wskazują na istotne statystycznie różnice między analizowanymi lokalizacjami (1, 2, 3, 4, 5). Wartość R wynosząca 0,1339 sugeruje umiarkowane różnice między lokalizacjami, co oznacza, że skład gatunkowy różni się w zależności od lokalizacji. Niska wartość istotności ($p<0,05$) potwierdziła, że te różnice nie wynikały z przypadkowych czynników, ale były wynikiem istotnych różnic w składzie gatunkowym między lokalizacjami.

Wyniki wskazują na brak istotnych różnic pomiędzy typami drzew, ale wykazano istotne statystycznie różnice między analizowanymi miejscami odwiertu. Wartość R wynosząca 0,1557 sugeruje umiarkowane różnice w składzie gatunkowym między miejscami odwiertu. Niska wartość istotności ($p<0,05$) wskazuje, że te różnice nie wynikają z przypadkowych czynników.

4.5 Udział pierwiastków biogennych

Procentowy udział pierwiastków biogennych takich jak azot (N), węgiel (C) i wodór (H) nie zmieniał się istotnie w kolejnych latach. Zauważono duże różnice pomiędzy zawartością poszczególnych pierwiastków (Rycina 22). W badanych próbach najwięcej wykryto węgla (23,42-45,09%), następnie wodoru (3,20-6,23%), a najmniej azotu (0,07-2,78%).



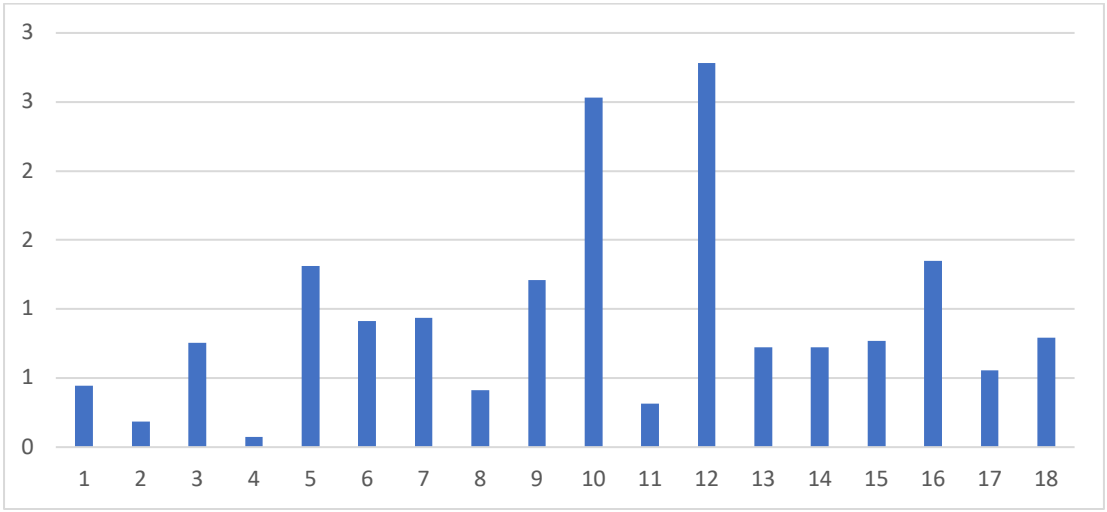
Rycina 22. Średni udział [%] pierwiastków biogennych (azot, węgiel, wodór) w próbach drewna

Analiza zawartości azotu wykazała nieduże wahania pomiędzy poszczególnymi próbami. Największa zawartość azotu (2,78%) znajdowała się w próbie 12 (odwierty pobrane z wiatrołomów z poletek 4 i 5 w 2022 roku), a najniższa (0,07%) w próbie 4 (odwierty z drzew nieuszkodzonych na poletkach 4 i 5 z 2020 roku). Średnia zawartość azotu w badanych próbach to 0,93%.

Analiza zawartości węgla wykazała umiarkowane wahania pomiędzy poszczególnymi próbami. Największa zawartość węgla (45,33%) znajdowała się w próbie 11 (odwierty pobrane z wiatrołomów z poletek 1,2 i 3 w 2022 roku), a najniższa (23,41%) w próbie 12 (odwierty pobrane z wiatrołomów z poletek 4 i 5 w 2022 roku). Średnia zawartość węgla w badanych próbach to 41,47%.

Analiza zawartości wodoru wykazała umiarkowane wahania pomiędzy poszczególnymi próbami. Największa zawartość wodoru (6,23%) znajdowała się w próbie 2 (odwierty pobrane z drzew nieuszkodzonych z poletek 4 i 5 w 2018 roku), a najniższa (3,20%) w próbie 12 (odwierty pobrane z wiatrołomów z poletek 4 i 5 w 2022 roku). Średnia zawartość węgla w badanych próbach to 5,90%.

Na rycinie 23. zaprezentowano zmiany stosunku węgla do azotu (C:N). Próby o najwyższym stosunku tych pierwiastków (2,78) odnotowano w próbie 12 (odwierty pobrane z wiatrołomów z poletek 4 i 5 w 2022 roku), a najniższe w próbie 4 (odwierty z drzew nieuszkodzonych na poletkach 4 i 5 z 2020 roku). Niższy stosunek (0,31) odnotowano również w próbie 11 (odwierty pobrane z wiatrołomów z poletek 1,2 i 3 w 2022 roku).



Rycina 23. Zmiany stosunku C:N

Wykonane analizy statystyczne nie wykazały istotnych różnic ani pomiędzy latami badań, ani typami drzew.

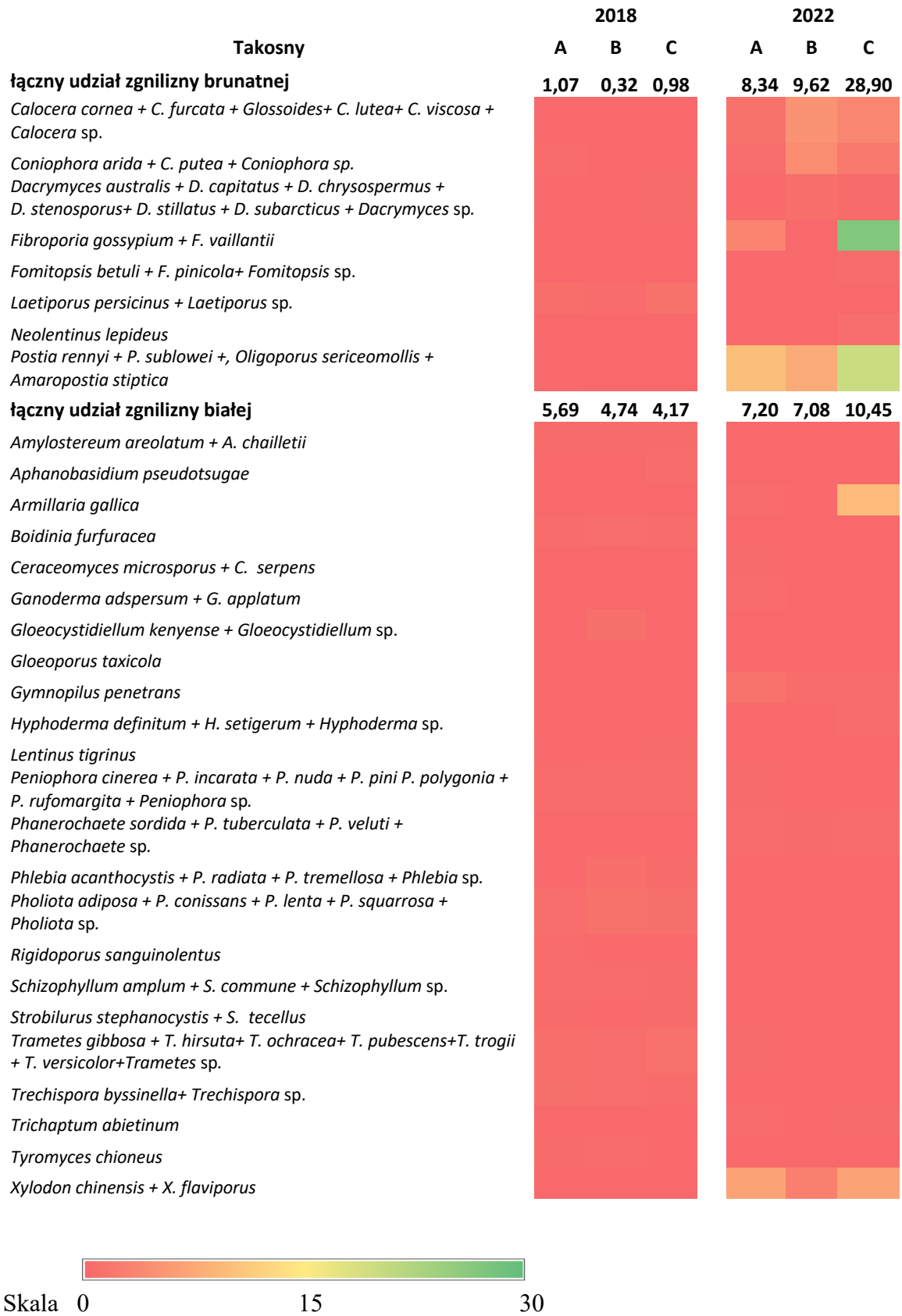
4.6 Grzyby powodujące zgniliznę drewna

W pobranych odwiertach zidentyfikowano grzyby należące do gromady *Basidiomycota* powodujące zgniliznę drewna. OTU grzybów odpowiedzialnych za zgniliznę brunatną były reprezentowane przez 44 taksony, natomiast za zgniliznę białą 192.

Pomiędzy latami 2018 i 2022 zaobserwowano wzrost średniego udziału taksonów powodujących zarówno białą jak i brunatną zgniliznę drewna. W zbiorowiskach znajdowało się mniej taksonów powodujących zgniliznę brunatną, ale różnica w średnim udziale pomiędzy latami w każdym typie drzewa była zdecydowanie wyższa niż wśród taksonów zgnilizny białej. W 2018 roku to drzewa nieuszkodzone charakteryzowały się największym bogactem grzybów wywołujących zgnilizny (brunatna 1,07%, biała 5,69%), jednak po pięciu latach (2022 rok) najwięcej grzybów zgniliznowych zaobserwowano w wiatrowałach (brunatna: 28,90%, biała: 10,45%).

W 2022 roku wśród taksonów powodujących brunatną zgniliznę drewna, największym wzrostem udziału charakteryzowały się *Fibroporia gossypium* i *F. vaillantii* (DC.), które łącznie stanowiły 14,47%. Taksonami o wyższym i bardziej równomiernie rozłożonym udziale we wszystkich typach drzew były: *Postia rennyi* (Berk. & Broome)*, P. sublowei* B.K. Cui., *Oligoporus sericeomollis* (Romell), *Amaropostia stiptica* (Pers.) w 2018 roku obecne wyłącznie w drzewach nieuszkodzonych (A): 0,12%. Natomiast w 2022 były obecne we wszystkich typach drzew o łącznym średnim udziale: A 5,23%; B 4,08% C 10,72%.

Taksonami powodującymi zgniliznę białą, o najwyższym średnim udzale były *Xylodon chinensis* (C.C. Chen & Sheng H. Wu)*, X. flaviporus* (Berk. et M.A. Curtis ex Cooke) i *Armillaria gallica,* które podobnie jak grzyby zgnilizny brunatnej w 2018 roku były obecne tylko w drzewach nieuszkodzonych (0,02%), a w 2022 roku ich łączny średni udział wynosił: A 3,59%; B 1,36%; C 10,72% (Rycina 24).



Rycina 24. Zmiany średniego udziału grzybów powodujących zgniliznę pomiędzy latami 2018 i 2022 o średnim udziale >0,1%

4.7 Grzyby nadrzewne

Inwentaryzacja grzybów nadrzewnych prowadzona na poletkach badawczych podczas pobierania odwiertów wykazała obecność następujących gatunków:

Rok **2018**: *D. sapinea*, *H. annosum*, *F. fomentarius*

Rok **2020**: *D. sapinea*, *F. fomentarius*, *Trametes suaveolens* (L.) Fr., *T. gibbosa* (Pers.) Fr., *Meruliopsis taxicola* (Pers.) Bondartsev, *Trichaptum fuscoviolaceum* (Ehrenb.) Ryvarden, *Chondrostereum purpureum* (Pers.) Pouza.

Rok **2022**: *Amaropostia stiptica, D. sapinea, F. fomentarius, T. suaveolens, T. gibbosa, M. taxicola*, *T. fuscoviolaceum*, *Ch. Purpureum.*

5. DYSKUSJA

Grzyby zasiedlają drewno i powodują jego rozkład w bardzo szerokich skalach czasowych (Freschet i in., 2012). Podczas badań nad ich zbiorowiskami rzadko zwraca się uwagę na czas jaki upływa od zamarcia drzewa. O wiele bardziej popularnym kryterium jest etap rozkładu drewna (Zielonka, 2006). Jednak jak wykazali Yamashita i inni (2015), szacując czas upływający od śmierci drzewa zamiast opierać się na stadium rozkładu, zmniejsza się ryzyko błędów. Mimo iż wiatr stanowi najważniejszy czynnik powalający drzewa, to obecność grzybów w drewnie decyduje o zwiększeniu ich podatności na uszkodzenia oraz różnych sposobach złamania pni, koron czy gałęzi (Heilmann-Clausen i Boddy, 2005; Unterseher i in., 2005; Yamashita i in., 2015). Ottosson i inni (2015) wykazali, że rodzaj uszkodzenia, w wyniku którego powstaje martwe drewno, wpływa na różnice w zbiorowiskach grzybów. W celu sprawdzenia jak różnią się zbiorowiska grzybów drzew nieuszkodzonych i uszkodzonych na powierzchni referencyjnej w Nadleśnictwie Gniezno, badano drewno drzew stojących, wiatrołomów i wiatrowałów, w ciągu pierwszych pięciu lat od wystąpienia huraganu.

