

Uniwersytet im. Adama Mickiewicza w Poznaniu Wydział Biologii

Rozprawa doktorska

Anna Durska

Struktura zbiorowisk grzybów ektomykoryzowych w gradiencie środowiskowym

Pod kierunkiem

Prof. ID PAN dr hab. Joanna Mucha

dr hab. Przemysław Kurek

Poznań, 2024



Adam Mickiewicz University Poznań Faculty of Biology

PhD Thesis

Anna Durska

Composition of ectomycorrhizal fungal communities along environmental gradient

Supervised by

Prof. ID PAN dr hab. Joanna Mucha

dr hab. Przemysław Kurek

Poznan, 2024

Pragnę serdecznie podziękować

Pani Profesor Joannie Musze oraz Panu dr. hab. Przemysławowi Kurkowi za podjęcie się trudu sprawowania opieki naukowej nade mną, za cenne uwagi zarówno w trakcie badań jak i przygotowywania niniejszej rozprawy.

Pani dr Karolinie Cerbin za profesjonalizm i pomoc, kiedy jej potrzebowałam – od pierwszego do ostatniego dnia studiów.

Chcę wyrazić wdzięczność za wsparcie pracownikom Instytutu Dendrologii PAN, w szczególności Pani Ludmile Bladosze oraz Róży Walkowiak-Bułaj za cenną pomoc w trakcie wykonywania badań.

Prace wchodzące w skład niniejszej rozprawy doktorskiej były finansowane w ramach projektu "Geograficzne trendy zmienności cech funkcjonalnych sosny zwyczajnej w Europie w kontekście zmian klimatycznych i procesów ekologicznych", projekt Narodowego Centrum Nauki nr 2011/02/A/NZ9/00108 w ramach programu MAESTRO kierowanego przez prof. dr hab. Jacka Oleksyna.

Autor uzyskał środki finansowe na ukończenie rozprawy doktorskiej w ramach projektu "UNIWERSYTET JUTRA – zintegrowany program rozwoju Uniwersytetu im. Adama Mickiewicza w Poznaniu" o nr POWER.03.05.00-00-Z303/17, współfinansowanego ze środków Europejskiego Funduszu Społecznego w ramach Programu Operacyjnego Wiedza Edukacja Rozwój (POWER) oraz subwencji badawczej dla doktorantów Uniwersytetu im. Adama Mickiewicza 4102-000-000-604-506000-BN002021.

Streszczenie

Występowanie roślin w gradiencie środowiskowym jest ograniczone czynnikami abiotycznymi oraz biotycznymi i często zależy od kierunkowych zmian zachodzących w drobnych korzeniach (< 2 mm średnicy) a w szczególności od zmian w obrębie zbiorowisk grzybów mykoryzowych, umożliwiających wzrost roślin w różnych warunkach siedliskowych. Wśród korzeni drobnych możemy rozróżnić dwa funkcjonalne segmenty: 1) korzenie pełniące role strukturalne i transportowe oraz 2) drobne korzenie chłonne, które biorą udział głównie w pozyskiwaniu i wchłanianiu substancji pokarmowych z gleby. Ze względu na zdolność wchłaniania wody i składników odżywczych drobne korzenie chłonne są najbardziej dynamicznym i najważniejszym funkcjonalnie elementem systemu korzeniowego drzew. Natomiast grzyby mykoryzowe stanowią integralną ich część, istotną ze względu na funkcję pozyskiwania składników pokarmowych, w tym azotu i fosforu.

Celem niniejszej pracy była analiza zmienności zbiorowisk grzybów ektomykoryzowych (ECM) zasiedlających drobne korzenie sosny zwyczajnej w gradiencie szerokości geograficznej oraz związanej z tym zmienności warunków klimatycznych i dostępności składników pokarmowych (transekt: Szwecja). Grzyby ECM zidentyfikowano za pomocą sekwencjonowania fragmentu ITS. W dalszej części pracy zbadano zmienność zawartości makroelementów (C, N, P, Mg, K, Ca) oraz mikroelementów (Fe, Na, Zn, Cu, B i Al) w drobnych korzeniach sosny zwyczajnej, pełniących odmienną funkcję: absorpcyjną – pierwszy rząd i transportową – siódmy rząd (transekt: Szwecja, Finlandia i Polska).

Wykazano, że w gradiencie szerokości geograficznej, wraz ze wzrostem odległości od równika, obserwowane bogactwo gatunków ECM nie różniło się istotnie pomiędzy badanymi regionami Szwecji. Wyniki pozwalają na odrzucenie hipotezy o zmniejszeniu bogactwa gatunkowego grzybów ECM wraz z obniżeniem się średniej temperatury rocznej. Ponadto, w gradiencie malejącej średniej rocznej temperatury zaobserwowano zmianę głównego komponentu zbiorowisk grzybów ECM – od rodzaju *Suillus* na południu, do zbiorowisk zdominowanych przez obecność grzybów z rodzaju *Piloderma* na północy. Głównymi czynnikami abiotycznymi, które kształtują zbiorowiska grzybów ECM sosny zwyczajnej w Szwecji są: średnie roczne opady, pH gleby i stężenie żelaza (Fe) w glebie.

Istotnym elementem pracy było określenie zmienności zbiorowisk grzybów ektomykoryzowych zasiedlających korzenie drobne buka zwyczajnego w gradiencie dostępności składników pokarmowych (transekt: Polska). W celu zminimalizowania wpływu warunków klimatycznych na badaną zmienność, do badań wytypowano drzewostan umieszczony na zboczu rynny polodowcowej o 30% nachyleniu. Ukształtowanie terenu na powierzchni badawczej wytworzyło naturalny gradient składników pokarmowych i mineralnych. Zaobserwowano istotną zmienność gatunkową grzybów mykoryzowych oraz zmianę ilości korzeni I rzędu skolonizowanych przez symbionty ECM w gradiencie dostępności składników pokarmowych. Wyniki pracy wskazują, że struktura taksonomiczna grzybów ECM związanych z bukiem jest determinowana przez właściwości fizyko-chemiczne gleby jak wartość pH oraz zasobność w tlenek fosforu (V).

Słowa kluczowe: grzyby ektomykoryzowe; korzenie drobne; zmienność zbiorowisk; gradient klimatyczny

Abstract

The distribution of plants along environmental gradients is constrained by abiotic and biotic factors and often depends on directional changes occurring in fine roots diameter (< 2 mm) in particular on changes within mycorrhizal fungal communities, enabling plant growth in diverse habitats. Fine roots consist of compartments that perform different functions: absorptive fine roots are mainly involved in acquiring and absorbing soil resources, while transporting fine roots play structural and transportation roles. Due to their capacity in the absorption of water and nutrients, they are the most dynamic and functionally most important element of the tree root system. Mycorrhizal fungi are an integral part of the fine roots due to their potential to foraging nutrients, including nitrogen and phosphorus.

The aim of the doctoral dissertation was to determine the variability of diversity and composition of ectomycorrhizal (ECM) fungal communities inhabiting fine roots of Scots pine along the latitude gradient and the related variability of climatic conditions and nutrient availability in Sweden. ECM taxa were identified using internal transcribed spacer (ITS) sequencing from ECM root tips. Further in this study, it has been examined the variability of contents of important biogenic elements (such as macroelements (C, N, P, Mg, K, Ca) and microelements (Fe, Na, Zn, Cu, B, and Al)) in fine roots of Scots pine which perform a different function: absorption (first order) and transport (seventh order). For these purpose samples were collected in an extended transect covering Sweden, Finland and Poland.

Results showed that along the latitude gradient, with increasing distance from the equator, the observed ECM species richness did not substantially change across the research regions. This allows us to reject the hypothesis that a decrease in the average annual temperature would result in a decline in the species richness of the ECM fungi. Additionally, across the MAT gradient, there was a noticeable shift from ECM fungal community dominated by the genus *Suillus* to community where fungi from the genus *Piloderma* predominated. The result indicated that the main abiotic factors that affect and shape the ECM fungal communities of Scots pine across Sweden are the mean annual precipitation, soil pH and soil Fe concentration.

Moreover, the characterization of ECM fungal communities associated with European beech along local nutrient availability gradient was determined. Soil and roots samples were taken from beech forest located on 30% slope formed by glacial erosion in Poland. Slope location impact the spatial distribution of moisture and soil chemical properties, which give the opportunity to investigate the influencing factors of ECM fungi community in reduced impact of climate conditions. The research findings indicated the significant species variability and an alteration in the number of beech first-order roots colonized by ECM symbionts and revealed that soil pH and phosphorus content had the crucial impact on the diversity and composition of root fungal communities of European beech at the tested location.

Key words: ectomycorrhizal fungi; fine roots; distribution; climate gradient

Spis treści

| 1. Wstęp | 1 |
|--|--------|
| 1.1 Znaczenie korzeni drobnych i mykoryzy | 3 |
| 1.2 Zmienność korzeni drobnych w gradiencie środowiskowym | 9 |
| 1.3 Zmienność zbiorowisk grzybów ECM w gradiencie środowiskowym | 12 |
| 1.4 Kształtowanie się zasobności gleby | 14 |
| 1.4.1 Procesy glebotwórcze | 14 |
| 1.4.2 Klimat | 17 |
| 1.4.3 Typ roślinności | 18 |
| 1.4.4 Reżim wodny | 19 |
| 1.4.5 pH | 20 |
| 1.5 Zasobność gleby leśnej w pierwiastki biogenne: węgiel i azot | 20 |
| 1.6 Wpływ ukształtowania terenu na zasobność gleby | 25 |
| 1.7 Warunki klimatyczne i glebowe półwyspu Fennoskandzkiego | 26 |
| 2. Cele pracy i hipotezy badawcze | 29 |
| 3. Materiały i metody | 32 |
| 3.1 Zmienność zawartości pierwiastków w funkcjonalnie różnych korzeniach drol | bnych |
| Pinus sylvestris wzdłuż transektu szerokości geograficznej | 32 |
| 3.1.1 Opis układu eksperymentalnego | 32 |
| 3.1.2 Zbiór materiału i przygotowanie prób korzeni drobnych do analiz | 33 |
| 3.1.3 Analiza cech morfologicznych korzeni | 33 |
| 3.1.4 Analizy zawartości pierwiastków | 34 |
| 3.1.5 Pobieranie i analiza próbek gleby | 34 |
| 3.1.6 Analizy statystyczne | 35 |
| 3.2 Zmienność zbiorowisk grzybów ektomykoryzowych Pinus sylvestris w trans | sekcie |
| szerokości geograficznej - terytorium Szwecji | 35 |
| 3.2.1 Zbiór materiału badawczego i przygotowanie prób korzeni drobnych do analiz | z35 |
| 3.2.2 Izolacja DNA z mykoryz Pinus sylvestris | 36 |
| 3.2.3 Amplifikacja rejonu ITS rDNA w reakcji PCR oraz sekwencjonowanie NGS. | 37 |