W zależności od sposobu obumierania drzewa, podczas procesu jego rozkładu, zbiorowiska grzybów różnią się pod względem różnorodności i obfitości taksonomicznej (Stokland i in., 2012). Drzewo które zostało powalone podczas wichury ma inną strukturę drewna niż to, które obumarło i przez lata stanowiło posusz (Boddy, 2001; Boddy i Hiscox, 2016b). Ottosson i inni (2014) udowodnili, że na różnice w zbiorowiskach grzybów może wpływać obecność lub brak kory. Według Chomela i innych (2016) wynika to z wysokiego stężenia kwasów fenolowych obecnych w korze i skondensowanych tanin, które spowalniają tempo rozkładu. Kora jest bardzo dobrym izolatorem, dzięki niej drewno wolniej wysycha co ma ogromne znaczenie dla rozwoju grzybów. Obecność kory selekcjonuje więc gatunki grzybów, które są przystosowane do rozkładu konkretnego zasobu. Martwe drewno charakteryzuje się wysokim bogactwem gatunkowym zasiedlających je grzybów, a w szczególności taksonów powodujących jego rozkład (Jenna i in., 2021). Wyniki prezentowane w niniejszej pracy nie potwierdziły powszechnych twierdzeń, że pokrycie korą sprzyja wzrostowi bogactwa gatunkowego grzybów. Średni udział grzybów w próbach z drzew pozbawionych kory (B1: 2,61%; B3: 13,37%; C5: 6,97%) nie różnił się od drzew z korą (np. B2: 5,27%; C1: 13,07%). Podobne wnioski postawili Hagge i inni (2019), którzy udowodnili, że różnorodność taksonomiczna grzybów nie różniła się istotnie w drewnie drzew częściowo i całkowicie okorowanych w porównaniu do drzew kontrolnych. Kolejnym czynnikiem wpływającym na różnorodność

gatunkową może być pozycja przestrzenna drewna. Kiedy drzewo ulega uszkodzeniu w wyniku działalności wiatru i upada, staje się częścią dna lasu, co powinno przyspieszać proces rozkładu (Zielonka, 2006). Wynika to z faktu, że ze względu na bliskość gleby i występujących w niej taksonów, jest zasiedlane przez inne gatunki niż uszkodzone drzewo stojące (Tedersoo i in., 2003). Wyniki badań prowadzonych w drzewostanie referencyjnym w Nadleśnictwie Gniezno wykazały, że zbiorowiska grzybów zasiedlających drewno sosnowe po uszkodzeniu drzew przez wiatr charakteryzowały się wysoką różnorodnością oraz bogactwem gatunkowym i ilościowym, podobnie jak w pracach Kebli'ego i in., 2011; Freschet'a i in., 2012; Kwaśnej i in., 2017. Wyniki prezentowane w niniejszej pracy potwierdziły, że udział poszczególnych taksonów zmieniał się w czasie, a rok pobrania próby miał istotne znaczenie w różnicach pomiędzy zbiorowiskami. W zbiorowiskach występujących w różnych typach drzew istotne różnice zaobserowano pomiędzy grupami troficznymi.

W ekosystemach lądowych grzyby wyższe stanowią główną grupę organizmów zdolnych do rozkładu celulozy, hemicelulozy i ligniny (Van Der Wal i in., 2013). Badania Valentín i innych (2014) udowodniły, że rozmiar rozkładanego drewna wpływa na skład gatunkowy grzybów w nim występujących. Wykazali oni, że gromadą grzybów najliczniej występującą w rozkładanych drobnych fragmentach drewna są workowce (*Ascomycota*), natomiast podstawczaki (*Basidiomycota*) dominują w większych cząstkach drewna. Analizy dotyczące uszkodzonych drzew z Nadleśnictwa Gniezno oparto o próby pozyskane z pni, czyli dużych fragmentów drewna. Niezależnie od sposobu uszkodzenia drzew czy też lat, w których pozyskiwano materiał badawczy dominowały taksony z gromady *Ascomycota*, a nie *Basidiomycota*. Udział poszczególnych gromad w badanych próbach drewna sosnowego zmieniał się w czasie trwania doświadczenia. Wyniki obserwacji w badaniach Rajala i innych (2012) dotyczących zbiorowisk grzybów w rozkładanym drewnie świerkowym wykazały, że liczba gatunków nie zmieniała się w trakcie postępującego rozkładu.

W badaniach nad zbiorowiskami grzybów rozkładających drewno bukowe i świerkowe w warunkach naturalnych, wykazano, że funkcje ekosystemu, w których pośredniczą drobnoustroje (przez aktywność enzymów modyfikujących ligninę i tempo rozkładu drewna) były kontrolowane przez kolejność pojawiania się poszczególnych taksonów, interakcje międzygatunkowe (w tym konkurencję), a nie jedynie przez bogactwo gatunkowe (Fukami i in., 2010; Dickie i in., 2012; Clissmann i in., 2015; Hoppe i in., 2016). Wyniki uzyskane w niniejszych badaniach mogą posłużyć jako punkt odniesienia do dalszych badań nad udziałem grzybów w procesie rozkładu drewna sosnowego.

O'Leary i inni (2021) stwierdzili, że *Ascomycota* występują w różnych środowiskach, bardzo powszechnie chociaż nie zawsze obficie. Grzyby te prawdopodobnie pełnią więcej funkcji ekologicznych niż tylko bezpośredni rozkład drewna, co wskazuje, że mogą mieć różne strategie życiowe. Uzyskane wyniki sugerują, że workowece są wysoce zróżnicowane, ponieważ taksony należące do tej gromady wykazano pośród różnych grup troficznych. Wyniki uzyskane przez Song i inni (2017) wskazują, że rozkładane drewno gatunków liściastych pierwotnie jest skolonizowane przez gatunki endotroficzne, których udział z czasem maleje na korzyść saprotrofów. Z kolei badania Kwaśnej i inni (2016) prowadzone na dębach wykazały, że we wczesnych etapach rozkładu obserwuje się znaczny udział patogenów. Wnioski płynące z niniejszej pracy, nie są tożsame z wnioskami wyżej wymienionych prac, ponieważ udział saprotrofów był zdecydowanie większy na wszystkich etapach badań, w 2018, 2020 i 2022 roku. Różnice w wynikach mogą być skutkiem zastosowania innych metod badawczych. Przytoczone prace opierały się na klasycznej identyfikacji oraz sekwencjonowaniu pojedynczych izolatów, natomiast w niniejszej pracy wykorzystano wysokoprzepustową metodę sekwencjonowania, która jest o wiele bardziej wydajna w identyfikacji sekwencji DNA występujących w próbach środowiskowych, nawet w małych próbach objętościowych. Obecnie stosowane sekwencjonowanie Ilumina pozwala na identyfikację większej liczby sekwencji i dokładniejszą analizę zbiorowisk niż metody stosowane w ubiegłej dekadzie.

Przeprowadzone analizy udowodniły istotny wpływ czasu na zmiany zachodzące pomiędzy badanymi zbiorowiskami. Wyniki uzyskane przez Rosenzweig i Abramsky (1993, 1995) wskazują na niższą różnorodność gatunkową grzybów zasiedlających drewno sosnowe w początkowych stadiach procesu rozkładu, kiedy substrat jest prawdopodobnie mniej zróżnicowany, przez co dostępny dla węższego spektrum gatunków, niż w końcowych etapach. W miarę zachodzących procesów rozkładu staje się on bardziej homogeniczny, co prowadzi do intensywnej konkurencji pomiędzy bardziej wyspecjalizowanymi gatunkami (Huston i DeAngelis 1994, Buée i in., 2009), a tym samym ponownej utraty różnorodności gatunkowej. Bardziej zaawansowany, trzeci stopnień rozkładu (Hunter, 1990), jest więc kluczowy dla istotnych zmian w zbiorowiskach, co wykazali Ren i inni (2022). Badania prowadzone na powierzchni referencyjnej Nadleśnictwa Gniezno obejmowały pierwsze etapy rozkładu drewna i powinny być kontynuowane w kolejnych stadiach rozkładu.

Wszystkie pobrane odwierty drewna sosnowego z lat 2018, 2020 i 2022 niezależnie od stanu wyjściowego substratu (drzewa nieuszkodzone, wiatrołomy, wiatrowały) charakteryzowały się dużą liczbą kolonizujących je taksonów grzybów. W każdym roku

prowadzenia badań i w każdym typie drzewa zidentyfikowano gatunki należące do rodzaju *Mortierella*, charakterystycznego dla zbiorowisk grzybów glebowych. Oznacza to, że drewno już od początku rozkładu stanowi siedlisko nie tylko dla typowych grzybów powodujących dekompozycję drewna, ale także taksonów powszechnie identyfikowanych z innymi środowiskami. Podobne wyniki uzyskali Mäkipää i inni (2017) w próbach drewna świerkowego. Obecność DNA tych grzybów nawet w drewnie drzew nieuszkodzonych świadczy o ich wysokich zdolnościach kolonizacyjnych. Szybszej kolonizacji drewna po zamarciu drzewa sprzyja jego upadek (Zielonka, 2006), co gwarantuje sukces w wyścigu o zajmowanie nowych przestrzeni. Dlatego wiele grzybów uważanych za pionierskich kolonizatorów obecnych w zdrowych drzewach, po ich uszkodzeniu może przechodzić z formy endotrofów, ukrytych wewnątrz rośliny, do saprotrofów (Menkis i in., 2004; Parfitt i in., 2010).

Gatunkiem, który był obecny we wszystkich próbach z 2018 roku był *Neocatenulostroma abietis* (Butin & Pehl) Quaedvl. & Crous. Takson ten jest patogenem występującym w igłach sosny (Quaedvlieg i in., 2014) i wykazuje zdolność do alternacji stylu życia i gospodarza, na którym występuje. Bodźcem do zmian jest starzenie się żywiciela oraz zmiana warunków środowiskowych (Phukhamsakda i in., 2022). Wysoką obfitością występowania w wielu próbach charakteryzował się pospolity rodzaj *Microascales*, który podobnie jak licznie reprezentowane *Ophiostomatales* spp., jest związany z chrząszczami ambrozyjnymi *Xyleborini* sp. (Kostovcik i in., 2015). Jest to kolejne potwierdzenie, że drewno sosnowe poza wartościowym surowcem, stanowi bezcenny rezerwuar różnorodności biologicznej organizmów należących do różnych królestw. Spośród przedstawicieli *Basidiomycota* obecnych w analizowanych próbach wykazano znaczny udział *Oligoporus rennyi*, który podnobnie jak *X. flaviporus* znajduje się na liście gatunków chronionych i zagrożonych. Tak jak wszyscy przedstawiciele rodzaju *Hyphodonti*, *X. flaviporus* powoduje białą zgniliznę drewna (Yurchenko i Wu, 2012) i występował bardzo licznie w analizowanych próbach.

Część pierwotnych kolonizatorów zanika w dalszych stadiach rozkładu, jednak gatunki *Ganoderma* oraz *Fomitopsis* i *Armillaria* mogą utrzymywać się przez lata ze względu na wydzielanie różnych kompleksów enzymatycznych (Boddy i Rayner, 1983; Ruokolainen i in., 2018). Mimo to obfitą obecność gatunków *Ganoderma* wykazano tylko w próbach pobranych z drzew nieuszkodzonych (A) w 2018 roku. Ten kluczowy dla ekosystemu leśnego rodzaj wykazuje zdolność do jednoczesnej degradacji wszystkich składników ściany komórkowej (Loyd i in., 2018). Licznie występująca *Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat. pełni rolę saprotrofa, powodując zgniliznę białą drewna (Jiang i in., 2022), a jej wieloletnie owocniki

mogą stanowić siedlisko życia dla stawonogów (Gdula i in., 2021). Inny licznie występujący gatunek w badanych próbach powodujący intensywną zgniliznę białą jednolitą to *Chondrostereum purpureum* (Pers.). Grzyb ten może się rozwijać zarówno w drewnie gatunków liściastych powodując chorobę srebrzystości liści oraz gatunków iglastych na których głównie spełnia funkcję saprotrofu. Jednak według ostatnich badań, może być wykorzystywany w biologicznej metodzie ochrony roślin (Hamberg i in., 2020).

Wykazano obecność 31 gatunków należących do rodzaju *Trichoderma*, których zdolność do hamowania rozwoju grzybów rozkładających drewno sięga 76-99% (Hınçal i Yalçın, 2023). Taksony te są używane w biokontroli, czyli nieszkodliwej dla środowiska metody zmniejszenia populacji szkodników z wykorzystaniem żywych organizmów (Hajek i Eilenberg, 2018). W aspekcie ochrony lasu najbardziej istotny jest fakt, że *Trichoderma* sp. wykazuje właściwości antagonistyczne w stosunku do patogenów korzeni *Armillaria* spp. i *Heterobasidion* spp. (Sierota 1976), będących najważniejszymi patogenami w gospodarce leśnej (Shaw i Kile, 1991; Woodward i in., 1998). W związku z występowaniem *H. annosum* i *Heterobasidion parviporum* Niemelä & Korhonen w badanych próbach można przypuszczać, że drewno pozostawione do naturalnego rozkładu będzie stanowić zagrożenie dla sąsiadujących drzewostanów lub odnawianych powierzchni. Jednak obecność *Trichoderma* sp. przez hamowanie rozwoju ryzomorf opieńki czy wnikanie grzybni do korzeni ogranicza rozprzestrzenianie się patogenów utrzymując jednocześnie różnorodność mikroorganizmów w ekosystemie.

Wspomniany rodzaj *Heterobasidion* jest najniebezpieczniejszym patogenem leśnym rozkładającym drewno drzew iglastych w Europie, a nawet na świecie (Woodward i in., 1998). *Heterobasidion annosum* jest ekonomicznie najważniejszym patogenem leśnym w północnej Europie, powodującym zgnilizny korzeni i strzał sosen, ale *H. parviporum* jest bardziej rozpowszechniony (Müller i in., 2019). Na badanej powierzchni referencyjnej, wykazano zncznie większy udział *H. parviporum* niż *H. annosum*. Optymalna temperatura dla wzrostu grzybni wynosi od 20°C do 30°C (Müller i in., 2015) więc obserwowane w ostatnich latach wyższe temperatury, przyczynią się do wzrostu zagrożenia drzewostanów przez tego patogena (Venäläinen i in., 2020b). W początkowych stadiach rozkładu pni świerkowych obserwuje się obfitą obecność *H. parviporum* (Mäkipää i in., 2017), jednak w odwiertach pobranych z drewna sosnowego nie występowały one aż tak licznie.

Kolejnym niebezpiecznym dla drzewostanów patogenem systemów korzeniowych są gatunki z rodzaju *Armillaria*, w którym do tej pory poznano około 70 gatunków (Sipos i in.,

2018), wśród nich można wyróżnić zarówno patogeny, jak i saprotrofy (Sipos i in., 2017). Niektóre gatunki należące do tego rodzaju są jednymi z najbardziej niszczycielskich patogenów w ekosystemach leśnych. Powodują ogromne straty finansowe oraz przyrodnicze dla gospodarki leśnej, obniżając kondycję zdrowotną lasów i zaburzając długoterminową produkcję surowca drzewnego (Baumgartner i Rizzo, 2001a, 2001b). Wyniki badań nad patogenicznością gatunków należących do rodzaju *Armillaria* wykazały, że lepsze adaptacje do kolonizacji drewna obserwowane są u gatunków uważanych za saprotrofy niż u gatunków patogenicznych. Podobne wnioski uzyskano w badaniu porównującym ekspresję genów podczas fazy saprotroficznej i pasożytniczej u *H. irregulare* Garbel. & Otrosinae (Olson i in., 2012). Ponieważ saprotrofy kolonizują martwe drewno, prawdopodobnie napotykają na bardziej intensywną konkurencję z innymi drobnoustrojami niż patogeny nekrotroficzne (Chen i in., 2019). Choroby korzeni i pni powodowane przez rodzaj *Armillaria*, które są problemem globalnym, mogą zależeć od zmieniających się warunków środowiskowych (Hanna i in., 2021). W próbach pobranych w 2022 roku we wszystkich typach drzew duzym udziałem charakteryzował się gatunek *A. gallica* opisany przez Hanna i in. (2021) jako patogen, ale w stosunku do drzew iglastych jest saprotrofem i w niniejszej pracy tak został zakwalifikowany.

Kolejnym obficie wykazanym taksonem w próbach z 2018 roku był *Ceratocystis minor* (Hedgc.) występujący w części bielastej drewna i powodujący siniznę. Jego obecność skutkuje zamieraniem drzewa ze względu na zmniejszenie przewodności wodnej pnia i produkcję fitotoksyn, co może zwiększyć podatność drzew na uszkodzenia powodowane przez huragan. Grzyb ten zazwyczaj dostaje do komórek łyka i drewna przez żerujące na drzewie chrząszcze *Dendroctonus frontalis* Zimmerman (Hemingway i in., 1977). Warunkiem sprzyjającym infekcji *C. minor* jest również obecność ran lub okaleczeń drewna, a dzięki dużej tolerancji wilgotności obejmującej zakres 30-80% (Mańka, 2005), grzyb ten może szybko przerastać komórki drewna. Mimo to, jego udział nie zwiększał się w kolejnych latach.

Podczas pobierania odwiertów drewna z wyznaczonych drzew zaobserwowano przebarwienia świadczące o obecności grzybów powodujących siniznę. Ponadto na poletkach zauważono obecność grzybów nadrzewnych, a na szyszkach i igłach licznie występowały piknidia należące do *D. sapinea*. Analiza uzyskanych sekwencji wykazała liczną obecność tego gatunku. Grzyby z rodzaju *Diplodia* wykazują wysoką zdolność do przełamywania barier fizycznych i rozkładu chemicznego komórek drewna przez produkowane metabolity (Stempien i in., 2017). Tak obfita obecność DNA oraz obecność piknidiów może świadczyć o osłabieniu

drzew co następnie zwiększało podatnością na działanie wiatru i skutkowało większymi stratami podczas huraganu.

Kolejny takson istotny gospodarczo i licznie występujący we wszystkich latach to *Lophodermium seditiosum* Minter, Staley & Millar. Ten patogeniczny grzyb, przy sprzyjających warunkach pogodowych jakimi są duża wilgotność i łagodne zimy, powoduje wiosenną osutkę sosny. Choroba objawia się żółknięciem, brunatnieniem a w konsekwencji obumieraniem ubiegłorocznych igieł sosny, co skutkuje znacznym osłabieniem i startami w przyroście najmłodszego pokolenia lasu. Jeżeli infekcje powtarzają się co roku, może dojść do obumierania pędów, a następnie do śmierci sadzonek (Stocka 2010; Sierota i in., 2020). W bliskim sąsiedztwie powierzchni referencyjnej znajduje się powierzchnia sztucznie odnawiana przez sadzenie. Wiosenna osutka sosny jest obserwowana na tej powierzchni, ale w skali niezagrażającej kondycji uprawy (dane niepublikowane). Niemniej jednak martwe drewno może stanowić rezerwuar tego patogenu.

Licznie reprezentowany przez wiele gatunków był rodzaj *Fusarium*. To kosmopolityczny przedstawiciel grzybów niedoskonałych, odgrywający istotną rolę w środowisku przede wszystkim dlatego, że są ważnymi patogenami roślin (Nelson i in., 1981). *Fusarium* sp. powoduje choroby roślin w ekosystemach naturalnych i przekształconych przez człwoieka (Ma i in., 2013). U niektórych gatunków, jak *F.oxysporum*, mechanizm nabywania patogeniczności może być kierowany przez horyzontalny transfer genów (Suga i Hyakumachi, 2004) co wyjaśnia polifiletyczne pochodzenie specyficzności żywiciela w obrębie rodzaju. Gatunek ten, początkowo przerasta korzenie rośliny bezobjawowo, następnie kolonizuje tkankę naczyniową i wywołuje masowe więdnięcie, nekrozę i chlorozę nadziemnych części roślin (Ma i in., 2013). W próbach pobranych na powierzchni badawczej zidentyfikowano 16 gatunków należących do tego rodzaju, a najobficiej występowały patogeniczne *Fusarium sporotrichioides* Sherb. i *F. keratoplasticum* w 2018 roku i saprotroficzne *F. asiaticum* w 2020 roku.

Próby pobrane w 2018 roku było zasiedlone przez taksony należące do wielu różnych grup troficznych o niewielkim udziale, co potwierdza, że drewno stanowi bogactwo nie tylko różrnorodności taksonomicznej, ale również troficznej. Zauważono bardzo istotny wzrost udziału saprotrofów, patogenów oraz grzybów mykoryzowych i endotrofów pomiędzy latami 2018 a 2020. Wyniki wskazały również na podobieństwa pomiędzy wiatrołomami i wiatrowałami, które istotnie różniły się od zbiorowisk drzew nieuszkodzonych. To sugeruje, że uszkodzenie drzew ma kluczowy wpływ na kształtowanie zbiorowisk.

Mikroorganizmy rozkładające drewno działają w szerokim zakresie warunków środowiskowych, a tempo rozkładu, oprócz czynników abiotycznych takich jak temperatura i wilgotność, zależy m.in. od struktury zbiorowisk grzybów występujących na początku procesu rozkładu i aktywności kolonizacyjnej (Boddy, 2001). W badanych próbach wykazano liczne gatunki należące do kolonizatorów pierwotnych, które docierają do materii wcześniej, prowadzą proces rozpadu eksploatując zasoby i tym samym zmieniają skład chemiczny substratu. Możliwe więc, że szybkie zmiany w składzie zbiorowisk grzybów sprzyjają szybkiemu rozkładowi (Yamashita i in., 2015). Różnorodność gatunkowa i rodzaj substratu wpływają na siebie nawzajem w pętli sprzężenia zwrotnego, która z kolei wpływa na rozkład (Fukasawa i Matsukura, 2021). Prezentowane w tej pracy wyniki wskazują, że na początku procesu rozkładu czas determinuje kształtowanie zbiorowisk, a typ uszkodzenia drzewa nie jest istotny. Kluczowa rola grzybów w ekosystemach leśnych przejawia się rozkładem drewna zapewniając obieg pierwiastków, co z kolei wpływa na zmiany w strukturze ich zbiorowisk. Różne gatunki grzybów różnią się składnikami zasobów, które rozkładają (np. grzyby białej i brunatnej zgnilizny) oraz szybkością, z jaką wpływają na ten rozkład (Hiscox i in., 2018). Związek między dynamiką przestrzenną, różnorodnością gatunkową i funkcjami troficznymi jest kluczowym mechanizmem w uwalnianiu węgla z substratów organicznych, co napędza globalne zmiany (Davidson i Janssens, 2006). Powszechnie uważa się, że martwe drewno jest rezerwuarem węgla. Wyniki pomiarów zawartości pierwiastków biogennych (azotu, węgla i wodoru) w analizowanych próbach nie różniły się istotnie ani pomiędzy latami ani typami drzew. Podobne zawartości węgla pomiędzy próbami drewna sugerują, że mimo udziału grzybów powodujących białą zgniliznę, zawartość ligniny nie zmieniła się istotnie w odstępie pięciu lat od uszkodzenia drzewa (Jennifer Hiscox i in., 2015), co w odniesieniu do badań na powierzchni referencyjnej może oznaczać, że w badanych próbach drewna proces rozkładu jeszcze się nie rozpoczął. Rozkład drewna jest procesem heterogenicznym, prowadzącym do chemicznych i strukturalnych modyfikacji drewna przez zbiorowiska grzybów, które składają się z taksonów o selektywnych zdolnościach degradacyjnych i konkurencyjnych (Pastorelli i in., 2020). Silnymi czynnikami determinującymi strukturę zbiorowisk grzybów, wpływającymi na liczebność taksonów jest między innymi stosunek węgla do azotu, a jego zmiany są skorelowane z sukcesją (Lepinay i in., 2021b). Grzyby o zróżnicowanych cechach morfologicznych zasiedlają martwe drewno o różnych właściwościach, co prowadzi do specjalizacji zbiorowisk grzybów i różnicowania poszczególnych kolonizatorów (Purhonen i in., 2020). Wskazuje to na zmiany sukcesyjne w procesie rozkładu, ponieważ pierwotni

kolonizatorzy są zastępowani przez wtórnych i późnych kolonizatorów, którzy mogą efektywniej korzystać z zasobów (Boddy, 1993). Podczas rozkładu drewna atrybuty chemiczne i strukturalne zmieniają się z czasem. W szczególności, stosunek C:N zmniejsza się w wyniku akumulacji azotu (Cornwell i in., 2009). W niniejszej pracy sprawdzono zawartość C i N pobranych próbach. Uzyskane wyniki wskazują, że na początku procesu rozkładu drewna nie stwierdza się istotnych różnic w zawartości tych pierwiastków ani pomiędzy latami, ani typami drzew. Dowiedziono, że zawartość węgla wpływa na alfa-różnorodność zbiorowisk grzybów zasiedlających drewno (Hoppe, Purahong i in., 2015; Rajala i in., 2011). Uzyskane w tym badaniu wyniki indeksów bioróżnorodności wskazują, że mimo nieistotnych zmian zawartości węgla zbiorowiska cechują się wysoką różnorodnością. Możliwe jest więc że brak gwałtownych zmian spowalnia proces rozkładu, a historia kształtowania zbiorowisk jest ważnym czynnikiem w procesie rozkładu (Pioli i in., 2023).

Podczas inwentaryzacji grzybów nadrzewnych stwierdzono obecność grzybów wielkoowocnikowych z rodzaju *Trametes*. *Trametes versicolor* (L.) to gatunek powodujący białą zgniliznę i wykazujący zdolność do degradacji wszystkich trzech polimerów ściany komórkowej (ligniny, celulozy i hemicelulozy). *T. versicolor* rozkłada ligninę i celulozę prawie w tym samym tempie, z niewielką preferencją do ligniny (Karim i in., 2017). Zaobserwowano również wiele owocników *F. fomentarius*. Zgodnie z oczekiwaniami, analizy wykorzystujące metody molekularne wykazały większe bogactwo gatunków grzybów niż wskazywałaby inwentaryzacja owocników. Sugeruje to, że bardzo liczne gatunki mimo zdolności do tworzenia sporokarpów widocznych gołym okiem mogą mieć mniejszy udział w zbiorowisku niż grzyby mikroskopijne (Hoppe i in., 2016).

Badania nad gatunkami powodującymi rozkład drewna można prowadzić przez obserwacje owocników w terenie lub hodując grzybnię na sztucznych pożywkach. Jednak wyniki obu tych metod zależą od wizualnego potwierdzenia owocników i pomijają taksony, które występują wyłącznie w rozmiarze mikroskopijnym bez tworzenia widocznych owocników (Moore i in., 2008; Horton 2001). Identyfikacja na podstawie cech morfologicznych, filogenetycznych lub ekologicznych jest jednym z najważniejszych aspektów badań mykologicznych. Klasyczne metody identyfikacji grzybów, które opierają się na bezpośredniej obserwacji w warunkach naturalnych lub hodowli na podłożach wzrostowych są nadal bardzo popularne w użyciu i mają wiele zalet w badaniu mykobioty (Gautam i in., 2022). Dodatkowo inokulacja drewna i przeszczepianie grzybni, może wnieść cenny wgląd w poznanie interakcji między gatunkami występujących w zbiorowiskach (Chang i Turner, 2019). Jednak nawet jeżeli grzyb posiada

zdolność wytwarzania owocników i zarodników możliwych do zauważenia bez przyrządów optycznych, mogą one pozostać niewykryte, ponieważ ich występowanie jest sezonowe i efemeryczne (Shirouzu i in., 2016). W 2012 roku *International Fungal Barcoding Consortium* formalnie zarekomendowało region ITS jako podstawowy kod kreskowy grzybów (Schoch i in., 2012). Mimo że w badanych próbach występiły taksony wymagające wielogenowej analizy sekwencji, szczególnie rodzajów: *Alternaria*, *Aspergillus*, *Calonectria*, *Cladosporium*, *Diaporthe*, *Fusarium*, *Ophiostoma*, *Leptographium*, *Graphilbum*, *Colletotrichum*, *Epicoccum*, *Penicillium*, *Ilyonectria*, *Trichoderma*, to nadal, dla prób środowiskowych, które nie są badaniami taksonomicznymi, optymalny jest region ITS (Lücking, 2021). W próbach z powierzchni referencyjnej wykazano obecność wyżej wymienionych taksonów. Inną ważną zaletą stosowania wykorzystania regionu ITS jako kodu kreskowego jest fakt, że każdy haploidalny genom zawiera zazwyczaj wiele powtarzających się tandemowo kopii, co umożliwia amplifikację tego genu z niewielkich ilości materiałów biologicznych. Do analizy zbiorowisk szeroko stosowane są platformy sekwencjonowania Illumina (Illumina, San Diego, CA) (Müller i in., 2023). Hodowla niektórych grzybów wciąż nie jest skuteczna, dlatego najbardziej efektywne może okazać się stosowanie obu metod: molekularnych i konwencjonalnych (badania morfologiczne), co potwierdziła również Kwaśna i inni (2008).