| 3.2.4 Analizy bioinformatyczne |
|--|
| 3.2.5 Analizy statystyczne zbiorowisk grzybów ektomykoryzowych |
| 3.3 Zmienność zbiorowisk grzybów ektomykoryzowych Fagus sylvatica w gradiencie |
| zasobności gleby40 |
| 3.3.1 Opis powierzchni badawczej40 |
| 3.3.2 Analizy chemiczne gleby42 |
| 3.2.3 Pobór i przygotowanie prób43 |
| 3.2.4 Analizy cech morfologicznych korzeni drobnych buka pospolitego44 |
| 3.3.5 Analizy zawartości węgla, azotu oraz węglowodanów w korzeniach44 |
| 3.2.6 Jakościowa i ilościowa analiza morfologiczna mykoryz44 |
| 3.3.7 Analiza molekularna i identyfikacja symbiontów mykoryzowych45 |
| 3.3.8 Analizy statystyczne |
| 4. Wyniki |
| 4.1 Zmienność zawartości pierwiastków w funkcjonalnie różnych korzeniach drobnych |
| Pinus sylvestris w zależności od szerokości geograficznej47 |
| 4.1.1 Makroelementy i mikroelementy w glebie i korzeniach I rzędu47 |
| 4.1.2 Makroelementy i mikroelementy w korzeniach chłonnych i transportowych z |
| terytorium Finlandii i Polski w gradiencie średniej rocznej temperatury51 |
| 4.1.3 Cechy morfologiczne korzeni drobnych a zawartość makro i mikroelementów w |
| gradiencie średniej rocznej temperatury51 |
| 4.2 Zmienność zbiorowisk grzybów ektomykoryzowych Pinus sylvestris w zależności od |
| szerokości geograficznej55 |
| 4.2.1 Zbiorowiska grzybów ektomykoryzowych Pinus sylvestris55 |
| 4.2.2 Struktura zbiorowisk grzybów ektomykoryzowych Pinus sylvestris w gradiencie |
| szerokości geograficznej Szwecji - różnorodność α 55 |
| 4.2.3 Struktura zbiorowisk grzybów ektomykoryzowych Pinus sylvestris w gradiencie |
| szerokości geograficznej Szwecji - różnorodność β |
| 4.2.4 SIMPER – analiza procentowego podobieństwa |
| 4.3 Zmienność cech funkcjonalnych korzeni drobnych oraz zbiorowisk grzybów |
| ektomykoryzowych Fagus sylvatica w gradiencie zasobności gleby65 |

| 4.3.1 Analizy chemiczne gleby65 |
|---|
| 4.3.2 Analizy cech morfologicznych korzeni drobnych Fagus sylvatica |
| 4.3.3 Analizy zawartości węgla, azotu oraz węglowodanów w korzeniach67 |
| 4.3.4 Struktura zbiorowisk grzybów ektomykoryzowych buka w gradiencie zasobności |
| gleby – różnorodność α68 |
| 4.3.5 Struktura zbiorowisk grzybów ektomykoryzowych buka w gradiencie zasobności |
| gleby w składniki pokarmowe71 |
| 5. Dyskusja73 |
| 5.1 Zmienność zawartości pierwiastków w funkcjonalnie różnych korzeniach drobnych |
| Pinus sylvestris w zależności od szerokości geograficznej73 |
| 5.2 Zbiorowiska grzybów ektomykoryzowych Pinus sylvestris wzdłuż transektu szerokości |
| geograficznej Szwecji |
| 5.3 Zmienność cech funkcjonalnych korzeni drobnych oraz zbiorowisk grzybów |
| ektomykoryzowych Fagus sylvatica w gradiencie zasobności gleby90 |
| 6. Podsumowanie i wnioski96 |
| 7. Załączniki |
| 8. Bibliografia154 |
| |

Wykaz skrótów:

- CAP kanoniczna analiza głównych współrzędnych (ang. canonical analysis of principal coordinates)
- ECM ektomykoryza (ang. ectomycorrhiza)
- ITS sekwencje wewnętrzne regionów niekodujących (ang. internal transcribed spacer)
- LT₅₀ temperatura przy której przeżywalność wynosi 50% (ang. lethal temperature 50%) [°C]
- MAOC-związany z minerałami węgiel organiczny (ang. mineral-associated organic carbon)
- MAP średnia roczna suma opadów (ang. mean annual precipitation) [mm]
- MAT średnia roczna temperatura (ang. mean annual temperature) [°C]
- MGS średnia liczba dni w sezonie wegetacyjnym (ang. mean growing season length)
- MGT średnia temperatura sezonu wegetacyjnego (ang. mean growing season temperature) [°C]
- MMTR- średni miesięczny zakres temperatur (ang. mean monthly temperature range) [°C]
- OTUs operacyjne jednostki taksonomiczne (ang. operational taxonomic units)
- PCQ opady w najzimniejszym kwartale (ang. precipitation of the coolest quarter) [mm]
- PEW ewapotranspiracja potencjalna gleby (ang. potential evapotranspiration) [mm/d⁻¹]
- POC cząsteczkowy węgiel organiczny (ang. particulate organic carbon)
- PWQ opady w najcieplejszym kwartale (ang. precipitation of the warmest quarter) [mm]
- RTD gęstość tkanki korzeniowej (ang. root tissue density) [g/cm³]
- SLA specyficzna powierzchnia liści (ang. specific leaf area) [cm²/g]
- SOC węgiel organiczny w glebie (ang. soil organic carbon)
- SOM materia organiczna w glebie (ang. soil organic matter)
- SRA specyficzna powierzchnia korzenia (ang. specific root area) $[\rm cm^2 \times g^{-1}]$
- SRL specyficzna długość korzenia (ang. specific root length) $[m \times g^{-1}]$

1. Wstęp

Lasy zajmują powierzchnię ponad 40 milionów km², co stanowi około 30% powierzchni lądowej kuli ziemskiej i czyni je jednym z największych i najważniejszych ekosystemów (FAO, 2010; Keenan i in., 2015). Szacuje się, że około 80% całkowitej biomasy zgromadzone jest w lasach (Kindermann i in., 2008), stanowią one tym samym większy rezerwuar węgla niż atmosfera (Pan i in., 2011). Największą akumulacją biomasy charakteryzują się lasy strefy tropikalnej, jednak znaczenie akumulacji węgla w lasach strefy umiarkowanej i borealnej jest porównywalne (Pan i in., 2013).

Głównym składnikiem ekosystemów leśnych sa drzewa i krzewy, które sa istotna składową ekosystemu - stabilizują jego funkcjonowanie, zapobiegają erozji gleb (Mai i in., 2022) czy łagodzą negatywny wpływ klimatu na środowisko (Salmond i in., 2016). Wiele opracowań dotyczących drzew dotyczy części nadziemnej (Martin-Guay i in., 2019). Znaczenie mniej uwagi poświęcono części podziemnej. System korzeniowy drzew jest złożony, możemy wyróżnić korzenie grube oraz korzenie drobne, które pełnią odmienną rolę w funkcjonowaniu rośliny (McCormack i in., 2015). Główną funkcją korzeni grubych jest utrzymanie drzew w podłożu, transport węglowodanów i składników mineralnych oraz wody między częścią nadziemną drzew a korzeniami drobnymi (Brunner i in., 2015). Korzenie drobne, czyli wszystkie korzenie o średnicy nie przekraczajacej 2 mm odgrywaja ważna role w obiegu wody, składników odżywczych i węgla (C) w ekosystemach lądowych (McCormack i in., 2015) i są odbiorcą około 40% całkowitego wegla związanego podczas fotosyntezy (Jones i in., 2009). Wśród korzeni drobnych możemy rozróżnić dwa funkcjonalne segmenty: transportowy i absorpcyjny (Nikolova i in., 2020). Dodatkowo korzenie drobne wielu drzew, szczególnie ze strefy umiarkowanej i borealnej, są silnie skolonizowane przez grzyby pochodzenia glebowego (Policelli i in., 2020). Grzyby glebowe współżyjące z korzeniami tworzą mykoryzę, która zwykle jest symbiozą mutualistyczną (Read, 1991). Choć najbardziej rozpowszechnionym typem mykoryzy jest mykoryza arbuskularna, to u roślin drzewiastych w chłodnych regionach świata dominuje ektomykoryza (Kilpeläinen i in., 2020), w której strzępki grzyba oplatają korzeń tworząc mufkę, a przenikając pomiędzy komórki kory pierwotnej tworzą tzw. sieć Hartiga (Balestrini i Bonfante, 2014). Ektomykoryzy odgrywają istotną rolę w odżywianiu roślin drzewiastych, są niezbędne do podtrzymania rozwoju i produktywności lasów oraz utrzymania dobrej kondycji drzew w trakcie ich życia (Smith i Read, 2008).

Występowanie roślin wzdłuż gradientów środowiskowych zależy od ich potencjału adaptacyjnego, w którym istotne znaczenie ma dostosowanie zarówno korzeni drobnych jak i ich mykoryzowego partnera do warunków środowiskowych umożliwiając pozyskiwanie zasobów glebowych i wzrost roślin (Freschet i in., 2017; 2021). Lasy strefy umiarkowanej występują na półkuli północnej począwszy od około 25° szerokości geograficznej północnej i wraz ze wzrostem szerokości geograficznej stopniowo przechodzą w lasy borealne (Taggart i Cross, 2009). Wzdłuż gradientu szerokości geograficznej zmieniają się warunki klimatyczne (m.in. temperatura i opady) jak i glebowe, które są czynnikami kształtującymi występowanie drzew (Tikhonova i in., 2017; Maia i in., 2020).

Zmiany klimatu wpływają na wzrost i rozwój roślin. Im dalej na północ tym niższa jest średnia dobowa temperatura powietrza i gleby, zmieniają się warunki wilgotnościowe, co wpływa na dostępność zasobów glebowych (Anderson i Markham, 2021). Temperatura wpływa również na ilościową i jakościową charakterystykę organizmów glebowych, w tym także grzybów ektomykoryzowych (ECM). Wiele badań poświęcono analizie cech anatomicznych i fizjologicznych korzeni, które są związane z przystosowaniem do zmieniających się warunków glebowych i środowiskowych (Zadworny i in. 2017; Suseela i in., 2020; Li i in., 2022) jednak determinanty składu taksonomicznego ECM symbiontów korzeniowych i czynniki wpływające na bioróżnorodność ryzosfery w dużej mierze pozostają nieznane. Skład zbiorowisk grzybów ECM w gradiencie środowiskowym nie jest stały i zależy od interakcji pomiędzy gospodarzem, klimatem i właściwościami fizykochemicznymi gleby (Sugiyama i in., 2021). Czynniki te ulegają dodatkowym modyfikacjom w skali lokalnej m.in. przez topografię czy rodzaj gleby (Littell i in, 2008) oraz globalnej, jeśli uwzględnimy równoległą z szerokością geograficzną zmianę długości sezonu wegetacyjnego (Woodward i in., 2004), która ma zasadniczy wpływ na produktywność lasów. W obliczu zmieniających się warunków klimatycznych poznanie czynników wpływających na zbiorowiska grzybów ECM może być kluczowe dla zrozumienia ich udziału w procesie obiegu składników pokarmowych, stabilizacji materii organicznej w glebie oraz przyszłej kondycji lasów.

1.1 Znaczenie korzeni drobnych i mykoryzy

Dystalna część systemu korzeniowego to tzw. korzenie drobne, ogólnie definiowane jako pula korzeni o średnicy $\leq 2 \text{ mm}$ (Gordon i in., 2000). Ich główną funkcją jest pobieranie wody oraz składników mineralnych z roztworu glebowego, co ma istotne znaczenie dla wzrostu i rozwoju roślin. W zależności od roli pierwiastków zapotrzebowanie na niektóre z nich jest bardzo wysokie - to makroelementy takie jak azot (N), fosfor (P), magnez (Mg) i potas (K), które stanowią składowe białek oraz kwasów nukleinowych. Zapotrzebowanie na tzw. mikroelementy t.j. żelazo (Fe), cynk (Zn), mangan (Mn) i miedź (Cu) jest niższe, często stanowią one niezbędny kofaktor w funkcjonowaniu enzymów i występują w tkankach roślinnych w znacznie niższym stężeniu niż makroelementy (Morgan i Connolly, 2013).



Fig. 1. Zróżnicowanie anatomiczne korzeni drobnych z uwzględnieniem ich umiejscowienia w obrębie korzenia. A) schemat podziału korzeni drobnych na rzędy (rzędy korzeni oznaczone zostały kolejnymi cyframi); B) przekrój poprzeczny korzenia drobnego VII rzędu, pełniącego funkcję transportową; 1 – korek; C) przekrój poprzeczny korzenia drobnego I rzędu, pełniącego funkcję absorpcyjną; – grzybnia tworząca mufkę oraz strzępki sieci Hartiga (SH) wybarwione na niebiesko (skala 50 μm)

Ze względu na pełnioną funkcję korzenie drobne stanowią najbardziej dynamiczny i funkcjonalnie najważniejszy element systemu korzeniowego drzew (Leuschner i Hertel, 2003). Pula korzeni drobnych, może stanowić poniżej 2% biomasy drzew w dojrzałych ekosystemach, pomimo to drzewa inwestują w ich rozwój nawet do 75% węgla związanego w procesie fotosyntezy (Fogel i Hunt, 1983). Uważa się, że wierzchołki korzeni i gęstość rozgałęzień korzeni drobnych odzwierciedlają potencjał absorpcyjny drzewostanów (Eissenstat i in., 2000). Jednak funkcjonalny potencjał systemu korzeniowego nie zależy jedynie od jego biomasy. Specyficzna długość korzenia (SRL), specyficzna powierzchnia korzenia (SRA) i gęstość tkanki korzeniowej (RTD) są ważnymi wskaźnikami morfologicznymi i ważnymi składowymi strategii reagowania roślin na zmiany środowiskowe (Li i in., 2021). Ponadto tkanki korzeni drobnych wykazują zróżnicowane stężenie pierwiastków biogennych, w tym azotu, oraz cech fizjologicznych (zdolność absorpcji wody i minerałów, poziom oddychania czy też czas ich życia) (McCormack i in., 2017). Badania wskazują, iż cechy te zmieniają się w zależności od pory roku, wieku korzeni czy głębokości ich występowania w profilu glebowym (McCormack i in., 2017).

W kontekście badań nad fizjologią korzenia, przełomowe obserwacje, które zapoczątkowały ustanowienie standardu badań prowadzonych nad tym organem zostały dokonane przez zespół pod kierunkiem Kurta Pregitzer'a (1997; 1998; 2002). Wdrożyli oni metodę podziału korzeni drobnych wcześniej zaproponowaną przez Barley (1970), która jest oparta nie na arbitralnie przyjętej granicznej wartości średnicy, a na podziale korzeni drobnych na rzędy. Według przyjętego systemu korzenie wierzchołkowe stanowią I rząd, natomiast połączenia tkanki przewodzącej między korzeniami bocznymi stanowią miejsca od których rzędowość wzrasta (Fig. 1A). Przyjęta metodyka pozwoliła na stwierdzenie, iż nie wszystkie korzenie o średnicy ≤ 2 mm pełnią tą samą rolę i położyła podwaliny pod wyodrębnienie z puli korzeni drobnych frakcji pełniącej funkcje absorpcyjne oraz transportowe (McCormack i in., 2015; Mucha i in., 2020).

Korzenie chłonne charakteryzują się na ogół małą średnicą, dużą specyficzną długością korzeni lub niską gęstością tkanki korzenia, co skutkuje dłuższymi i cieńszymi korzeniami, które mają większą zdolność do pobierania wody i składników mineralnych (Zadworny i in., 2017). Jednak strefa włośnikowa znajduje się jedynie w części wierzchołkowej, więc

efektywność absorpcji jest zależna od liczby wierzchołków systemu korzeniowego (Czerwiński, 1976). Natomiast drobne korzenie transportowe występują wyżej w hierarchii rozgałęzień i pełnią przede wszystkim funkcje strukturalną i transportową (Tabela 1.1), co jest związane z różnicami w budowie anatomicznej (Fig. 1B, C).

| rząd korzeni | korzenie drobne | cecha | funkcja |
|-----------------|--------------------|--|--|
| | absorpcyjne | mała średnica | wysoka zdolność pochłaniania wody i składników pokarmowych |
| | | wysokie SRL | |
| | | niskie RTD | |
| | | obecność komórek włośnikowych | |
| | | wysoki stosunek powierzchni do objętości | |
| | | obecność mykoryzy | |
| | | brak cech rozwoju wtórnego | możliwość wzrostu na długość |
| | | niski stosunek C:N | aktywność metaboliczna |
| | | przyrost wtórny umożliwia zwiększenie średnicy | wysoka sprawność transportowa |
| | | dobrze rozwinięty ksylem | |
| | transportowe | obecność tkanek wtórnych – perydermy | |
| | | postępujący proces korkowacenia (wysycenia ścian komórkowych suberyną) oraz lignifikacji | ochronna |
| | | | wysoki stosunek C:N |

Tabela 1.1. Cechy korzeni drobnych i ich funkcje, opracowane na podstawie: McCormack i in., (2015); Weemstra i in., (2016); Zadworny i in., (2017)

Drobne korzenie absorpcyjne w porównaniu z korzeniami wyższych rzędów zawierają mniej włókien drzewnych a więcej komórek miękiszu kory. Brak cech budowy wtórnej, niski poziom suberynizacji tkanek czy brak perydermy czyni je mniej odpornymi na czynniki wywołujące stres (Li i in., 2021). Ich długość życia w zależności od warunków

środowiskowych (temperatury gleby, wilgotności, dostępności składników odżywczych) i danego gatunku waha się od tygodni do kilku lat (Leuschner i Hertel, 2003; Liese i in., 2019). Rozwój stosowanej w badaniach metodyki ujawnił wcześniej niedostrzegalne różnice w cechach korzeni drobnych w zależności od ich hierarchii, takie jak czas dekompozycji wynikający z odmiennego składu chemicznego tkanek, poziom oddychania, zawartość azotu i minerałów, a warto nadmienić, że są to cechy często uważane za istotne dla obiegu węgla, azotu i wody w przyrodzie (McCormack i in., 2015).

Budowa anatomiczna najbardziej dystalnych korzeni drobnych umożliwia zawiązanie ścisłej interakcji z grzybami ektomykoryzowymi. Grzyby ektomykoryzowe to symbionty, związane z większością drzew leśnych (np. Pinaceae, Betulacea, Fagaceae) strefy borealnej i umiarkowanej (López i in., 2007; Ragonezi i Zavattieri, 2018). Grzyby mykoryzowe swojemu gospodarzowi w zamian za produkty fotosyntezy dostarczają składniki pokarmowe pozyskane z gleby (Smith i Read, 2008). Korzenie pierwszego rzędu są metabolicznie najbardziej aktywnym elementem systemu korzeniowego drzew (Pregitzer i in., 2002). Pomiędzy ściany komórek miękiszu kory pierwotnej wnikają strzępki grzyba ECM, tworzące sieć Hartiga, jednak rzadko sięga ona głębiej niż do pierwszej warstwy komórek kory korzenia (Smith i Read, 2008). Komórki ryzodermy otoczone przez strzepki wykazują jedynie niewielki wzrost objętości. Ogromna powierzchnia zapewniana przez sieć Hartiga jest głównym miejscem wymiany substancji między rośliną a grzybem (Massicotte i in., 1989). W symbiozie ektomykoryzowej, rośliny przekazują co najmniej 30% asymilatów partnerom korzeniowym. Umożliwia to wzrost grzybni w celu pozyskania składników pokarmowych – ekstramatrykalne strzępki grzybów ECM stanowią około 80% biomasy grzybów w borealnych glebach leśnych (Fransson i in., 2007). Strzępki mykoryzowe ze względu na zawartość chityny i melaniny rozkładają się wolniej niż tkanki korzeni drobnych czy ścioła, stanowiąc przez to rezerwuar węgla w glebie (Egerton-Warburton i in., 2013).

Kolonizacja wierzchołków korzeni przez grzyby ECM zmienia ich architekturę. Interakcje hormonalne tłumią wzrost komórek włośnikowych (Johnson i in., 2007), a zmiany stężenia cytokinin skutkują zwiększonym rozgałęzianiem (Dighton, 2009). Wzory rozgałęzień są zróżnicowane, mogą opierać się na prostych rozwidleniach, formach pierzastych i piramidalnych, ponadto strzępki nadają mufce charakterystyczne, zależne od taksonu, kolor i strukturę (Agerer, 1987). Grzyby z rodzaju *Suillus* tworzą formę, w której wiele wierzchołków zostaje otoczone zwartą warstwą strzępek (ang. tuberculate) (Vaishlya i in., 2018).