Pierwsze zsekwencjonowane genomy grzybów rozkładających drewno *Phanerochaete chrysosporium* Burds. (powodujący zgniliznę białą) oraz *Postia placenta* (Fr.) (odpowiedzialny za zgniliznę brunatną) ujawniły bogactwo genów i enzymów powodujących degradację związków ligniny i celulozy. Postęp w badaniach metagenomicznych w ciągu ostatnich dwóch dekad znacznie wzbogacił wiedzę na temat taksonów zaangażowanych w proces rozkładu drewna (Ohm i in., 2014). Wykonane oberwacje grzybów nadrzewnych sugerowały, że w zbiorowiskach będą dominować będą *F. fomentarius*, *D. sapinea*, *H. annosum*, *Tramestes gibbosa* lub *Ch. Purpureum*. Jednak analiza sekwencji wykazała, że mimo mniejszych rozmiarów grzybni niezdolności do wytwarzania owocników widocznych gołym okiem grzyby mikroskopijne dominują w zbiorowiskach zasiedlających drewno.

Różnorodność gatunkowa zbiorowisk grzybów oraz ich bogactwo i pełnione funkcje wpływają na proces rozkładu. Idealnym byłoby zbadanie wpływu ekologicznie istotnych kombinacji grzybów w warunkach kontrolowanych, co pozwoliłoby na stworzenie wytycznych, które można wykorzystać do optymalizacji obecnych modeli opisujących rozkład drewna (Van Der Wal i in., 2013). Uzyskane wyniki pozwalają na sformułowanie pierwszych wniosków dotyczących zmian struktury zbiorowisk grzybów zarówno w zależności od czasu

jaki upływa od śmierci drzewa, jak również rodzaju uszkodzenia. Zidentyfikowano duży udział zarówno sparotrofów jak i patogenów. Taki wynik może sugerować, że martwe drewno jest potencjalnym inoculum patogenów. Jednak w próbach identyfikowano również gatunki antagonistyczne, których obecność hamuje proces infekcji.

Klęska w postaci huraganu powodująca uszkodzenia może być pretekstem do sprawdzenia, jak zmieniają się zbiorowiska grzybów od momentu uszkodzenia. W wyniku jej wystąpienia w drzewostanach pojawiają się różnego rodzaju i wielkości wiatrołomy i wiatrowały. Takie fragmenty drewna są doskonale przygotowanym przez przyrodę materiałem badawczym. Dzięki pozostawionym na powierzchni drzewom nieuszkodzonym można sprawdzać, jak uszkodzenie wpływa na kształtowanie zbiorowisk. Na powierzchni na terenie Nadleśnictwa Gniezno nie były i nie będą prowadzone żadne zabiegi co pozwala na obserwacje naturalnie zachodzących zmian w drzewostanie zachodzących wyłącznie pod wpływem czynników środowiskowych i klimatycznych z wyłączeniem presji antropogenicznej. Uzyskane informacje na temat zmian zachodzących w zbiorowiskach grzybów w drewnie sosny zwyczajnej na siedliskach boru mieszanego świeżego, mogą stanowić punkt odniesienia i pomóc w podejmowaniu decyzji o pozostawianiu lub usuwaniu martwych drzew na powierzchniach o warunkach zbliżonych do powierzni badawczej z czynnikami wyłącznie naturalnymi. Pozostawianie takich powierzchni referencyjnych do prowadzenia badań nad zbiorowiskami grzybów może w przyszłości skutkować lepszym zarządzaniem drzewostanami i wzrostem różnorodności gatunkowej w lasach.

Drewno drzew uszkadzonych przez wiatr w znacznym stopniu przyczynia się do wzrostu różnorodności i liczby gatunków saproksylicznych. Dotyczy to nie tylko uszkodzeń powodowanych przez wiatr huraganowy, ale też o słabszej sile, który powala drzewa na granicach zrębów zupełnych. Efekty szkód powodowanych przez wiatr w postaci tworzenia nisz dla saprotrofów często są związane ze zwiększoną fragmentacją lasu. To z kolei może mieć negatywny skutek dla różnorodności biologicznej innych grup organizmów (Zubizarreta-Gerendiain i in., 2019). Współczesny, wielofunkcyjny model leśnictwa powinien być oparty na koncepcjach, których celem jest zwiększanie różnorodności gatunkowej przy jednoczesnej produkcji dobrej jakości surowca drzewnego wykorzystywanego przez człowieka (Bauhus i in., 2009). Należy wypośrodkować potrzeby współczesnego społeczeństwa z uwzględnieniem gospodarki leśnej, ochroną naturalnych zasobów i prowadzeniu badań, które pomogą w jeszcze lepszym zarządzaniu lasami produkcyjnymi. Zbiorowiska grzybów charakteryzują się znaczącym udziałem patogenów już od początku procesu rozkładu i bez względu na sposób

uszkodzenia drzewa. Koniec zawsze jest początkiem nowego. Huragan, którego skutkiem było zniszczenie znacznych obszarów leśnych pozwolił na podjęcie badań, których wyniki mogą przyczynić się do lepszego zarządzania martwym drewnem w lasach przy zachowaniu dobrej jakości surowca i utrzymaniu różnorodności gatunkowej.

6. PODSUMOWANIE

Coraz częściej obserwuje się występowanie huraganów, których skutki w postaci uszkodzonych drzew istotnie wpływają na ekosystemy leśne, powodując starty ekonomiczne w wyniku całkowitej utraty lub obniżenia jakości surowca drzewnego. Pozytywnym aspektem może być zwiększenie różnorodności taksonomicznej w lasach w wyniku zwiększonej ilości martwego drewna. Pomimo licznych dowodów naukowych świadczących o korzystnym wpływie martwego drewna na ekosystemy leśne, jego pozostawiane w lasach, gdzie dominuje funkcja gospodarcza, wciąż budzi wiele kontrowersji. Są one związane z zagrożeniem, jakie martwe drewno może stanowić dla sąsiadujących drzewostanów. Badania nad strukturami zbiorowisk grzybów zasiedlających drewno sosnowe pozostawione do naturalnego rozpadu mogą przyczynić się do zwiększenia wiedzy i lepszej ochrony bioróżnorodności i przewidywania ewentualnych zagrożeń. Zbiorowiska grzybów w próbach drewna na powierzchni referencyjnej pobrane z sosen nieuszkodzonych i uszkodzonych (wiatrołomów, wiatrowałów) w latach 2018, 2020 i 2022 (rok oraz trzy i pięć lat od uszkodzenia), zgodnie z założoną hipotezą, charakteryzowały się dużym bogactwem jakościowym i ilościowym. Analiza zmian udziału grup troficznych (patogeny, saprotrofy, endotrofy, mykoryzowe) taksonów obecnych w pobranych próbach wykazała bardzo obfitą obecność saprotrofów, ale również licznych patogenów stanowiących zagrożenie zarówno dla młodszych jak i starszych drzewostanów. Nie potwierdzono hipotezy mówiącej, że zróżnicowanie grup troficznych w zbiorowiskach grzybów zasiedlających drewno sosnowe na początku procesu jego rozkładu jest niewielkie. Nie potwierdzono również, że grupą o największym udziale będą endotrofy, których udział w kolejnych latach będzie się zmniejszał, natomiast zwiększał się będzie udział grzybów saprotroficznych, patogenicznych i mykoryzowych. Nie zaobserwowano istotnych zmian zawartości pierwiastków biogennych ani w zależności od lat, ani typów drzew. W zbiorowiskach zaobserwowano liczne występowanie oraz zmiany ilościowe i jakościowe grzybów powodujących zgniliznę drewna, zarówno białą jak i brunatną. Obecność ponad 2,5 tys. zidentyfikowanych taksonów grzybów w zebranych próbach, pomimo braku widocznych owocników, świadczy o tym, że martwe drewno jest magazynem nie tylko węgla, ale również grzybów. To argument, który trudno podważyć i jest kolejnym dowodem na bezcenną rolę rozkładanego drewna w zachowaniu różnorodności biologicznej w lasach, szczególnie monokulturach. Dzięki prowadzeniu obserwacji i badań, ekologia zbiorowisk grzybów uczestniczących w procesie rozkładu może być nieco bardziej przewidywalna. Mimo

ograniczenia przeprowadzonych badań do pięciu lat od śmierci drzew, uzyskane wyniki potwierdzają konieczność ich kontynuacji w kolejnych latach. Wyznaczona powierzchnia jest doskonałym poligonem badawczym, gdzie możliwe jest obserwowanie zmian zachodzących w zbiorowiskach grzybów wyłącznie pod wpływem czynników naturalnych.

Wnioski:

1. Drewno sosny zwyczajnej jest zasiedlane przez zbiorowiska grzybów cechujące się dużym bogactwem i zróżnicowaniem taksonomicznym. Już rok po uszkodzeniu drzew obserwuje się zmiany w strukturze zbiorowisk, polegające na wzroście udziału gatunków głównie saprotroficznych i patogenicznych.
2. Uszkodzenie drzewa nie oznacza jego śmierci, ponieważ mimo obecności grzybów powodujących zgniliznę drewna nie obserwuje się zmian zawartości pierwiastków biogennych, świadczących o przebiegu procesu rozkładu drewna.
3. Kontynuacja badań na powierzchni referencyjnej w Nadleśnictwie Gniezno przyniesie wiele korzyści w aspekcie przyrodniczym, naukowym i gospodarczym.

7. BIBLIOGRAFIA

Adnan, M., Islam, W., Gang, L., Chen, H. Y. H. (2022). Advanced research tools for fungal diversity and its impact on forest ecosystem. In Environmental Science and Pollution Research (Vol. 29, Issue 30, pp. 45044–45062). Springer Science and Business Media Deutschland GmbH. doi: 10.1007/s11356-022-20317-8

Almási, É., Sahu, N., Krizsán, K., Bálint, B., Kovács, G. M., Kiss, B., Cseklye, J., Drula, E., Henrissat, B., Nagy, I., Chovatia, M., Adam, C., LaButti, K., Lipzen, A., Riley, R., Grigoriev, I. V., Nagy, L. G. (2019). Comparative genomics reveals unique wood-decay strategies and fruiting body development in the Schizophyllaceae. *New Phytologist*, *224*(2), 902–915. doi: 10.1111/nph.16032

Altschup, S. F., Gish, W., Miller, W., Myers, E. W., Lipman, D. J. (1990). Basic Local Alignment Search Tool. *Journal of Molecular Biology*, 215(3):403-410. https://doi.org/10.1016/S0022-2836(05)80360-2.

Arnstadt, T., Hoppe, B., Kahl, T., Kellner, H., Krüger, D., Bauhus, J., Hofrichter, M. (2016). Dynamics of fungal community composition, decomposition and resulting deadwood properties in logs of Fagus sylvatica, Picea abies and Pinus sylvestris. *Forest Ecology and Management*, *382*, 129–142. doi: 10.1016/j.foreco.2016.10.004

Aronesty, E. (2011) ea-utils : “Command-line tools for processing biological sequencing data”. http://code.google.com/p/ea-utils

Bahram, M., Netherway, T. (2022). Fungi as mediators linking organisms and ecosystems. *FEMS Microbiology Reviews*, *46*(2). doi: 10.1093/femsre/fuab058

Baldrian, P., Zrůstová, P., Tláskal, V., Davidová, A., Merhautová, V., Vrška, T. (2016). Fungi associated with decomposing deadwood in a natural beech-dominated forest. *Fungal Ecology*, *23*, 109–122. doi: 10.1016/j.funeco.2016.07.001

Bálint, M., Bahram, M., Eren, A. M., Faust, K., Fuhrman, J. A., Lindahl, B., O’Hara, R. B., öpik, M., Sogin, M. L., Unterseher, M., Tedersoo, L. (2016). Millions of reads, thousands of taxa: Microbial community structure and associations analyzed via marker genesa. *FEMS Microbiology Reviews*, 40 (5):686–700. doi: 10.1093/femsre/fuw017

Bässler, C., Müller, J., Dziock, F., Brandl, R. (2010). Effects of resource availability and climate on the diversity of wood-decaying fungi. *Journal of Ecology*, *98*(4), 822–832. doi: 10.1111/j.1365-2745.2010.01669.x

Bauhus, J., Puettmann, K., Messier, C. (2009). Silviculture for old-growth attributes. *Forest Ecology and Management*, *258*(4), 525–537. doi: 10.1016/j.foreco.2009.01.053

Baumgartner, K., Coetzee, M. P. A., Hoffmeister, D. (2011). Secrets of the subterranean pathosystem of Armillaria. *Molecular Plant Pathology*, *12*(6), 515–534. doi: 10.1111/j.1364-3703.2010.00693.x