Zdolność mykoryzy do poprawy pobierania składników pokarmowych i wody przez rośliny żywicielskie polega na możliwości penetracji wiekszej objętości gleby niż posiadają same korzenie (Ostonen i in., 2011). Grzyby ECM eksplorują otaczającą glebę za pomocą grzybni ekstramatrykalnej, a rozmieszczenie i zróżnicowanie tej grzybni można zakwalifikować jako różne typy eksploracji, z których każdy może prezentować odrębną strategię pozyskiwania substancji pokarmowych. Agerer (2001) w zależności od zakresu penetracji gleby zależnej od długości, ilości i hydrofobowości strzepek grzybni ekstramatrykalnej oraz obecności ryzomorfów, wyróżnił pięć typów eksploracji: 1) eksploracja kontaktowa (gładka mufka, niewiele strzępek wychodzących); 2) eksploracja na krótkie odległości (mufka z obszerną otoczką emanujących strzepek, brak ryzomorf); 3) eksploracja na średnie odległości (mykoryza z ryzomorfami); 4) eksploracja na duże odległości (obecność długich ryzomorf) oraz 5) eksploracja typowa dla Gomphidiaceae. Grzyby ECM reprezentujące różne typy eksploracji znacznie różnią się zdolnością pobierania składników odżywczych. Na przykład większość gatunków reprezentujących typ eksploracji na duże odległości specjalizuje się w pozyskiwaniu azotu ze źródeł organicznych (Tedersoo i Smith, 2013). Natomiast gatunki o typie eksploracji na krótkie odległości są często wykrywane w glebie mineralnej. Uważa się, że są one bardziej odporne na zaburzenia środowiska ze względu na łatwość regeneracji zredukowanego systemu grzybni ekstramatrykalnej (Tedersoo i Smith, 2013). Obecność na końcówkach korzeni Pinus taeda mykoryz Pisolithus tinctorius (typ 4) zwiększa 47-krotnie powierzchnię absorpcyjną korzenia i znacznie zwiększa zdolność przechwytywania fosforu; Cenococcum geophilium (typ 2) zwiększa powierzchnie absorpcji 28-krotnie, ale nie wykazano jego wpływu na pobieranie fosforu (Rousseau i in., 1994).

Grzybnia mykoryzowa może penetrować pory i szczeliny w skałach i minerałach oraz wzdłuż płaszczyzn krystalicznych w skałach piaskowca, kalcytu i dolomitu. Grzyby ECM uwalniają składniki mineralne poprzez wietrzenie minerałów wydzielając kwasy organiczne, takie jak kwas cytrynowy lub kwas szczawiowy (Egerton-Warburton i in., 2013). Na

przykład *Rhizopogon* z apatytu i biotytu uwalnia fosfor i potas (Wallander i in., 2002), podczas gdy *Piloderma* pozyskuje potas i magnez z biotytu, mikroklinu i chlorytu (Głowa i in., 2003).

Zarówno azot jak i fosfor sa niezbędnymi składnikami pokarmowymi dla roślin, ale ekosystemy ladowe często cierpia na ich niedobór (Näsholm i in., 2013). Symbionty usprawniają wchłanianie makro- i mikroelementów zmieniając długość swych strzępek, modyfikując morfologię wierzchołków korzeni oraz wydzielając do roztworu glebowego enzymy rozkładające kompleksy w których związane są azot i fosfor (Chen i in., 2021). Grzyby ECM przyczyniają się do 80% całkowitego poboru tych pierwiastków przez rośliny (van der Heijden i in., 2015; Becquer i in., 2018). Azot jest dostepny w glebie w postaci organicznej, takiej jak peptydy i wolne aminokwasy pochodzące z rozkładającej się materii organicznej oraz w formie mineralnej (Dechorgnat i in., 2011; Swify i in., 2023). Niektóre grzyby pozyskują głównie azot organiczny (Boletus, Amanita, Cortinarius), podczas gdy inne celuja w azot nieorganiczny (Pisolithus, Laccaria) (Egerton-Warburton i in., 2013). Preferowaną przez grzyby ECM nieorganiczną formą azotu jest jon amonowy NH4⁺ (Plassard i in., 2000; Becquer i in., 2018). Pomimo iż stężenie azotu w glebie wielokrotnie przekracza zapotrzebowanie roślin, tylko niewielka jego część jest dla nich dostępna, ponieważ jest on związany w glebie w postaci materii organicznej (ang. soil organic matter, SOM) w formie opornej na szybki rozkład mikrobiologiczny lub utrwalony przez mineralne cząstki gleby i glinę (Chalot i in., 1998). Nawet 95% azotu obecnego w glebie leśnej może występować w formie organicznej (Stams i in., 1990). Zdolność grzybów ECM do enzymatycznej mobilizacji azotu z SOM może mieć duży wpływ na cykl krażenia tego pierwiastka w środowisku (Leake, 1996).

Obecność symbiontów korzeniowych bezpośrednio oddziałuje również na morfologię korzeni. Sun i in. (2010) wykazali (bez rozróżniania morfotypów), że obecność mufki wokół wierzchołków korzeni *Larix gmelinii* skutkowała 19% wzrostem średnicy oraz ograniczyła zdolność wzrostu na długość o 25% w porównaniu do korzeni I rzędu bez mykoryz. Różne grzyby ECM w różny sposób modyfikują cechy korzeni. W doświadczeniu przeprowadzonym przez Makita i in. (2012), w którym siewki *Quercus serrata* były zaszczepione jednym z czterech wybranych gatunków grzybów ECM (*Pisolithus tinctorius*,

Scleroderma citrinum, Laccaria amethystea i Astraeus hygrometricus) wykazano iż inokulacja siewek szczepami S. citrinum i L. amethystea spowodowała znaczący wzrost specyficznej długości korzenia (60 m × g⁻¹ i 56 m × g⁻¹) w porównaniu do kontroli (48 m × g⁻¹). Natomiast średnica korzeni zaszczepionych S. citrinum była istotnie statystycznie mniejsza w porównaniu do kontroli. Niska wartość współczynnika powierzchni liści (SLA cm²/g) i wysoki SRL w sadzonkach z S. citrinum i L. amethystea odzwierciedlały wysoką zdolność symbiontów ECM do absorpcji zasobów (Makita i in., 2012).

Pula korzeni chłonnych jest zaangażowana w pozyskiwanie i pobieranie zasobów glebowych, w tym mikro- i makroelementów oraz wody. W uproszczeniu woda wnika do komórki włośnikowej korzenia na drodze transportu biernego (osmozy) – wspomaganej przepływem masowym, który jest wynikiem siły ssącej liści i parcia korzeni (Czerwiński, 1976). Natomiast jony soli mineralnych w celu przekroczenia ściany komórkowej ulegają adsorpcji elektrostatycznej, w przypadku której za każdy pobrany kation komórka uwalnia kation wodorowy (H⁺), a za pobrany anion – anion wodorowęglanowy (HCO₃⁻) (Czerwiński, 1976). Niska temperatura gleby wpływa na pobieranie składników pokarmowych bezpośrednio poprzez zmianę morfologii korzeni i tempo absorpcji (Bravo i Uribe, 1981). Pośrednie efekty warunków termicznych obejmują wpływ na tempo rozkładu i mineralizację składników pokarmowych oraz procesy wietrzenia (Pregitzer i King, 2005), hamując tym samym uwalnianie i pobieranie minerałów. Ponadto niska temperatura wpływa na tempo procesu dyfuzji oraz parametry fizyczne wody; zwiększa jej gęstość i lepkość, co zmniejsza tempo pobierania i transport w obrębie rośliny (usgs.gov).

1.2 Zmienność korzeni drobnych w gradiencie środowiskowym

Korzenie drobne pełnią swoją funkcję głównie w górnych warstwach gleby, bogatych w substancje humusowe i mineralne pochodzące z rozkładającej się ścioły. W górnej 20 - 30 cm warstwie gleby znajduje się ponad 70% korzeni drobnych (Børja i in., 2008; Gaul i in., 2008). Można je znaleźć kilka milimetrów pod wierzchnią warstwą gleby (Perry, 1982), a nawet pomiędzy elementami materii organicznej zalegającej na dnie lasu (Pregitzer, 2002). Właściwości umożliwiające absorpcję składników odżywczych posiadają jedynie korzenie zachowujące pierwotną budowę (Czerwiński, 1976). Komórki korzenia różnicują się w trakcie wzrostu, starzejąc się tracą swoje początkowe właściwości na rzecz pełnienia funkcji

transportowych. Wytwarzają ksylem wtórny, ściany komórkowe są wysycane suberyną oraz ligniną, a powierzchnia pokrywa się perydermą. Z tego względu najbardziej dystalne wierzchołki korzeni są podatne na przemarzanie (Ambroise i in., 2020). Ryyppö i in. (2008) wskazali, że temperatura, w której następuje śmierć połowy korzeni drobnych (LT_{50} – ang. lethal temperature) *P. sylvestris* wynosi -4,5°C, natomiast korzenie zdrewniałe wykazują mrozoodporność do -9,1°C.

Krótki okres wegetacyjny i niska dostępność składników pokarmowych w warunkach strefy borealnej powoduje wzmożoną inwestycję asymilatów w biomasę korzeni drobnych. W lasach borealnych wartość ta przekracza 33% produkcji pierwotnej netto, a roczna produkcja drobnych korzeni może wynosić od 31 do 66% (Ding i in., 2019) całkowitej rocznej produkcji lasów (szacowana średnia globalna 33%) (McCormack i in., 2015). Zadworny i in. (2016) wykazali, że populacje *P. sylvestris* rosnące w klimacie zimnym wytworzyły korzenie cechujące się większą zdolnością absorpcyjną - utrzymywały większy odsetek korzeni chłonnych, w porównaniu do populacji wzrastających w łagodniejszym klimacie. W przytoczonych badaniach różnica pomiędzy udziałem biomasy korzeni chłonnych w puli korzeni drobnych pomiędzy stanowiskami o średniej rocznej temperaturze > 8°C (ang. mean annual temperature, MAT), a najbardziej wysuniętymi na północ Szwecji (MAT < 0°C) wynosiła 27%. Co więcej właściwość ta jest cechą adaptacyjną do niskiej dostępności zasobów, ponieważ cechy te wykazywały również osobniki potomne przeniesione do cieplejszej strefy klimatycznej.

W iglastych lasach strefy północnej sezonowe zmiany temperatury kontrolują aktywność enzymów biorących udział między innymi w procesie fotosyntezy, a przez to produktywność drzew (Kramer i in., 2000). Jednak niewiele badań koncentruje się na tym, jak temperatura gleby wpływa na jakość tkanek korzenia i który czynnik ma wiodący wpływ na zmienność społeczności symbiotycznych grzybów zasiedlających korzenie.

Zwiększona powierzchnia chłonna korzeni jest niezbędna aby zrekompensować ograniczenia procesu pobierania i transportu substancji odżywczych w środowisku cechującym się niską temperaturą (Linder i Flowerellis, 1992). W transekcie szerokości geograficznej w Szwecji korzenie *P. sylvestris* wraz ze spadkiem MAT wytwarzają korzenie drobne o większej średnicy, mniejszej SRL i mniejszej gęstości (Zadworny i in., 2016).

Autorzy przytoczonej pracy zaobserwowali również, iż wraz ze spadkiem MAT stężenie związków fenolowych w korzeniach drobnych spada. Jest to oczekiwany fakt związany ze zmniejszającą się aktywnością patogenów oraz organizmów żerujących na korzeniach wraz ze wzrostem szerokości geograficznej (Witzel i Martin, 2008; Moles i in., 2011). Natomiast drobne korzenie pełniące funkcje transportowe w badanym transekcie, charakteryzowały się zwiększoną liczbą warstw korka w porównaniu do korzeni z cieplejszych stanowisk. Wskazuje to na wykorzystanie zwiększonej alokacji asymilatów do korzeni, która ma miejsce w strefie borealnej w celu zwiększenia ich trwałości w niesprzyjających warunkach zimnego klimatu (Zadworny i in., 2016).

Panujący w Polsce umiarkowany klimat (wg. klasyfikacji Köppen-Geiger Polska leży w strefie klimatycznej Dfb – klimat wilgotny kontynentalny z łagodnym latem (Kuchcik, 2015)) cechuje się znacznymi różnicami w średnich kwartalnych temperaturach i opadach (Błażejczyk, 2006), które powodują wyraźne zmiany w cyklach wegetacyjnych drzew liściastych. Ich najwyraźniejszym przejawem jest zrzucanie liści na zimę. Pod powierzchnią obserwujemy natomiast sezonowe zmiany w poziomie oddychania gleby z charakterystycznym dla lasów strefy umiarkowanej wzrostem w miesiącach letnich, gdy wysokie temperatury stymulują wzrost i tempo metabolizmu zarówno drzew jak i drobnoustrojów (Zhang i in., 2022a).

W Polsce dominującym gatunkiem lasotwórczym jest sosna zwyczajna, obejmująca 58% powierzchni polskich lasów (Czyżyk, 2021). Gatunek ten współdzieli przestrzeń drzewostanów ze zwiększającym się na przestrzeni lat (po 1945 roku) udziałem gatunków liściastych takich jak dęby, buki, olchy i brzozy (lasy.gov.pl). Buk zwyczajny (*Fagus sylvatica*) występuje w centralnej Europie, jego zasięg osiąga 60°30' szerokości geograficznej północnej, natomiast wschodnia granica zasięgu przebiega w Polsce. Przypuszczalnymi czynnikami ograniczającymi jego występowanie są temperatury panujące w najzimniejszym kwartale roku oraz wilgotność powietrza. W północnej części kraju buczyny położone są w rejonach ukształtowanych przez lądolód – na morenach i ich przedpolach (Białobok, 1990).

W lasach bukowych czynniki klimatyczne, takie jak powtarzające się susze lub wzrost średniej temperatury gleby, stymulują produkcję biomasy korzeni drobnych. W suchych i ubogich w składniki pokarmowe stanowiskach korzenie drobne charakteryzuja się wyższa biomasą niż w wilgotnych i żyznych drzewostanach (Likulunga i in., 2022). Metaanaliza wyników badań prowadzonych w lasach strefy umiarkowanej wykazała istotnie większą średnią biomasę korzeni drobnych (o zdefiniowanej przez autorów średnicy poniżej 3 mm) wśród gatunków drzew liściastych w porównaniu do gatunków iglastych. Drzewa liściaste takie jak dąb i buk reagują znacznym wzrostem biomasy korzeni drobnych również w odpowiedzi na spadek średniej rocznej temperatury powietrza, natomiast biomasa korzeni Pinus sylvestris oraz Picea abies w badanym zakresie nie ujawnia związku z temperaturą (Leuschner i Hertel, 2003). Jednakże, zarówno korzenie drobne buka jak i sosny nie wykazuja negatywnej reakcji na zakwaszenie gleby (Vogt i in., 1996). Biomasa korzeni drobnych tych gatunków znacznie wzrasta wraz ze spadkiem pH, a lasy iglaste strefy umiarkowanej, występujące na glebach bielicowych, charakteryzują się jednym z najwyższych współczynników biomasy korzeni drobnych. Obfite występowanie korzeni drobnych tych gatunków wraz z ich symbiontami mykoryzowymi w warstwie organicznej gleby umożliwia bukom i sosnom uniknięcie niekorzystnych warunków panujących w warstwie mineralnej gleby (Vogt i in., 1996).

Struktura korzeni drobnych buka jest również zależna od zasobów fosforu w glebie. Na stanowiskach ubogich w fosfor, obserwowano wysoką biomasę korzeni drobnych i liczne ektomykoryzy reprezentujące symbiozę z taksonami wydajnymi w pozyskiwaniu tego pierwiastka w warstwie organicznej gleby (*Hyaloscyphacae*, *Cenococcum geophilum*) (Clausing i Polle, 2020). Natomiast w glebie zasobnej w fosfor zaobserwowano symbionty wydajne w pozyskiwaniu fosforu w mineralnej warstwie gleby. Na tych stanowiskach obficie występowały grzyby należące do *Basidiomycota (Russulales* i *Boletales*) (Clausing i Polle, 2020).

1.3 Zmienność zbiorowisk grzybów ECM w gradiencie środowiskowym

Grzyby ektomykoryzowe są bardzo zróżnicowane filogenetycznie. Na świecie zidentyfikowano ponad 2000 gatunków, należących głównie do gromad podstawczaki *Basidiomycota* i workowce *Ascomycota* (Chilekampalli i Ramu, 2013). Szacuje się, że wśród przedstawicieli tych gromad cechy umożliwiające symbiozę ewoluowały niezależnie od siebie co najmniej 80 razy (Tedersoo i Smith, 2013). Dowody bazujące na analizach 12

molekularnych sugerują, że większość gatunków pochodzi od grzybów saprotroficznych a tylko niektóre wywodzą się z endofitów roślinnych (Lewis, 2016). Gatunki z rodzaju *Cortinarius* zachowały zdolność do zewnątrzkomórkowego wydzielania peroksydazy manganowej zdolnej do degradacji substratów fenolowych i niefenolowych (Bödeker i in., 2014). Natomiast *Paxillus involutus* do pozyskiwaniu azotu wykorzystuje izoenzymy utleniające polifenole (Timonen i in., 1998).

Niezależne pochodzenie ewolucyjne w połączeniu z unikalnymi adaptacjami fizjologicznymi w odpowiedzi na czynniki środowiskowe i koewolucją z roślinami żywicielskimi, zaowocowało wysokim stopniem zróżnicowania niszowego i specjalizacji oraz dużą różnorodnością gatunkową wśród grzybów ECM (Lewis, 2016). Na rozmieszczenie geograficzne grzybów ECM wpływa zakres występowania partnerów roślinnych (Bahram i in., 2012), wiek lasu (dynamika sukcesji) oraz szeroki zakres czynników abiotycznych, w tym cechy gleby takie jak, stężenie azotu i fosforu (Lewis, 2016). Pomimo ścisłego związku z gospodarzem symbiozy, poszczególne gatunki ECM mają własne preferencje środowiskowe (Allen, 1995), co prowadzi do ich nierównomiernego występowania.

Wysoka różnorodność gatunkowa grzybów ECM obserwowana na dużych szerokościach geograficznych stoi w opozycji do ogólnego równoleżnikowego gradientu różnorodności (Hillebrand, 2004). Obserwacje prowadzą do wniosku, że jest ona odwrotnie proporcjonalna do bogactwa gatunkowego flory i może być powiązana z warunkami klimatycznymi (Tedersoo i in., 2009). Różnorodność zbiorowisk grzybów związanych z glebą jest wysoce skorelowana ze zmiennymi klimatycznymi jak średnia roczna suma opadów (ang. mean annual precipitation, MAP) (Tedersoo i in., 2014) i temperatura (Větrovský i in., 2019). W przytoczonych badaniach zmienne związane ze środowiskiem glebowym (np. pH, zawartość substancji organicznych, gęstość gleby) również wykazywały istotny wpływ na różnorodność grzybów, jednak w mniejszym stopniu niż czynniki związane z klimatem.

Badania oparte na obserwacjach owocników ujawniły szeroki zakres tolerancji temperaturowej grzybów w Europie. Jedynie 5% ujętych w analizie gatunków była związana wyłącznie ze środowiskiem o MAT < 5°C, a 4% z klimatem kontynentalnym (Bässler i in.,

2022). Korelacja między cechami takimi jak wielkość (Bässler i in., 2021) i kolor owocnika (Krah i in., 2019), a warunkami termicznymi to kolejny dowód wskazujący na istotność wpływu warunków klimatycznych na skład zbiorowisk grzybów. Również Andrew i in. (2018) podają, iż średnia temperatura i jej zmienność są głównymi czynnikami wpływającymi na różnorodność grzybów wielkoowocnikowych znajdowanych w Europie Środkowej i Północnej. Bässler i in. (2022) wskazują, że bogactwo gatunkowe zmniejszało się wraz z ekstremalnymi średnimi temperaturami powietrza (dodatnimi lub ujemnymi) i rosło wraz ze zwiększonym sezonowym zróżnicowaniem panujących temperatur. Zarówno zbiorowiska grzybów saprotroficznych jak i ektomykoryzowych były skorelowane z MAT, jednak najwyższe wartości korelacji dotyczyły wskaźników związanych z warunkami termicznymi w najzimniejszych miesiącach roku (Bässler i in., 2022). Ponadto wykazano, iż występowanie owocników ECM koreluje z zawartością węgla organicznego w glebie (ang. soil organic carbon, SOC), natomiast saprotroficznych z depozycją azotu (Andrew in., 2018). Na przykładzie prób pobranych z terytorium Wielkiej Brytanii i Niemiec Cox i in. (2010) wykazali, że gradient depozycji azotu może wpływać na zbiorowiska grzybów ECM zasiedlających korzenie *Pinus sylvestris* na dużych obszarach. Zakłada się też, że w globalnej skali to czynniki klimatyczne i geograficzne kształtują strukturę symbiontów (Lilleskov i Parrent, 2007).