Baumgartner, K., Rizzo, D. M. (2001a). Distribution of Armillaria species in California. *Mycologia*, *93*(5), 821–830. doi: 10.1080/00275514.2001.12063217

Baumgartner, K., Rizzo, D. M. (2001b). Ecology of Armillaria spp. in Mixed-Hardwood Forests of California. *Plant Disease 85(9):947-951*. doi: 10.1094/PDIS.2001.85.9.947

Beckage, B., Gross, L. J., Kauffman, S. (2011). The limits to prediction in ecological systems. *Ecosphere*, *2*(11). doi: 10.1890/ES11-00211.1

Behnke-Borowczyk, J., Kwaśna, H., Kartawik, N., Sijka, B., Bełka, M., & Łakomy, P. (2021). Effect of management on fungal communities in dead wood of Scots pine. *Forest Ecology and Management*, *479*(August 2020), 118528. doi: 10.1016/j.foreco.2020.118528

Behnke-Borowczyk, J., Kwaśna, H., Kokot, K., Hałuszczak, M., Łakomy, P. (2018). Abundance and diversity of fungi in oak wood. *Dendrobiology*, *80*(C), 143–160. doi: 10.12657/denbio.080.014

Bellemain, E., Carlsen, T., Brochmann, C., Coissac, E., Taberlet, P., Kauserud, H. (2010). ITS as an environmental DNA barcode for fungi: an in silico approach reveals potential PCR biases. *BMC Microbiology* (Vol. 10). http://www.biomedcentral.com/1471-2180/10/189

Benbow, M. E., Barton, P. S., Ulyshen, M. D., Beasley, J. C., DeVault, T. L., Strickland, M. S., Tomberlin, J. K., Jordan, H. R., Pechal, J. L. (2019). Necrobiome Framework for Bridging Decomposition Ecology of Autotrophically and Heterotrophically Derived Organic Matter. *The Bulletin of the Ecological Society of America*, *100*(1), e01454. doi: 10.1002/bes2.1454

Bennett, R. J., Turgeon, B. G. (2016). Fungal Sex: The Ascomycota. *Microbiology Spectrum*, *4*(5). doi: 10.1128/microbiolspec.funk-0005-2016

Boddy, L. (1993). Saprotrophic cord-forming fungi: warfare strategies and other ecological aspects. *Mycological Research*, *97*(6), 641–655. doi: 10.1016/S0953-7562(09)80141-X

Boddy, L. (2001). Fungal Fungal community ecology and wood decomposition processes in angiosperms: form standing tree to coarse woody debris. *Ecological Bulletins*, *49*, 43–56.

Boddy, L., Crockatt, M. E., Ainsworth, A. M. (2011). Ecology of Hericium cirrhatum, H. coralloides and H. erinaceus in the UK. *Fungal Ecology*, *4*(2), 163–173. doi: 10.1016/j.funeco.2010.10.001

Boddy, L., Heilmann-Clausen, J. (2008). Chapter 12: Basidiomycete Community Development in Temperate Angiosperm Wood.*British Mycological Society* Symposia Series 28:211-237

Boddy, L., Hiscox, J. (2016a). Fungal Ecology: Principles and Mechanisms of Colonization and Competition by Saprotrophic Fungi. *Microbiology Spectrum*, *4*(6). doi: 10.1128/microbiolspec.funk-0019-2016

Boddy, L., Hiscox, J. (2016b). Fungal Ecology: Principles and Mechanisms of Colonization and Competition by Saprotrophic Fungi. *Microbiology Spectrum*, *4*(6). doi: 10.1128/microbiolspec.funk-0019-2016

Boddy, L., Hiscox, J. (2017). Fungal ecology: Principles and mechanisms of colonization and competition by saprotrophic fungi. *The Fungal Kingdom*, 293–308. doi: 10.1128/9781555819583.ch13

Boddy, L., Jones, T. H. (2007). Mycelial responses in heterogeneous environments: parallels with macroorganisms. *Fungi in the Environment*, 25: 112-158.

Boddy, L., Rayner, A. D. M. (1983). Origins of decay in living deciduous trees: the role of moisture content and re-appraisal of the expanded concept of tree decay. *New Phytol* 94(4):.623-641

Bödeker, I.T.M, Clemmensen, K.E., Wietse de Boer M.F., Olson Å., Lindahl B.D. (2014). Ectomycorrhizal Cortinarius species participate in enzymatic oxidation of humus in northern forest ecosystems. *New Phytologist*, 203(1): 245-256. https://doi.org/10.1111/nph.12791

Brunet, J. (2010). Biodiversity in European beech forests - a review with recommendations for sustainable forest management. Ecological Bulletins 53:77-94

Caporaso JG, Kuczynski J, Stombaugh J, Bittinger K, Bushman FD, Costello EK, Fierer N, Gonzalez Pena A, Goodrich JK, Gordon JI, Huttley GA, Kelley ST, Knights D, Koenig JE, Ley RE, Lozupone CA, McDonald D, Muegge BD, Pirrung M, Reeder J, Sevinsky JR, Turnbaugh PJ,

Walters WA, Widmann J, Yatsunenko T, Zaneveld J, Knight R. 2010. QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data. *Nature Methods* 7(5): 335- 336.

Caruso, G., Abdelhamid, M. T., Kalisz, A., Sekara, A. (2020). Linking endophytic fungi to medicinal plants therapeutic activity. A case study on asteraceae. *Agriculture,* 10(7):1–23). doi: 10.3390/agriculture10070286

Chang, C. C., Turner, B. L. (2019). Ecological succession in a changing world. *Journal of Ecology*, 107(2): 503–509. doi: 10.1111/1365-2745.13132

Charlesworth, B. (1980). The cost of sex in relation to mating system. *Journal of Theoretical Biology,* 84(4): 655-671

Chase, J. M., & Leibold, M. A. (2009). Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. University of Chicago Press.

Chen, L., Bóka, B., Kedves, O., Nagy, V. D., Szucs, A., Champramary, S., Roszik, R., Patocskai, Z., Münsterkötter, M., Huynh, T., Indic, B., Vágvölgyi, C., Sipos, G., Kredics, L. (2019). Towards the biological control of devastating forest pathogens from the genus Armillaria. *Forests*, *10*(11). doi: 10.3390/f10111013

Chomel, M., Guittonny-Larchevêque, M., Fernandez, C., Gallet, C., DesRochers, A., Paré, D., Jackson, B. G., Baldy, V. (2016). Plant secondary metabolites: a key driver of litter decomposition and soil nutrient cycling. *Journal of Ecology*, *104*(6), 1527–1541. doi: 10.1111/1365-2745.12644

Clissmann, F., Fiore-Donno, A. M., Hoppe, B., Kruger, D., Kahl, T., Unterseher, M., Schnittler, M. (2015). First insight into dead wood protistan diversity: A molecular sampling of bright-spored Myxomycetes (Amoebozoa, slime-moulds) in decaying beech logs. *FEMS Microbiology Ecology*, *91*(6). doi: 10.1093/femsec/fiv050

Cragg, S. M., Beckham, G. T., Bruce, N. C., Bugg, T. D. H., Distel, D. L., Dupree, P., Etxabe, A. G., Goodell, B. S., Jellison, J., McGeehan, J. E., McQueen-Mason, S. J., Schnorr, K., Walton, P. H., Watts, J. E. M., Zimmer, M. (2015). Lignocellulose degradation mechanisms across the Tree of Life. In Current Opinion in Chemical Biology (Vol. 29, pp. 108–119). Elsevier Ltd. doi: 10.1016/j.cbpa.2015.10.018

Czerepko, J., Hilszczański, J., Jabłoński, M. (2014). Martwe drewno – żywy problem. *Studia i Materiały CEPL w Rogowie*, *41*(4), 36–45.

Daniel G, Nilsson T. (1998). Developments in the study of soft rot and bacterial decay. Forest Products Biotechnology. Bruce A & Palfreyman JW.

Davidson, E. A., Janssens, I. A. (2006). Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature,* 440 (7081): 165–173. doi: 10.1038/nature04514

De Vries, F. T., van Groenigen, J. W., Hoffland, E., Bloem, J. (2011). Nitrogen losses from two grassland soils with different fungal biomass. *Soil Biology and Biochemistry*, *43*(5), 997–1005. doi: 10.1016/j.soilbio.2011.01.016

Decourcelle, T., Piou, D., Desprez-Loustau, M. L. (2015). Detection of Diplodia sapinea in Corsican pine seeds. *Plant Pathology*, *64*(2), 442–449. doi: 10.1111/ppa.12263

Demchik, M. C., Sakalidis, M. L., Hillstrom, M., Scanlon, K., Adams, T. A., Minnix, K. R. (2020). Evaluating regeneration in heterobasidion root disease infested stands in the lake states. *Forest Science*, *66*(2), 141–144. doi: 10.1093/forsci/fxz074

Dickie, I. A., Fukami, T., Wilkie, J. P., Allen, R. B., Buchanan, P. K. (2012). Do assembly history effects attenuate from species to ecosystem properties? A field test with wood-inhabiting fungi. *Ecology Letters*, *15*(2), 133–141. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01722.x

Dowson, C.G., Rayner, A.D.M., Boddy, L. (1989). Spatial dynamics and interactions of the woodland fairy ring fungus, Clitocybe nebularis. *New Phytologist*, *111*(4), 699–705. doi: 10.1111/j.1469-8137.1989.tb02365.x

Edgar, R. C. (2010). Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST. *Bioinformatics*, *26*(19), 2460–2461. doi: 10.1093/bioinformatics/btq461

Freschet, G. T., Weedon, J. T., Aerts, R., van Hal, J. R., Cornelissen, J. H. C. (2012). Interspecific differences in wood decay rates: Insights from a new short-term method to study long-term wood decomposition. *Journal of Ecology*, *100*(1), 161–170. doi: 10.1111/j.1365-2745.2011.01896.x

Fröhlich-Nowoisky, J., Burrows, S. M., Xie, Z., Engling, G., Solomon, P. A., Fraser, M. P., Mayol-Bracero, O. L., Artaxo, P., Begerow, D., Conrad, R., Andreae, M. O., Després, V. R., Pöschl, U. (2012). Biogeography in the air: Fungal diversity over land and oceans. *Biogeosciences*, *9*(3), 1125–1136. doi: 10.5194/bg-9-1125-2012

Fukami, T., Dickie, I. A., Paula Wilkie, J., Paulus, B. C., Park, D., Roberts, A., Buchanan, P. K., Allen, R. B. (2010). Assembly history dictates ecosystem functioning: Evidence from wood

decomposer communities. *Ecology Letters*, *13*(6), 675–684. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01465.x

Fukasawa, Y. (2021). Decay stages of wood and associated fungal communities characterise diversity – decomposition relationships. *Scientific Reports*, *0123456789*, 1–13. doi: 10.1038/s41598-021-88580-2

Fukasawa, Y., Matsukura, K. (2021). Decay stages of wood and associated fungal communities characterise diversity-decomposition relationships. *Scientific Reports*, *11*(1), 8972. doi: 10.1038/s41598-021-88580-2

Fukasawa, Y., Osono, T., Takeda, H. (2011). Wood decomposing abilities of diverse lignicolous fungi on nondecayed and decayed beech wood. *Mycologia*, *103*(3), 474–482. doi: 10.3852/10-246

Garbelotto, M. M., Lee, H. K., Slaughter, G., Popenuck, T., Cobb, F. W., Bruns, T. D. (1997). Heterokaryosis is not required for virulence of Heterobasidion annosum. *Mycologia*, *89*(1), 92–102. doi: 10.1080/00275514.1997.12026759

Gautam, A. K., Verma, R. K., Avasthi, S., Sushma, Bohra, Y., Devadatha, B., Niranjan, M., Suwannarach, N. (2022). Current Insight into Traditional and Modern Methods in Fungal Diversity Estimates. *Journal of Fungi*, 8(3). doi: 10.3390/jof8030226

Gdula, A. K., Konwerski, S., Olejniczak, I., Rutkowski, T., Skubała, P., Zawieja, B., Gwiazdowicz, D. J. (2021). The role of bracket fungi in creating alpha diversity of invertebrates in the Białowieża National Park, Poland. *Ecology and Evolution*, 11(11), 6456-6470.

Genre, A., Lanfranco, L., Perotto, S., Bonfante, P. (2020). Unique and common traits in mycorrhizal symbioses. *Nature Reviews Microbiology*, 18(11): 649–660. doi: 10.1038/s41579-020-0402-3

Gressler, M., Löhr, N. A., Schäfer, T., Lawrinowitz, S., Seibold, P. S., Hoffmeister, D. (2021). Mind the mushroom: Natural product biosynthetic genes and enzymes of Basidiomycota. *Natural Product Reports*, 38(4): 702–722. doi: 10.1039/d0np00077a

Grossart, H. P., Van den Wyngaert, S., Kagami, M., Wurzbacher, C., Cunliffe, M., Rojas-Jimenez, K. (2019). Fungi in aquatic ecosystems. *Nature Reviews Microbiology*, *17*(6), 339–354. doi: 10.1038/s41579-019-0175-8

Hagge, J., Bässler, C., Gruppe, A., Hoppe, B., Kellner, H., Krah, F. S., Müller, J., Seibold, S., Stengel, E., Thorn, S. (2019a). Bark coverage shifts assembly processes of microbial

decomposer communities in dead wood. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *286*(1912). doi: 10.1098/rspb.2019.1744

Hagge, J., Bässler, C., Gruppe, A., Hoppe, B., Kellner, H., Krah, F. S., Müller, J., Seibold, S., Stengel, E., Thorn, S. (2019b). Bark coverage shifts assembly processes of microbial decomposer communities in dead wood. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *286*(1912). doi: 10.1098/rspb.2019.1744

Hallenberg, N., Kuffer, N. (2001). Nordic Journal of Botany Long-distance spore dispersal in wood-inhabiting Basidiomycetes. *Nordic Journal of Botany*, *21*, 431–436.

Hamberg, L., Saarinen, V. M., Rantala, M., Hantula, J., Seiskari, P., Saksa, T. (2020). Rainstorm effects on the biocontrol efficacy of the decay fungus Chondrostereum purpureum against birch sprouting in boreal forests. *Applied Microbiology and Biotechnology*, *104*(11), 5107–5117. doi: 10.1007/s00253-020-10574-3

Hanna, J. W., Klopfenstein, N. B., Cram, M. M., Olatinwo, R. O., Fraedrich, S. W., Kim, M. S. (2021). First report of armillaria root disease pathogen, Armillaria gallica, on Rhododendron and Quercus rubra in Georgia, U.S.A. *Plant Disease,* 105(4): 1226.. doi: 10.1094/PDIS-07-20-1567-PDN

Hararuk, O., Kurz, W. A., Didion, M. (2020). Dynamics of dead wood decay in Swiss forests. *Forest Ecosystems*, *7*(1). doi: 10.1186/s40663-020-00248-x

Heilmann-Clausen, J., Boddy, L. (2005). Inhibition and stimulation effects in communities of wood decay fungi: Exudates from colonized wood influence growth by other species. *Microbial Ecology*, 49(3), 399–406. doi: 10.1007/s00248-004-0240-2

Hemingway, R. W., McGraw, G. W., Barras, S. J. (1977). Polyphenols in Ceratocystis minor infected Pinus taeda: fungal metabolites, phloem and xylem phenols. *Agricultural and Food Chemistry*, *25*(4), 717–723.

Hess, J., Skrede, I., Wolfe, B. E., Butti, K. La, Ohm, R. A., Grigoriev, I. V., Pringle, A. (2014). Transposable element dynamics among asymbiotic and ectomycorrhizal amanita fungi. *Genome Biology and Evolution*, *6*(7), 1564–1578. doi: 10.1093/gbe/evu121

Hiltunen, S., Mankinen, A., Javed, M.A., Ahola, S., Venäläinen, M., Telkki, V.V. (2020). Characterization of the decay process of Scots pine caused by Coniophora puteana using NMR and MRI. *Holzforschung*, *74*(11), 1021–1032. doi: 10.1515/hf-2019-0246

Hiscox, J., O'Leary, J., Boddy, L. (2018). Fungus wars: basidiomycete battles in wood decay. *Studies in Mycology*, *89*, 117–124. doi: 10.1016/j.simyco.2018.02.003

Hiscox, Jennifer, Savoury, M., Vaughan, I. P., Müller, C. T., Boddy, L. (2015). Antagonistic fungal interactions influence carbon dioxide evolution from decomposing wood. *Fungal Ecology*, *14*, 24–32. doi: 10.1016/j.funeco.2014.11.001

Hoppe, B., Krüger, D., Kahl, T., Arnstadt, T., Buscot, F., Bauhus, J., Wubet, T. (2015). A pyrosequencing insight into sprawling bacterial diversity and community dynamics in decaying deadwood logs of Fagus sylvatica and Picea abies. *Scientific Reports*, *5*. doi: 10.1038/srep09456

Hoppe, B., Purahong, W., Wubet, T., Kahl, T., Bauhus, J., Arnstadt, T., Hofrichter, M., Buscot, F., Krüger, D. (2016). Linking molecular deadwood-inhabiting fungal diversity and community dynamics to ecosystem functions and processes in Central European forests. *Fungal Diversity*, *77*(1), 367–379. doi: 10.1007/s13225-015-0341-x

Horton, T.R., Bruns, T.D. (2001). The molecular revolution in ectomycorrhizal ecology: peeking into the black-box. Molecular Ecology 10(8):1855 – 1871. doi: 10.1046/j.0962-1083.2001.01333.x

Hunter Jr, M. L. (1990). Wildlife, forests, and forestry. *Principles of managing forests for biological diversity*. Prentice Hall.

Hyde, K. D., Jones, E. B. G. (2002). Introduction to fungal succession Families and outline of early diverging fungi View project Diversity and phylogeny of Lactarius subgenus Russularia in South-East Asia View project Introduction to fungal succession. *Fungal Diversity*, 10.

Ioos, R., Chrétien, P., Perrault, J., Jeandel, C., Dutech, C., Gonthier, P., Sillo, F., Hietala, A. M., Solheim, H., Hubert, J. (2019). Multiplex real-time PCR assays for the detection and identification of Heterobasidion species attacking conifers in Europe. *Plant Pathology*, *68*(8), 1493–1507. doi: 10.1111/ppa.13071

Iquebal, M. A., Jaiswal, S., Mishra, V. K., Jasrotia, R. S., Angadi, U. B., Singh, B. P., Passari, A. K., Deka, P., Prabha, R., Singh, D. P., Gupta, V. K., Tomar, R. S., Oberoi, H. S., Rai, A., Kumar, D. (2021). Fungal Genomic Resources for Strain Identification and Diversity Analysis of 1900 Fungal Species. *Journal of Fungi*, *7*(4), 288. doi: 10.3390/jof7040288

Iršėnaitė, R., Arslanova, T., Kasparavičius, J., Kutorga, E., Markovskaja, S., Matulevičiūtė, D., Taraškevičius, R., Motiejūnaitė, J. (2019). Effects of a great cormorant colony on wood-

inhabiting fungal communities in a coastal Scots pine forest. *Fungal Ecology*, *41*, 82–91. doi: 10.1016/j.funeco.2019.03.010

Jaroszewicz, B., Cholewińska, O., Chećko, E., Wrzosek, M. (2021). Predictors of diversity of deadwood-dwelling macrofungi in a European natural forest. *Forest Ecology and Management*, *490*. doi: 10.1016/j.foreco.2021.119123

Jenna, P., Nerea, A., Atte, K., Seppo, H., Heikki, K., Thomas, L., Panu, H. (2021). Wood-inhabiting fungal responses to forest naturalness vary among morpho-groups. *Scientific Reports*, *11*(1). doi: 10.1038/s41598-021-93900-7

Joseph, W., Catherine, M., Igor, V., Spatafora, J. W., Aime, M. C., Grigoriev, I. V, Martin, F., Stajich, J. E., Blackwell, M. (2017). The Fungal Tree of Life: from Molecular Systematics to Genome-Scale. *Phylogenies*, 0–32. doi: 10.1128/microbiolspec.funk-0053-2016

Johnson, D., IJ, M., Genney, D. R., Anderson, I. C., Alexander, I. J. (2005). How do plants regulate the function, community structure, and diversity of mycorrhizal fungi? *Journal of Experimental Botany*, 56(417), 1751-1760.

Junninen, K., Similä, M., Kouki, J., Kotiranta Junninen, H. K., Junninen kaisajunninen, K., Kouki, J. (2005). Assemblages of wood-inhabiting fungi along the gradients of succession and naturalness in boreal pine-dominated forests in Fennoscandia. *Ecography* 29(1):75 – 83. doi: 10.1111/j.2005.0906-7590.04358.x

Jürisoo, L., Selikhovkin, A. V., Padari, A., Shevchenko, S. V., Shcherbakova, L. N., Popovichev, B. G., Drenkhan, R. (2021). The extensive damage to elms by Dutch elm disease agents and their hybrids in northwestern Russia. *Urban Forestry and Urban Greening*, *63*. doi: 10.1016/j.ufug.2021.127214

Karim, M., Daryaei, M. G., Torkaman, J., Oladi, R., Ghanbary, M. A. T., Bari, E., Yilgor, N. (2017). Natural decomposition of hornbeam wood decayed by the white rot fungus Trametes versicolor. *Anais Da Academia Brasileira de Ciencias*, *89*(4), 2647–2655. doi: 10.1590/0001-3765201720160714

Kebli, H., Drouin, P., Brais, S., Kernaghan, G. (2011). Species Composition of Saproxylic Fungal Communities on Decaying Logs in the Boreal Forest. *Microbial Ecology*, *61*(4), 898–910. doi: 10.1007/s00248-010-9790-7

Kohout, P., Sudová, R., Brabcová, V., Vosolsobě, S., Baldrian, P., Albrechtová, J. (2021). Forest Microhabitat Affects Succession of Fungal Communities on Decomposing Fine Tree Roots. *Frontiers in Microbiology*, *12*(1), 1–13. doi: 10.3389/fmicb.2021.541583

Kollas, C., Gutsch, M., Hommel, R., Lasch-Born, P., Suckow, F. (2018). Mistletoe-induced growth reductions at the forest stand scale. *Tree Physiology*, *38*(5), 735–744. doi: 10.1093/treephys/tpx150

Kostovcik, M., Bateman, C. C., Kolarik, M., Stelinski, L. L., Jordal, B. H., Hulcr, J. (2015). The ambrosia symbiosis is specific in some species and promiscuous in others: Evidence from community pyrosequencing. *ISME Journal*, *9*(1), 126–138. doi: 10.1038/ismej.2014.115

Krah, F. S., Bässler, C., Heibl, C., Soghigian, J., Schaefer, H., Hibbett, D. S. (2018). Evolutionary dynamics of host specialization in wood-decay fungi. *BMC Evolutionary Biology*, *18*(1). doi: 10.1186/s12862-018-1229-7

Kubartová, A., Ottosson, E., Dahlberg, A., Stenlid, J. (2012). Patterns of fungal communities among and within decaying logs, revealed by 454 sequencing. *Molecular Ecology*, *21*(18), 4514–4532. doi: 10.1111/j.1365-294X.2012.05723.x

Kubartová, Ariana, Ottosson, E., Stenlid, J. (2015). Linking fungal communities to wood density loss after 12 years of log decay. *FEMS Microbiology Ecology*, *91*(5). doi: 10.1093/femsec/fiv032

Kwaśna, H., Bateman, G. L., Ward, E. (2008). Determining species diversity of microfungal communities in forest tree roots by pure-culture isolation and DNA sequencing. *Applied Soil Ecology*, *40*(1), 44–56. doi: 10.1016/j.apsoil.2008.03.005

Kwaśna, H., Łakomy, P., Gornowicz, R. (2016). Grzyby saproksyliczne w resztkach pozrçbowych sosny zwyczajnej. *Sylwan*, *160*(5), 355–364.

Kwaśna, H., Mazur, A., Kuźmiński, R., Jaszczak, R., Turski, M., Behnke-Borowczyk, J., Adamowicz, K., Łakomy, P. (2017). Abundance and diversity of wood-decay fungi in managed and unmanaged stands in a Scots pine forest in western Poland. *Forest Ecology and Management*, *400*, 438–446. doi: 10.1016/j.foreco.2017.04.023

Kwaśna, H., Mazur, A., Łabędzki, A., Kuźmiński, R., Łakomy, P. (2016). Communities of fungi in decomposed wood of oak and pine. *Forest Research Papers*, *77*(3), 261–275. doi: 10.1515/frp-2016-0028

Lagomarsino, A., De Meo, I., Agnelli, A. E., Paletto, A., Mazza, G., Bianchetto, E., Pastorelli, R. (2021). Decomposition of black pine (Pinus nigra J. F. Arnold) deadwood and its impact on forest soil components. *Science of the Total Environment*, *754*. doi: 10.1016/j.scitotenv.2020.142039

Lamarche, J., Potvin, A., Stewart, D., Blais, M., Pelletier, G., Shamoun, S. F., Hamelin, R. C., Tanguay, P. (2017). Real-time PCR assays for the detection of Heterobasidion irregulare, H. occidentale, H. annosum sensu stricto and the Heterobasidion annosum complex. *Forest Pathology*, *47*(2), 1–13. doi: 10.1111/efp.12321

Lasota, J., Błońska, E., Piaszczyk, W., & Wiecheć, M. (2018). How the deadwood of different tree species in various stages of decomposition affected nutrient dynamics? *Journal of Soils and Sediments*, 18, 2759-2769.

Lauber, C.L, Strickland, M.S, Bradford M.A, Fierer, N. (2008). The influence of soil properties on the structure of bacterial and fungal communities across land-use types. *Soil Biology and Biochemistry*, 40(9): 2407-2415. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.05.021

Leonhardt, S., Hoppe, B., Stengel, E., Noll, L., Moll, J., Bässler, C., Dahl, A., Buscot, F., Hofrichter, M., Kellner, H. (2019). Molecular fungal community and its decomposition activity in sapwood and heartwood of 13 temperate European tree species. *PLoS ONE*, *14*(2). doi: 10.1371/journal.pone.0212120

Lepinay, C., Jiráska, L., Tláskal, V., Brabcová, V., Vrška, T., Baldrian, P. (2021a). Successional Development of Fungal Communities Associated with Decomposing Deadwood in a Natural Mixed Temperate Forest. *Journal of Fungi*, *7*, 412. doi: 10.3390/jof7060412

Lepinay, C., Jiráska, L., Tláskal, V., Brabcová, V., Vrška, T., Baldrian, P. (2021b). Successional development of fungal communities associated with decomposing deadwood in a natural mixed temperate forest. *Journal of Fungi*, *7*(6). doi: 10.3390/jof7060412

Lepinay, C., Jiráska, L., Tláskal, V., Brabcová, V., Vrška, T., Baldrian, P. (2021c). Successional development of fungal communities associated with decomposing deadwood in a natural mixed temperate forest. *Journal of Fungi*, *7*(6). doi: 10.3390/jof7060412

Lindauer, M., Schmid, H. P., Grote, R., Mauder, M., Steinbrecher, R., Wolpert, B. (2014). Net ecosystem exchange over a non-cleared wind-throw-disturbed upland spruce forest-

Measurements and simulations. *Agricultural and Forest Meteorology*, *197*, 219–234. doi: 10.1016/j.agrformet.2014.07.005

Loyd, A. L., Held, B. W., Linder, E. R., Smith, J. A., Blanchette, R. A. (2018). Elucidating wood decomposition by four species of Ganoderma from the United States. *Fungal Biology*, *122*(4), 254–263. doi: 10.1016/j.funbio.2018.01.006

Lücking, R., Leavitt, S. D., Hawksworth, D. L. (2021). Species in lichen-forming fungi: balancing between conceptual and practical considerations, and between phenotype and phylogenomics. *Fungal Diversity*, 109(1). doi: 10.1007/s13225-021-00477-7

Łakomy, P. i Kwaśna H. (2015). Poznań. *Atlas hub*. Multico.