1.4 Kształtowanie się zasobności gleby

1.4.1 Procesy glebotwórcze

Borealne lasy iglaste występują w północnej części Europy, Azji i Ameryki Północnej. Pokrywają 14 milionów km² czyli 32% powierzchni lasów Ziemi, stanowiąc najbardziej rozległy biom lądowy na świecie (Burton i in., 2003). Na przeważającej powierzchni biomu borealnego formy terenu zarówno przedczwartorzędowe, jak i czwartorzędowe rozwinęły się na mieszance skał magmowych i metamorficznych pochodzących z prekambru (Lucas i St-Onge, 1998). Większość tego obszaru doświadczyła wielu zlodowaceń o charakterze kontynentalnym podczas czwartorzędu (Batchelor i in., 2019), co wyjaśnia występowanie geologicznie młodych materiałów macierzystych.

Zlodowacenia, deglacjacja i postglacjał to wydarzenia, które ukształtowały rozwój ekosystemów i krajobraz większości regionów borealnych. W wyniku tych procesów duże

obszary Alaski i Syberii zostały pokryte lessem uformowanym w wydmy przez wiatr. Płytkie jeziora powstałe w okresie holoceńskiej deglacjacji, wraz z niskimi temperaturami i niewielkim parowaniem, przyczyniły się do powstania dużych połaci torfowisk w Ameryce Północnej i Eurazji. Natomiast w północnej Szwecji i Norwegii w wyniku abrazji glacjalnej został odsłonięty geologicznie starszy materiał, dodatkowo ukształtowany w koryta i kary (Turetsky i in., 2005). Warstwa uprawna gleby (< 30 cm) w większości uległa erozji, wobec tego gleby na tym obszarze są relatywnie młode, na półwyspie skandynawskim mają ok. 9000 - 14000 lat (Spohn i Stendahl, 2022), są płytkie, piaszczyste i ubogie w składniki pokarmowe.

Główne czynniki glebotwórcze mające wpływ na kształtowanie się gleby to rodzaj skały macierzystej, klimat, wpływ organizmów żywych oraz ukształtowanie terenu (Gelybó i in., 2018). Klimat, jako jeden z głównych czynników determinujących formowanie się gleby wpływa na ten proces dwojako. Bezpośredni efekt może być wyrażony poprzez działanie takich czynników jak temperatura, opady oraz natężenie promieniowania słonecznego. Pośrednie działanie obserwujemy poprzez wpływ klimatu na rodzaj występującej bioty i ich wzajemne oddziaływanie ze środowiskiem (Artaxo i in., 2022).

Współdziałanie temperatury oraz wilgotności ma wpływ na procesy wietrzenia, akumulację oraz wymywanie związków mineralnych, właściwości chemiczne gleby (jak pojemność wymiany kationów), erozja wodna, tempo i rodzaj rozkładu materii organicznej i jej skład chemiczny, typ wegetacji oraz funkcjonowanie fauny i flory (Weaver, 1990; Li i in., 2022). Zintegrowany efekt klimatu oraz powiązanych czynników hydrologicznych i wegetacyjnych znajduje swoje odzwierciedlenie w bilansie wodnym oraz wilgotności gleby. Klimat warunkując ilość wody dostępnej dla roślin wpływa na produktywność ekosystemu, co przekłada się na zasobność gleby w składniki organiczne, zawartość rozpuszczalnych soli, stężenie i rozkład składników biogennych i węgla organicznego w profilu gleby (Token i in., 2022).

Bielicowanie jest najczęściej występującym procesem glebotwórczym na terenie krajów skandynawskich (Kotoaro i Mannerkoski, 1994), prowadzi do powstania gleb o specyficznym składzie chemicznym uwarunkowanym przez stosunek żelaza do glinu (Fe/Al). Gleby bielicowe obejmują około 4,8 miliona km² i występują we wszystkich

wilgotnych regionach świata, są jednak przede wszystkim skoncentrowane w strefie borealnej (IUSS, 2015). Bielicowanie zachodzi poprzez wytwarzanie rozpuszczalnych kwasów organicznych w procesie rozkładu materii organicznej (ścioły). Wymywanie tych związków z roztworu glebowego prowadzi do rozkładu minerałów pierwotnych i tworzeniu kompleksów organicznych z jonami glinu i żelaza zwanych chelatami. Następnie chelaty przemieszczają się głębiej, z poziomu eluwialnego/wymywania i osadzają się w poziomie iluwialnym, nadając mu charakterystyczną rdzawą barwę (Wilk, 1965). Intensywność procesu bielicowania warunkowana jest odczynem przesączu, który jest zależny od rodzaju ścioły. Niższe pH intensyfikuje proces bielicowania (Mocek, 2015).

Również rejony leżące obecnie w strefie klimatu umiarkowanego chłodnego (w tym duże obszary Polski), zostały uformowane pod wpływem działania lodowców (Goździk, 1987). Niejednorodność osadów glacjalnych i peryglacjalnych w połączeniu z warunkami klimatu umiarkowanego chłodnego kształtowały procesy glebotwórcze. W tej strefie znaczenie mają długie i mroźne zimy, podczas których gleby są zamarznięte i pokryte śniegiem. Na obszarach, na których słabo przepuszczalne materiały takie jak gliny zwałowe, zatrzymują w okresie wiosennych wody roztopowe tworzą się warunki redukujące (Spaargaren i Deckers, 2005). Powoduje to zakwaszenie i wymywanie żelaza z powierzchniowych poziomów gleby. Podobny mechanizm ma miejsce również na bardziej przepuszczalnych materiałach, gdy stagnacja wody jest spowodowana zamarznięciem podłoża (Kabała i in., 2012).

W północnej części terytorium Polski występują głównie gleby bielicowe, płowe oraz brunatne (Mocek, 2015). Poziomem diagnostycznym gleb brunatnych jest poziom brunatnienia – mineralno-organiczne kompleksy pochodzące z procesów wietrzenia skał oraz z produktów rozkładu ścioły tworzą otoczki wokół mineralnych ziaren gleby, nadając im brunatną barwę (Uggla i Uggla, 1979). Gleby brunatne kształtują się pod wpływem lasów liściastych i mieszanych. Intensywny obieg pierwiastków o charakterze zasadowym (wapń i magnez), charakterystyczny dla ścioły drzew liściastych, zapobiega procesowi wymywania, wskutek czego w profilu nie obserwujemy poziomów wymywania i wmywania (Borowiec, 1961). Procesy te przekładają się na stosunkowo wysoką żyzność tego typu gleby.

1.4.2 Klimat

W wilgotnym i chłodnym klimacie nagromadzenie wolno rozkładającej się ścioły z drzew iglastych, obecność wysoce przepuszczalnych, bogatych w kwarc materiałów macierzystych oraz wielkość opadów atmosferycznych sprzyjają bielicowaniu. Wypłukiwanie rozpuszczalnych kompleksów do głębiej położonych warstw gleby często pozostawia szary, podobny do popiołu poziom, pozbawiony pierwotnych krzemianów (Sanborn i in., 2011). Natomiast akumulacja związków glinu, żelaza i próchnicy w poziomie iluwialnym skutkuje wzbogaceniem tego poziomu, wskutek czego uzyskuje on charakterystyczną rdzawą barwę (Mocek, 2015).

W zależności od natężenia czynników glebotwórczych można zaobserwować związany z klimatem równoleżnikowy gradient bielicowania. Na przykładzie Kanady wyróżniamy następujące typy gleb (Thiffaul, 2019):

- gleba brunatna kwaśna; występuje na południu strefy borealnej. Tworzy się na skale macierzystej o odczynie kwaśnym i jest pozbawiona bogatej w substancje organiczne warstwy mineralnej. Poziom wymywania tworzy wyraźny kontrast pomiędzy sąsiednimi warstwami. Proces bielicowania (choć widoczny) nie jest wystarczająco silny, aby glebę zakwalifikować jako bielicową, ponieważ poziom iluwialny jest niewystarczająco wzbogacony w tlenki żelaza i glinu (Canadian Society of Soil Science, 2020);
- bielica próchniczno-żelazista; występuje na piaszczystych osadach lodowcowych lub rzecznych. W obszarach w których MAP przekracza 700 mm. Ma brązowe, żywe kolory, a poziom bielicowy zawiera od 0,5% do 5% węgla organicznego;
- bielica żelazisto-próchniczna; charakteryzuje się ciemno-czerwonym zabarwieniem poziomu wymywania z wysoką zawartością węgla organicznego i znaczną ilością ekstrahowalnego w kwaśnym roztworze szczawianowym żelaza i glinu; wraz z głębokością jego barwa staje się jaśniejsza. Występuje ona typowo w bardziej wilgotnej części rejonu gleb bielicowych w lasach z podszyciem z wrzosów lub mchów;
- gleba bielicowa orsztynowa; cechuje się występowaniem w poziomie wymywania scementowanej, ciemno-brunatnej warstwy orsztynu. Powstaje ona na skutek intensywnego i długotrwałego procesu bielicowania. Poziom orsztynowy jest bardzo twardy, stanowi mechaniczną barierę dla wody i utrudnia lub uniemożliwia rozwój korzeni. Ze względu na

wysokie stężenie glinu i manganu wykazuje toksyczne działanie na drzewa (Uggla i Uggla, 1979).

1.4.3 Typ roślinności

Silne powiązanie pomiędzy dominującym typem roślinności a klimatem sprawia, że rozdzielenie wpływu tych czynników na formowanie się gleby nie jest łatwe. Roślinność drzewiasta występująca w strefie borealnej odznacza się niewielką różnorodnością i jest zdominowana przez taksony odporne na zimno. W strefie borealnej występują takie rodzaje drzew iglastych jak sosna (*Pinus*), świerk (*Picea*), jodła (*Abies*), modrzew (*Larix*) oraz drzewa liściaste z rodzajów takich jak brzoza (*Betula*), osika (*Populus*), olcha (*Alnus*) i wierzba (*Salix*). W warstwie runa występują głównie borówki (*Vaccinium*), bażyna (*Empetrum*), wrzos (*Calluna*) oraz inne odporne na przemarzanie rodzaje roślin (Safford i Vallejo, 2019).