Ma, L. J., Geiser, D. M., Proctor, R. H., Rooney, A. P., O'Donnell, K., Trail, F., Gardiner, D. M., Manners, J. M., Kazan, K. (2013). Fusarium pathogenomics. *Annual Review of Microbiology*, *67*, 399–416. doi: 10.1146/annurev-micro-092412-155650

Mańka, M., Grzywacz, A. (red.). (2023). *Fitopatologia leśna. Poznań*: Wydawnictwo Uniwersytetu Przyrodniczego w Poznaniu. https://doi.org/https://doi.org/10.17306/p.978-83-67112-44-4

Mäkipää, R., Rajala, T., Schigel, D., Rinne, K. T., Pennanen, T., Abrego, N., Ovaskainen, O. (2017). Interactions between soil- and dead wood-inhabiting fungal communities during the decay of Norway spruce logs. *ISME Journal*, *11*(9), 1964–1974. doi: 10.1038/ismej.2017.57

Martin, M. (2011). Cutadapt removes adapter sequences from high-throughput sequencing reads. *EMBnet.journal*, 17(1): 10-12. 2011. doi:https://doi.org/10.14806/ej.17.1.200.

Maynard, D. S., Covey, K. R., Crowther, T. W., Sokol, N. W., Morrison, E. W., Frey, S. D., van Diepen, L. T. A., Bradford, M. A. (2018). Species associations overwhelm abiotic conditions to dictate the structure and function of wood-decay fungal communities. *Ecology*, *99*(4), 801–811. doi: 10.1002/ecy.2165

Menkis, A., Allmer, J., Vasiliauskas, R., Lygis, V., Stenlid, J., Finlay, R. (2004). Ecology and molecular characterization of dark septate fungi from roots, living stems, coarse and fine woody debris. *Mycological Research*, *108*(8), 965–973. doi: 10.1017/S0953756204000668

Moore, D., Gange, A. C., Gange, E. G., & Boddy, L. (2008.). Ecology of saprotrophic Basidiomycetes. Springer

Mukhtar, H., Lin, C. M., Wunderlich, R. F., Cheng, L. C., Ko, M. C., Lin, Y. P. (2021). Climate and land cover shape the fungal community structure in topsoil. *Science of the Total Environment*, *751*, 141721. doi: 10.1016/j.scitotenv.2020.141721

Müller, M., Kües, U., Budde, K. B., Gailing, O. (2023). Applying molecular and genetic methods to trees and their fungal communities. *Applied Microbiology and Biotechnology,* 107: 2783–2830.. doi: 10.1007/s00253-023-12480-w

Müller, M. M., Hantula, J., Wingfield, M., Drenkhan, R. (2019). Diplodia sapinea found on Scots pine in Finland. *Forest Pathology*, *49*(1), 1–7. doi: 10.1111/efp.12483

Nadleśnictwo Czersk. (2020). Nawałnica - Huragan stulecia z 11 sierpnia 2017 roku, jego skutki i praca przy ich usuwaniu oczami czerskich leśników. PGL LP.

Nguyen, N. H., Song, Z., Bates, S. T., Branco, S., Tedersoo, L., Menke, J., Schilling, J. S., Kennedy, P. G. (2016). FUNGuild: An open annotation tool for parsing fungal community datasets by ecological guild. *Fungal Ecology*, *20*, 241–248. doi: 10.1016/j.funeco.2015.06.006

Nieuwenhuis, B. P. S., James, T. Y. (2016). The frequency of sex in fungi. *Biological Sciences*, 371(1706). doi: 10.1098/rstb.2015.0540

Norden, B., Larsson, K.-H., Larsson, K.-H. (2000). Phlebia centrifuga (Basidiomycetes). *Nordic Journal of Botany*, *20*, 215–219.

Nyrek A., 1975, Gospodarka leśna na Górnym Śląsku od połowy XVII do połowy XIX w., *Prace Wrocławskiego Towarzystwa Naukowego*, Seria A, 168.

Ohm, R. A., Riley, R., Salamov, A., Min, B., Choi, I. G., Grigoriev, I. V. (2014). Genomics of wood-degrading fungi. *Fungal Genetics and Biology*, *72*, 82–90. doi: 10.1016/j.fgb.2014.05.001

O'Leary, J., Journeaux, K. L., Houthuijs, K., Engel, J., Sommer, U., Viant, M. R., Eastwood, D. C., Müller, C., Boddy, L. (2021). Space and patchiness affects diversity–function relationships in fungal decay communities. *ISME Journal*, *15*(3), 720–731. doi: 10.1038/s41396-020-00808-7

Oliva, J. grave s., Redondo, M. A., Stenlid, J. (2020). Functional Ecology of Forest Disease. *Annual Review of Phytopathology*, *58*, 343–361. doi: 10.1146/annurev-phyto-080417-050028

Olson, Å., Aerts, A., Asiegbu, F., Belbahri, L., Bouzid, O., Broberg, A., Canbäck, B., Coutinho, P. M., Cullen, D., Dalman, K., Deflorio, G., van Diepen, L. T. A., Dunand, C., Duplessis, S., Durling, M., Gonthier, P., Grimwood, J., Fossdal, C. G., Hansson, D., Stenlid, J. (2012). Insight

into trade-off between wood decay and parasitism from the genome of a fungal forest pathogen. *New Phytologist*, *194*(4), 1001–1013. doi: 10.1111/j.1469-8137.2012.04128.x

Orzechowski M., Wójcik R. (2014). Regionalne zróżnicowanie ryzyka wystąpienia uszkodzeń drzewostanów w Polsce. Studia i Materiały CEPL 39: 44−54.

Oses, R., Valenzuela, S., Freer, J., Sanfuentes, E., Rodriguez, J. (2008). Fungal endophytes in xylem of healthy Chilean trees and their possible role in early wood decay. *Fungal Diversity*, 33:77-86

Ottosson, E., Nordén, J., Dahlberg, A., Edman, M., Jönsson, M., Larsson, K. H., Olsson, J., Penttilä, R., Stenlid, J., Ovaskainen, O. (2014). Species associations during the succession of wood-inhabiting fungal communities. *Fungal Ecology*, *11*, 17–28. doi: 10.1016/j.funeco.2014.03.003

Owens, E. M., Reddy, C. A., Grethlein, H. E. (1994). Outcome of interspecific interactions among brown-rot and white-rot wood decay fungi. *FEMS Microbiology Ecology*, *14*(1), 19–24. doi: 10.1111/j.1574-6941.1994.tb00086.x

Parfitt, D., Hunt, J., Dockrell, D., Rogers, H. J., Boddy, L. (2010). Do all trees carry the seeds of their own destruction? PCR reveals numerous wood decay fungi latently present in sapwood of a wide range of angiosperm trees. *Fungal Ecology*, *3*(4), 338–346. doi: 10.1016/j.funeco.2010.02.001

Pastorelli, R., De Meo, I., Lagomarsino, A. (2022). The Necrobiome of Deadwood: The Life after Death. *Ecologies*, *4*(1), 20–38. doi: 10.3390/ecologies4010003

Pawlik, Ł., Harrison, S. P. (2022). Modelling and prediction of wind damage in forest ecosystems of the Sudety Mountains, SW Poland. *Science of the Total Environment*, *815*(December). doi: 10.1016/j.scitotenv.2021.151972

Pérez-Martín, J., Bardetti, P., Castanheira, S., de la Torre, A., Tenorio-Gómez, M. (2016). Virulence-specific cell cycle and morphogenesis connections in pathogenic fungi. *Seminars in Cell and Developmental Biology*, *57*, 93–99. doi: 10.1016/j.semcdb.2016.03.017

Perreault, L., Forrester, J. A., Mladenoff, D. J., Lewandowski, T. E. (2021). Deadwood Reduces the Variation in Soil Microbial Communities Caused by Experimental Forest Gaps. *Ecosystems*, *May 2020*. doi: 10.1007/s10021-021-00624-w

Phukhamsakda, C., Nilsson, R. H., Bhunjun, C. S., de Farias, A. R. G., Sun, Y. R., Wijesinghe, S. N., Raza, M., Bao, D. F., Lu, L., Tibpromma, S., Dong, W., Tennakoon, D. S., Tian, X. G.,

Xiong, Y. R., Karunarathna, S. C., Cai, L., Luo, Z. L., Wang, Y., Manawasinghe, I. S. Hyde, K. D. (2022). The numbers of fungi: contributions from traditional taxonomic studies and challenges of metabarcoding. *Fungal Diversity*, *114*(1), 327–386. doi: 10.1007/s13225-022-00502-3

Pioli, S., Clagnan, E., Chowdhury, A. A., Bani, A., Borruso, L., Ventura, M., Tonon, G., Brusetti, L. (2023). Structural and functional microbial diversity in deadwood respond to decomposition dynamics. *Environmental Microbiology*. doi: 10.1111/1462-2920.16459

Põlme, S., Abarenkov, K., Henrik Nilsson, R., Lindahl, B. D., Clemmensen, K. E., Kauserud, H., Nguyen, N., Kjøller, R., Bates, S. T., Baldrian, P., Frøslev, T. G., Adojaan, K., Vizzini, A., Suija, A., Pfister, D., Baral, H. O., Järv, H., Madrid, H., Nordén, J., Tedersoo, L. (2020). FungalTraits: a user-friendly traits database of fungi and fungus-like stramenopiles. *Fungal Diversity*, *105*(1). doi: 10.1007/s13225-020-00466-2

Porras-Alfaro, A., Bayman, P. (2011). Hidden fungi, emergent properties: Endophytes and microbiomes. *Annual Review of Phytopathology,* 49: 291–315. doi: 10.1146/annurev-phyto-080508-081831

Purahong, W., Arnstadt, T., Kahl, T., Bauhus, J., Kellner, H., Hofrichter, M., Krüger, D., Buscot, F., Hoppe, B. (2016). Are correlations between deadwood fungal community structure, wood physico-chemical properties and lignin-modifying enzymes stable across different geographical regions? *Fungal Ecology*, *22*(February), 98–105. doi: 10.1016/j.funeco.2016.01.002

Purhonen, J., Ovaskainen, O., Halme, P., Komonen, A., Huhtinen, S., Kotiranta, H., Læssøe, T., Abrego, N. (2020). Morphological traits predict host-tree specialization in wood-inhabiting fungal communities. *Fungal Ecology*, *46*. doi: 10.1016/j.funeco.2019.08.007

Quaedvlieg, W., Binder, M., Groenewald, J. Z., Summerell, B. A., Carnegie, A. J., Burgess, T. I., Crous, P. W. (2014). Introducing the consolidated species concept to resolve species in the teratosphaeriaceae. *Persoonia: Molecular Phylogeny and Evolution of Fungi*, *33*, 1–40. doi: 10.3767/003158514X681981

Raja, H. A., Miller, A. N., Pearce, C. J., Oberlies, N. H. (2017). Fungal Identification Using Molecular Tools: A Primer for the Natural Products Research Community. *Journal of Natural Products*, *80*(3), 756–770. doi: 10.1021/acs.jnatprod.6b01085

Rajala, T., Peltoniemi, M., Pennanen, T., Mäkipää, R. (2012). Fungal community dynamics in relation to substrate quality of decaying Norway spruce (Picea abies [L.] Karst.) logs in boreal forests. *FEMS Microbiology Ecology*, *81*(2), 494–505. doi: 10.1111/j.1574-6941.2012.01376.x

Ran, W., Lian, J., Zhang, J. (2022). Evaluation and modeling of fungi towards wood degradation. *Bioengineered*, *13*, 3284–3299. doi: 10.1080/21655979.2022.2025699

Rayner, A. D. M., Boddy, L. (1988). Fungal Decomposition of Wood: Its Biology and Ecology. Amoebae and Myxomycetes. Chichester: John Wiley & Sons.

Redecker Dirk, Schüssler Arthur. (2014). Glomeromycota. A Comprehensive Treatise on Fungi as Experimental Systems for Basic and Applied Research VII - Systematics and Evolution. The Mycota. doi: 10.1007/978-3-642-55318-9

Ren, W., Penttilä, R., Kasanen, R., Asiegbu, F. O. (2022). Bacteria Community Inhabiting Heterobasidion Fruiting Body and Associated Wood of Different Decay Classes. *Frontiers in Microbiology*, *13*. doi: 10.3389/fmicb.2022.864619

Reyer, C. P. O., Bathgate, S., Blennow, K., Borges, J. G., Bugmann, H., Delzon, S., Faias, S. P., Garcia-Gonzalo, J., Gardiner, B., Gonzalez-Olabarria, J. R., Gracia, C., Hernández, J. G., Kellomäki, S., Kramer, K., Lexer, M. J., Lindner, M., Van Der Maaten, E., Maroschek, M., Muys, B. Hanewinkel, M. (2017). Are forest disturbances amplifying or canceling out climate change-induced productivity changes in European forests? *Environmental Research Letters*, *12*(3). doi: 10.1088/1748-9326/aa5ef1

Rohlfs, M., Albert, M., Keller, N. P., Kempken, F. (2007). Secondary chemicals protect mould from fungivory. *Biology Letters*, *3*(5), 523–525. doi: 10.1098/rsbl.2007.0338

Ruokolainen, A., Shorohova, E., Penttilä, R., Kotkova, V., Kushnevskaya, H. (2018). A continuum of dead wood with various habitat elements maintains the diversity of wood-inhabiting fungi in an old-growth boreal forest. *European Journal of Forest Research*, *137*(5), 707–718. doi: 10.1007/s10342-018-1135-y

Schmidt, P. A., Bálint, M., Greshake, B., Bandow, C., Römbke, J., & Schmitt, I. (2013). Illumina metabarcoding of a soil fungal community. *Soil Biology and Biochemistry*, 65, 128-132.