Obserwujemy zmiany w typie roślinności lasów borealnych zgodnie ze strefami południkowymi. Z południa na północ gęste lasy iglaste przechodzą w lasotundrę, gdzie dominujące w Europie gatunki takie jak sosna zwyczajna (*Pinus sylvestris*) oraz brzoza omszona (*Betula pubescens*) rosną pojedynczo lub w niewielkich skupiskach. Z powodu trudnych warunków atmosferycznych mają krzaczasty pokrój i ustępują bezdrzewnej tundrze (Wtorow i Drozdow, 1981). Ruszając w przeciwną stronę transektu, na południe, stosunek drzew iglastych do liściastych stopniowo ulega zmniejszeniu.

Żyzność gleb leśnych zależy m.in. od tempa rozkładu ścioły leśnej. Silny wpływ na jakość i grubość ścioły ma również szerokość geograficzna. Wzdłuż transektu szerokości geograficznej, wraz z rosnącą szerokością geograficzną północną tempo rozkładu jest wolniejsze i prowadzi do gromadzenia się grubej warstwy ścioły, a odczyn próchnicy spada. Dominujące gatunki drzew w strefie borealnej północnej Europy, świerk pospolity (*Picea abies*) i sosna zwyczajna (*Pinus sylvestris*), jak również gatunki roślin wrzosowatych runa tworzą powoli rozkładającą się ściołę o wysokiej zawartości ligniny i związków fenolowych, a niskiej azotu. Dowiedziono, że stanowiska o wyższym udziale gatunków iglastych w północnym Ontario (Kanada) charakteryzowały się wyższymi stężeniami węglowodanów rozpuszczalnych w wodzie i kwasów fenolowych w warstwie organicznej gleby bielicowej (Evans, 1982). Roczny opad ścioły, różni się w zależności od gatunku, n.p. dla sosny

zwyczajnej wynosi 3,9 t ha⁻¹ rok⁻¹; świerka pospolitego 3,7 – 3,8 t ha⁻¹ rok⁻¹, daglezji zielonej 3,4 t ha⁻¹ rok⁻¹, buka zwyczajnego 3,5 t ha⁻¹ rok⁻¹, a brzozy 2,2 t ha⁻¹ rok⁻¹ (Augusto i in., 2002).

Scioła jest rezerwuarem składników pokarmowych dla roślin i mikroorganizmów. Czynniki regulujące dekompozycję i uwalnianie składników odżywczych ze ścioły warunkują dostępność składników pokarmowych i produktywność ekosystemu (Nilsson i in., 1999). W wilgotnym i chłodnym klimacie nagromadzenie wolno rozkładającej się ścioły prowadzi do powstawania próchnicy typu mor (Schlesinger, 1997).

1.4.4 Reżim wodny

Reżim wodny jest ważnym wyznacznikiem tempa bielicowania. Schaetzl i Isard (1996) zbadali glebę wzdłuż 300 km transektu wytyczonego przez północną część stanu Wisconsin oraz Michigan (USA). Transekt obejmował obszary, w których gleby bielicowe nie były obecne do terenów, w których zajmowały do 40% badanych powierzchni. Obserwacje wykazały silny wpływ klimatu na formowanie się charakterystycznej dla bielic warstwy iluwialnej na obszarach cechujących się:

 głęboką pokrywą śnieżną i wysokimi opadami w marcu i kwietniu, które przekładały się na wysoki współczynnik przesączania wody;

- średnią temperaturą gleby w III kwartale roku poniżej 17°C;

 ograniczonym przemarzaniem gleby spowodowanym obecnością głębokiej warstwy śniegu o działaniu izolacyjnym.

Na przykładzie Kanady, horyzont iluwialny na stanowiskach bardziej wilgotnych, oprócz tlenków metali, jest wzbogacony w materię organiczną. Natomiast tereny wilgotne charakteryzują się wysoką zawartością węgla organicznego w stosunku do żelaza. W klimacie suchym lub na dużej wysokości częściej występują gleby brunatne kwaśne, ze względu na ograniczoną skąpymi opadami infiltrację wody do głębszych warstw gleby (Sanborn i in., 2011). Natomiast wpływ średniej rocznej sumy opadów na wysycenie gleby wulkanicznej kationami zasadowymi został zbadany przez Chadwick (2003). W swoich badaniach określił on, iż w miejscach gdzie średnia roczna suma opadów jest mniejsza niż 1400 mm, gleby mają odczyn zbliżony do neutralnego oraz wysoką efektywną zdolność do

wymiany kationów. Obszary w których MAP przekracza podaną wartość, gleby tracą właściwości buforujące i charakteryzują się obniżonym pH.

1.4.5 pH

Odczyn gleby jest warunkowany głównie przez rodzaj skały macierzystej, tempo wietrzenia, rodzaj wegetacji oraz klimat. Piaszczyste osady polodowcowe ze względu na swój skład mineralogiczny mają zazwyczaj niskie pH (Canadian Society of Soil Science, 2020). Dodatkowo, odczyn górnej warstwy gleby jest zakwaszany przez organiczne produkty rozkładu ścioły drzew iglastych. Zwiększenie kwasowości gleby wpływa na jej skład chemiczny. Promuje proces intensywnego wietrzenia chemicznego, mobilizuje potencjalnie toksyczne jony metali ciężkich oraz wymywanie kationów zasadowych (Ca²⁺, Mg²⁺, K⁺, Na⁺) do głębszych warstw (Kelly i in., 1998). Obecność jonów zasadowych odgrywa ważną rolę w formowaniu struktury gleby (agregaty glebowe) i w konsekwencji kształtuje jej pojemność wodną. Bardzo zakwaszone gleby cechują się wysokim stężeniem jonów H⁺ oraz Al³⁺. Natomiast w glebach o odczynie neutralnym dominują jony Ca²⁺ oraz Mg²⁺. Wysoka zawartość jonów Ca²⁺ sprzyja wytworzeniu gruzełkowatej struktury gleby, która dobrze wchłania i magazynuje wodę (Gelybó i in., 2018).

1.5 Zasobność gleby leśnej w pierwiastki biogenne: węgiel i azot

Dekompozycja ścioły jest jednym z najważniejszych procesów w ekosystemie leśnym, stanowi największe naturalne źródło węgla i składników pokarmowych dla dna lasu oraz energii i materii organicznej dostępnej dla destruentów (Akselsson i in., 2005). Ilość węgla organicznego (SOC) magazynowanego w glebach leśnych zależy m.in. od składu gatunkowego lasu, zawartości węgla w liściach i korzeniach roślinności oraz jego proporcji z innymi pierwiastkami, odczynu pH, rodzaju skały macierzystej i warunków klimatycznych (De Vos i in., 2015; Gartzia-Bengoetxea, 2020).

Lasy strefy borealnej odgrywają ważną rolę w globalnym obiegu węgla. Wykazują wysoką sekwestrację węgla organicznego w glebie ze względu na dużą biomasę drzewną, rozległe korzenie i obfitą ściołę, przy jednoczesnym niskim wskaźniku mineralizacji węgla organicznego, która jest stosunkowo powolna ze względu na słaby drenaż i niskie temperatury (Han i in., 2021). Glebowa materia organiczna (ang. soil organic matter, SOM)

może ulec mineralizacji lub ulec przekształceniu w procesie humifikacji (Gałka i Łabaz, 2014).

Wyróżniamy trzy mechanizmy stabilizacji SOM w glebie:

- stabilizacja chemiczna; związanie SOC z cząsteczkami mułu lub gliny i utworzenie organiczno-mineralnego kompleksu. Wskazuje na wpływ tekstury gleby na zawartość węgla związanego z minerałami (Six i in., 2002);
- ochrona fizyczna; formowanie się mikroagregatów, czyli złożonych struktur mniejszych niż 250 μm, składających się z różnych materiałów mineralnych i organicznych (Totsche i in., 2018), które chronią SOM poprzez utworzenie fizycznej bariery między drobnoustrojami i ich enzymami oraz ograniczają dostępność tlenu;
- stabilizacja biochemiczna; występowanie SOM w postaci związków opornych na rozkład takich jak lignina i polifenole.

Węgiel organiczny jest często dzielony na dwa typy (Panchal i in., 2022): cząsteczkowy węgiel organiczny (ang. particulate organic carbon, POC), wrażliwy na rozkład mikrobiologiczny; oraz związany z minerałami węgiel organiczny (ang. mineralassociated organic carbon, MAOC) o wyższej trwałości.

Substancje humusowe stanowią od 50% do ponad 80% stabilnej części organicznej węgla związanego w glebie. Silnie wpływają na stężenie w roztworze glebowym niektórych składników pokarmowych niezbędnych dla prawidłowego funkcjonowania roślin. Zwiększają rozpuszczalność fosforu, żelaza i miedzi zwiększając dostępność tych mikroelementów dla roślin. Natomiast przez swoją zdolność do silnego wiązania metali ciężkich (Pb, Cd, Zn, Hg) czynią je niedostępnymi dla korzeni. Poprzez zdolność do wiązania glinu mogą zmniejszyć jego toksyczny wpływ na rośliny, co jest szczególnie istotne w glebach kwaśnych o wartości pH poniżej 5, ponieważ kwaśny odczyn roztworu glebowego promuje występowanie monomerycznych form glinu (Gerke, 2022).

Istnieje związek pomiędzy czynnikami klimatycznymi, a ilością węgla zmagazynowanego w glebie. De Vries i in. (2009) posługując się analizą regresji rozpatrywali relację pomiędzy udziałem SOC w glebie leśnej europejskich lasów, a czynnikami środowiskowymi. Stwierdzili dodatnią korelację pomiędzy MAP (p < 0,01) oraz negatywny związek pomiędzy lokalizacją geograficzną, wysokością MAT i pH gleby a

wielkością SOC. Natomiast Vesterdal i in. (2013) i De Vos i in. (2015) wskazali na dominujący wpływ rodzaju ścioły (mor, moder, mull), składu gatunkowego lasu oraz typu gleby na pulę SOC zmagazynowaną w warstwie organicznej gleby oraz czynniki takie jak typ gleby, ekoregion i MAP jako determinanty wielkości SOC w glebie mineralnej.

Baritz i in. (2010) wykorzystali dane pochodzące z inwentaryzacji gleb w trakcie trwania projektu EU/ICP Forest Level I w celu oszacowania zawartości węgla w glebach leśnych w Europie. Z dostępnych danych wiemy, iż zasoby węgla w warstwie organicznej gleby bielicowej wynoszą średnio 15 t/ha (względną zawartość szacuje się na > 30%) i pozostają pod wpływem czynników klimatycznych. Odnotowano wyraźny wzrost zawartości węgla w warstwie organicznej oraz mineralnej pomiędzy północną Europą (klimat subborealny i borealny), a obszarami pod wpływem klimatu umiarkowanego, typu oceanicznego i suboceanicznego. W Szwecji oraz Finlandii, dominują gleby bielicowe (ubogie w próchnicę). Na północy w strefie subborealnej zawartość węgla szacuje się na < 2% (inne obszary o tak niskim stężeniu C znajdują się na terytorium Polski). Natomiast w strefie borealnej wartość ta mieści się w zakresie 2-5%. Autorzy opracowania łączą tę obserwację ze zwiększającą się w tym transekcie produktywnością lasu i wynikającą z niej zwiększoną podażą ścioły.