Schoch, C. L., Seifert, K. A., Huhndorf, S., Robert, V., Spouge, J. L., Levesque, C. A., Chen, W., Bolchacova, E., Voigt, K., Crous, P. W., Miller, A. N., Wingfield, M. J., Aime, M. C., An, K. D., Bai, F. Y., Barreto, R. W., Begerow, D., Bergeron, M. J., Blackwell, M. Schindel, D. (2012).

Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal DNA barcode marker for Fungi. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *109*(16), 6241–6246. doi: 10.1073/pnas.1117018109

Seibold, S., Bässler, C., Brandl, R., Gossner, M. M., Thorn, S., Ulyshen, M. D., Müller, J. (2015). Experimental studies of dead-wood biodiversity - A review identifying global gaps in knowledge. In Biological Conservation (Vol. 191, pp. 139–149). Elsevier Ltd. doi: 10.1016/j.biocon.2015.06.006

Seibold, S., Weisser, W. W., Ambarlı, D., Gossner, M. M., Mori, A. S., Cadotte, M. W., Hagge, J., Bässler, C., Thorn, S. (2023). Drivers of community assembly change during succession in wood-decomposing beetle communities. *Journal of Animal Ecology*, *92*(5), 965–978. doi: 10.1111/1365-2656.13843

Seidl, R., Turner, M. G. (2022). Post-disturbance reorganization of forest ecosystems in a changing world. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *119*(28). doi: 10.1073/pnas.2202190119

Shirouzu, T., Uno, K., Hosaka, K., Hosoya, T. (2016). Early-diverging wood-decaying fungi detected using three complementary sampling methods. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *98*, 11–20. doi: 10.1016/j.ympev.2016.01.015

Sierota, Z., Starzyk, J. R., Grodzki, W. (2020). Protection of forest and protection of stands - a retrospective look. *Sylwan*, *164*(12), 1011–1026. doi: 10.26202/sylwan.2020114

Sipos, G., Anderson, J. B., Nagy, L. G. (2018). Armillaria. *Current Biology* , 28(7): R297–R298). doi: 10.1016/j.cub.2018.01.026

Sipos, G., Prasanna, A. N., Walter, M. C., O'Connor, E., Bálint, B., Krizsán, K., Kiss, B., Hess, J., Varga, T., Slot, J., Riley, R., Bóka, B., Rigling, D., Barry, K., Lee, J., Mihaltcheva, S., Labutti, K., Lipzen, A., Waldron, R. Nagy, L. G. (2017). Genome expansion and lineage-specific genetic innovations in the forest pathogenic fungi Armillaria. *Nature Ecology and Evolution*, *1*(12), 1931–1941. doi: 10.1038/s41559-017-0347-8

Skelton, J., Jusino, M. A., Carlson, P. S., Smith, K., Banik, M. T., Lindner, D. L., Palmer, J. M., Hulcr, J. (2019a). Relationships among wood-boring beetles, fungi, and the decomposition of forest biomass. *Molecular Ecology*, *28*(22), 4971–4986. doi: 10.1111/mec.15263

Skelton, J., Jusino, M. A., Carlson, P. S., Smith, K., Banik, M. T., Lindner, D. L., Palmer, J. M., Hulcr, J. (2019b). Relationships among wood-boring beetles, fungi, and the decomposition of forest biomass. *Molecular Ecology*, *28*(22), 4971–4986. doi: 10.1111/mec.15263

Skrzecz, I., Perlinska, A. (2018). Current problems and tasks of forest protection in Poland. *Folia Forestalia Polonica, Series A*, *60*(3), 161–172. doi: 10.2478/ffp-2018-0016

Socha, J., Tymińska-Czabańska, L., Zięba, S., Cywicka, D., Hawryło, P. (2020). Regional Height Growth Models for Scots Pine in Poland. *Scientific Reports* 11(10330):1-141–23. doi: 10.1038/s41598-021-89826-9

Song, Z., Kennedy, P. G., Liew, F. J., Schilling, J. S. (2017). Fungal endophytes as priority colonizers initiating wood decomposition. *Functional Ecology*, *31*(2), 407–418. doi: 10.1111/1365-2435.12735

Steenwyk, J. L., Shen, X. X., Lind, A. L., Goldman, G. H., Rokas, A. (2019). A robust phylogenomic time tree for biotechnologically and medically important fungi in the genera Aspergillus and Penicillium. *MBio*, *10*(4). doi: 10.1128/mBio.00925-19

Stempien, E., Goddard, M. L., Wilhelm, K., Tarnus, C., Bertsch, C., Chong, J. (2017). Grapevine Botryosphaeria dieback fungi have specific aggressiveness factor repertory involved in wood decay and stilbene metabolization. *PLoS ONE*, *12*(12). doi: 10.1371/journal.pone.0188766

Stenlid, J., Oliva, J. (2016). Phenotypic interactions between tree hosts and invasive forest pathogens in the light of globalization and climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *371*(1709). doi: 10.1098/rstb.2015.0455

Stierle, A. A., Stierle, D. B. (2015). Bioactive Secondary Metabolites Produced by the Fungal Endophytes of Conifers HHS Public Access. *Nat Prod Commun*, 10(10).

Stursová, M., Snajdr, J., Cajthaml, T., Bárta, J., Santrůčková, H., Baldrian, P. (2014). When the forest dies: The response of forest soil fungi to a bark beetle-induced tree dieback. The ISME Journal, 8, 1920–1931.

Suga, H., Hyakumachi, M. (2004). Genomics of phytopathogenic fusarium. *Applied Mycology and Biotechnology,* 4(C): 161–189). doi: 10.1016/S1874-5334(04)80009-1

Talbot, J. M., Martin, F., Kohler, A., Henrissat, B., Peay, K. G. (2015). Functional guild classification predicts the enzymatic role of fungi in litter and soil biogeochemistry. *Soil Biology and Biochemistry*, *88*, 441–456. doi: 10.1016/j.soilbio.2015.05.006

Tedersoo, L., Kõljalg, U., Hallenberg, N., Larsson, K.-H. (2003). Fine scale distribution of ectomycorrhizal fungi and roots across substrate layers including coarse woody debris in a mixed forest. *New Phytol*, 159(1):153-165. doi: 10.1046/j.0028-646x.2003.00792.x

Thompson, W., Rayner, A. D. M. (1983). Extent, development and function of mycelial cord systems in soil. *Transactions - British Mycological Society*, *81*(2), 333–345. doi: 10.1016/S0007-1536(83)80085-0

Toghueo, R. M. K., & Boyom, F. F. (2020). Endophytic Penicillium species and their agricultural, biotechnological, and pharmaceutical applications. In 3 Biotech (Vol. 10, Issue 3). Springer. doi: 10.1007/s13205-020-2081-1

Tomao, A., Antonio Bonet, J., Castaño, C., de-Miguel, S. (2020). How does forest management affect fungal diversity and community composition? Current knowledge and future perspectives for the conservation of forest fungi. *Forest Ecology and Management* 457. doi: 10.1016/j.foreco.2019.117678

Unterseher, M., Otto, P., Morawetz, W. (2005). Species richness and substrate specificity of lignicolous fungi in the canopy of a temperate, mixed deciduous forest. *Mycological Progress*, *4*(2), 117–132. doi: 10.1007/s11557-006-0115-7

Valentín, L., Rajala, T., Peltoniemi, M., Heinonsalo, J., Pennanen, T., Mäkipää, R. (2014). Loss of diversity in wood-inhabiting fungal communities affects decomposition activity in Norway spruce wood. *Frontiers in Microbiology*, *5*(5). doi: 10.3389/fmicb.2014.00230

Van Der Wal, A, Ottosson, E., & De Boer, W. (2014). Neglected role of fungal community composition in explaining variation in wood decay Running title: Wood decay rate varies with fungal composition. *Ecology* 96(1):140623022223004. doi: 10.1890/14-0242.1

Van der Wal, Annemieke, Geydan, T. D., Kuyper, T. W., De Boer, W. (2013). A thready affair: Linking Fungal diversity and community dynamics to terrestrial decomposition processes. *FEMS Microbiology Reviews*, *37*(4), 477–494. doi: 10.1111/1574-6976.12001

Venäläinen, A., Lehtonen, I., Laapas, M., Ruosteenoja, K., Tikkanen, O. P., Viiri, H., Ikonen, V. P., Peltola, H. (2020a). Climate change induces multiple risks to boreal forests and forestry in Finland: A literature review. *Global Change Biology,* 26(8): 4178–4196. doi: 10.1111/gcb.15183

Venäläinen, A., Lehtonen, I., Laapas, M., Ruosteenoja, K., Tikkanen, O. P., Viiri, H., Ikonen, V. P., Peltola, H. (2020b). Climate change induces multiple risks to boreal forests and forestry in Finland: A literature review. *Global Change Biology*, 26(8): 4178–4196.. doi: 10.1111/gcb.15183

Venice, F., Ghignone, S., Salvioli di Fossalunga, A., Amselem, J., Novero, M., Xianan, X., Sędzielewska Toro, K., Morin, E., Lipzen, A., Grigoriev, I. V., Henrissat, B., Martin, F. M., Bonfante, P. (2020). At the nexus of three kingdoms: the genome of the mycorrhizal fungus Gigaspora margarita provides insights into plant, endobacterial and fungal interactions. *Environmental Microbiology*, *22*(1), 122–141. doi: 10.1111/1462-2920.14827

Venugopal, P., Junninen, K., Linnakoski, R., Edman, M., Kouki, J. (2016). Climate and wood quality have decayer-specific effects on fungal wood decomposition. *Forest Ecology and Management*, *360*, 341–351. doi: 10.1016/j.foreco.2015.10.023

Větrovský, T., Morais, D., Kohout, P., Lepinay, C., Algora, C., Awokunle Hollá, S., Bahnmann, B. D., Bílohnědá, K., Brabcová, V., D'Alò, F., Human, Z. R., Jomura, M., Kolařík, M., Kvasničková, J., Lladó, S., López-Mondéjar, R., Martinović, T., Mašínová, T., Meszárošová, L.,Baldrian, P. (2020). GlobalFungi, a global database of fungal occurrences from high-throughput-sequencing metabarcoding studies. *Scientific Data*, *7*(1), 1–15. doi: 10.1038/s41597-020-0567-7

Vilgalys, R., Sun, B. L. (1994). Assessment of species distributions in Pleurotus based on trapping of airborne basidiospores. *Mycologia*, *86*(2), 270–274. doi: 10.1080/00275514.1994.12026407

Vogel, S., Gossner, M. M., Mergner, U., Müller, J., Thorn, S. (2020). Optimizing enrichment of deadwood for biodiversity by varying sun exposure and tree species: An experimental approach. *Journal of Applied Ecology*, *57*(10), 2075–2085. doi: 10.1111/1365-2664.13648

White, T. J., Bruns, T., Lee, S., Taylor, J. (1990). Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA Genes for phylogenetics. *PCR Protocols* pp. 315–322. doi: 10.1016/b978-0-12-372180-8.50042-1

Whittaker, R. H. (1969). New Concepts of Kingdoms of Organisms. *Science*, *163*, 150–160.

Wu, B., Hussain, M., Zhang, W., Stadler, M., Liu, X., Xiang, M. (2019). Current insights into fungal species diversity and perspective on naming the environmental DNA sequences of fungi. *Mycology*, *10*(3), 127–140. doi: 10.1080/21501203.2019.1614106

Xu, J. et al. (2016). Fungal DNA barcoding - Genome. *Genome*, *59*(August), 913–932.

Yamashita, S., Masuya, H., Abe, S., Masaki, T., Okabe, K. (2015). Relationship between the decomposition process of coarse woody debris and fungal community structure as detected by high-throughput sequencing in a deciduous broad-leaved forest in Japan. *PLoS ONE*, *10*(6). doi: 10.1371/journal.pone.0131510

Yurchenko, E., Wu, S.-H. (2012). New records of Hyphodontia sphaerospora in Taiwan and Vietnam. *Fung. Sci*. 27(1): 9–15

Zanne, A. E., Abarenkov, K., Afkhami, M. E., Aguilar-Trigueros, C. A., Bates, S., Bhatnagar, J. M., Busby, P. E., Christian, N., Cornwell, W. K., Crowther, T. W., Flores-Moreno, H., Floudas, D., Gazis, R., Hibbett, D., Kennedy, P., Lindner, D. L., Maynard, D. S., Milo, A. M., Nilsson, R. H., Treseder, K. K. (2020). Fungal functional ecology: bringing a trait-based approach to plant-associated fungi. *Biological Reviews*, *95*(2), 409–433. doi: 10.1111/brv.12570

Zajączkowski J., Mikułowski M., Zachara T., Gil W., Kopryk W. (2004). Możliwości zwiększenia efektywności zabiegów hodowlanych w kształtowaniu odporności lasu na szkodliwe działanie wiatru i śniegu. IBL, Warszawa

Zhuang, W. Y., Liu, C. Y. (2012). What an rRNA Secondary Structure Tells about Phylogeny of Fungi in Ascomycota with Emphasis on Evolution of Major Types of Ascus. *PLoS ONE*, *7*(10). doi: 10.1371/journal.pone.0047546

Zielonka. (2006). When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement? *Journal of Vegetation Science*, 17(6): 739-746. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02497.x

Ziemblińska, K., Urbaniak, M., Merbold, L., Black, T. A., Jagodziński, A. M., Herbst, M., Qiu, C., Olejnik, J. (2018). The carbon balance of a Scots pine forest following severe windthrow: Comparison of reforestation techniques. *Agricultural and Forest Meteorology*, *260–261*, 216–228. doi: 10.1016/j.agrformet.2018.06.012

Zubizarreta-Gerendiain, A., Pukkala, T., Peltola, H. (2019). Effect of wind damage on the habitat suitability of saproxylic species in a boreal forest landscape. *Journal of Forestry Research*, *30*(3), 879–889. doi: 10.1007/s11676-018-0693-7