Akselsson i in. (2005), posługując się metodą opisaną przez Berg i in. (2001), oszacowali poziom rocznej sekwestracji węgla w warstwie organicznej gleby w Szwecji na poziomie $4,8 \times 10^6$ t w skali kraju. Wskazują, iż na obszarze najbardziej wysuniętym na południe oraz zachodnim wybrzeżu zawartość węgla przekracza 300 kg ha⁻¹ rok⁻¹, w środkowej Szwecji wynosi pomiędzy 150 a 200 kg ha⁻¹ rok⁻¹. Wartość ta spada wraz ze wzrostem szerokości geograficznej do 100 kg ha⁻¹ rok⁻¹ w strefie subborealnej i 40 kg ha⁻¹ rok⁻¹ za kołem podbiegunowym.

Wysoki wskaźnik sekwestracji można zaobserwować w najbardziej wysuniętym na południe regionie Szwecji, gdzie lasy bukowe i dębowe stanowią znaczną część obszaru zalesionego. Ponieważ stosunek ścioły z drzew liściastych do próchnicy wynosi 0,36, przekładając się na zawartość węgla w warstwie organicznej gleby na południu Szwecji rzędu 400 kg ha⁻¹ rok⁻¹. W przypadku ścioły świerkowej, sosnowej lub brzozowej stosunek ten wynosi 0,22.

Średnia zawartość węgla w glebie leśnej (w tym w glebie mineralnej do głębokości jednego metra), według The Swedish Forest Inventory na rok 2000 wynosi 80 ton ha⁻¹ i wzrosła od ostatniego zlodowacenia (Oritz i in., 2013). Około 80% obecnie zmagazynowanego węgla znajduje się w glebie mineralnej, a wartość jest wyższa na południu w porównaniu z północą Szwecji. Źródłem węgla w glebie mineralnej jest ścioła korzeniowa oraz rozpuszczalny węgiel organiczny pochodzący z SOM, który został wymyty wraz z wodą opadową i wytrącił się w warstwie gleby mineralnej. Wyraźny gradient sekwestracji węgla w Szwecji (najwyższy poziom przypada na południowy zachód, a najniższy jest na północy) wynika z gradientu ilości i jakości ścioły (Akselsson i in., 2005).

Podobną prawidłowość zanotowano na terytorium Finlandii, gdzie również stwierdzono gradient akumulacji węgla w glebie leśnej wraz ze zwiększającą się szerokością geograficzną. Liski i Westman (1997) zbadali, iż na południu Finlandii zawartość węgla w glebie (do metra głębokości) w lasach zdominowanych przez *Picea abies* jest o 57% większa niż na północy kraju. Natomiast w lasach gdzie dominującym gatunkiem jest *Pinus sylvestris* różnica ta wynosiła 28%. Lindroos i in. (2022) dowiedli, iż poziom SOC w lasach sosnowych wykazuje istotną statystycznie ujemną korelację z szerokością geograficzną, wobec czego zasoby węgla organicznego w glebie są większe na południu kraju.

Uważa się, że produktywność lasów borealnych jest limitowana przez dostępność azotu. Wynika to z szeregu obserwacji potwierdzających zwiększoną produktywność tych ekosystemów w odpowiedzi na podaż nawozów zawierających azot (Lupi i in., 2013). Główne źródła azotu w formie dostępnej dla roślin lądowych powstają w procesie wiązania azotu atmosferycznego przez bakterie diazotroficzne (np. cyjanobakterie związane z mchami i porostami), natomiast jego rezerwuarem jest gleba. W naturalnych lasach Szwecji zawartość azotu w próchnicy jest od 3 do 24 razy większa niż w roślinności (Jackson i in., 2008). Natomiast możliwymi przyczynami niedoboru azotu mogą być wymywanie dobrze rozpuszczalnych w wodzie azotanów, ulatnianie oraz proces denitryfikacji. Azot może być również unieruchomiony w biomasie mikroorganizmów i SOM, w związkach opornych na rozkład, na przykład zawierających ligninę, polifenole czy jony żelaza. Może też ulegać adsorpcji ze związkami ilastymi obecnymi w glebie.

Oprócz wiązania azotu przez bakterie i rozkład materii organicznej, azot dociera do ekosystemów na skutek depozycji azotanów NO_3^- i jonów amonowych NH_4^+ pochodzenia antropogenicznego, pochodzących głównie ze spalania paliw kopalnych (Song i in., 2021). Wzrost podaży azotu w ekosystemie z jednej strony stymuluje produktywność lasów borealnych i strefy umiarkowanej (de Vries i in., 2009), przekładając się na zwiększenie sekwestracji węgla w glebie (Magnani i in., 2007). Natomiast mokra depozycja azotu wiązana jest ze zjawiskiem kwaśnych deszczy i zwiększonym wypłukiwaniem kationów zasadowych spowodowanym przez niskie pH opadu. Wzbogacenie żyzności środowiska prowadzi do zmian funkcjonowania i składu gatunkowego ekosystemów (Clark i in., 2013). Na półwyspie Fennoskandzkim występuje silny geograficzny gradient depozycji związków azotu (Sponseller i in., 2016), wartości te mieszczą się w zakresie od 17 na południu do < 2,5 kg ha⁻¹ rok⁻¹ azotu na północy półwyspu (Karlsson i in., 2022). Głównym źródłem depozycji NO_X w Szwecji jest emisja pochodząca z morza Bałtyckiego i Północnego oraz z Wielkiej Brytanii, Niemiec i Polski. Azot w formie NH_x pochodzi głównie ze Szwecji, Danii, Niemiec i Polski (Klein i in., 2020).

Jednak Spohn i Stendahl (2022) wskazują, iż poziom depozycji azotu tłumaczy tylko niewielki procent jego zawartości w warstwie organicznej gleby (korelacja pomiędzy zawartością azotu w glebie a logarytmem depozycji azotu: R²= 0,23), a obserwowany gradient zasobności azotu w glebach leśnych w Europie Północnej (w strefie umiarkowanej i borealnej) pokrywa się ze wzrostem MAT (Callesen i in, 2007). Wiadomo również, że metabolizm drobnoustrojów w glebie jest kontrolowany przez dostępność substratów, temperaturę gleby oraz potencjał matrycowy gleby (Zak i in., 1999). Tempo mineralizacji materii organicznej znajdującej się w glebie (węgla lub azotu) to reakcja pierwszego rzędu. Jej poziom może być szacowany na podstawie dwóch wartości: wielkości puli substratów oraz relacji stałej z temperaturą (Zak i in., 1999). Wyższe temperatury skutkują zwiększoną mineralizacją azotu, jeśli potencjał wody w glebie nie ogranicza aktywności mikrobiologicznej (Pregitzer i in., 2000). Dane wskazują, że różny poziom zasobności gleb leśnych strefy borealnej w azot jest związany z zależnością pomiędzy temperaturą, a aktywnością mikroorganizmów (Spohn i Stendahl, 2022).
1.6 Wpływ ukształtowania terenu na zasobność gleby

Ukształtowanie terenu jest jednym z najważniejszych czynników abiotycznych, które w skali lokalnej kontrolują procesy formowania się gleby (Singh, 2018). Kąt nachylenia zbocza wpływa na przepływ wody opadowej oraz determinuje przemieszczanie się cząsteczek gleby, warunkując stopień translokacji materiałów powierzchniowych w dół zbocza w wyniku erozji i sedymentacji (Tsui i in., 2004). Przemieszczanie się podłoża w dół powoduje spłycenie gleby w górnej warstwie stoku i jej akumulację u podnóża (Liu i in., 2019). W związku z tym niektóre właściwości gleby, takie jak wysokość solum (część gleby ponad skałą macierzystą), grubość poszczególnych poziomów diagnostycznych, skład granulometryczny istotnie zależą od pozycji na stoku (Khormali i in., 2007).

Pozycja na stoku wpływa na skład chemiczny podłoża. Wyniki badań wskazują na zachodzący proces wypłukiwania i akumulacji składników pokarmowych u podnóża zbocza, który tworzy gradient zasobności gleby wraz z położeniem na stoku. Zhang i in. (2021), badając zasobność gleby leśnej pozbawionej okrywy roślinnej w klimacie umiarkowanym kontynentalnym, wykazali gradient zawartości azotu, fosforu, jonów NH₄⁺ i SOC. Stężenie azotu i fosforu w glebie było niższe na górze stoku, podczas gdy zawartość SOC i NH₄⁺ była wyższa u jego podstawy. Podobny trend został zaobserwowany przez badaczy w Tajlandii na powierzchni pokrytej lasem deszczowym. Tsui i in. (2004) wykazali, że stężenie SOC, azotu, potasu, żelaza i sodu w górnej warstwie gleby (15 cm) było wyższe u szczytu zbocza. Natomiast zawartość fosforu, wapnia, magnezu i manganu oraz wartość pH były wyższe u podnóża. Nahidan i in. (2014) wykazali ponadto zależną od pozycji na stoku aktywność mikroorganizmów, wyrażoną jako biomasa drobnoustrojów oraz aktywność enzymów biorących udział w cyklach azotu.

Topografia warunkuje również ekspozycję stoku. Na półkuli północnej stoki o ekspozycji południowej nazywamy dosłonecznymi. Cechują się one wyższą temperaturą i niższą wilgotnością w stosunku do stoku przeciwsłonecznego, a dysproporcje w dostępności promieniowania słonecznego są szacowane na 50% (Geiger i in, 1995). Aspekt nachylenia wpływa więc na florę oraz zgrupowanie mikroorganizmów przez zmianę czynników środowiskowych, wilgotności i temperatury gleby.

1.7 Warunki klimatyczne i glebowe półwyspu Fennoskandzkiego

Finlandia leży w borealnej strefie ekoklimatycznej w klimacie Dfc z wilgotną i mroźną zimą. Występują tu wszystkie cztery podstrefy borealne (Henttonen i in., 2019), tj. północna, środkowa i południowa, a najbardziej wysunięta na północ krawędź kraju leży w strefie hemiborealnej. Jej klimat ze względu na wpływ morza jest łagodniejszy niż na większości kontynentalnych obszarów pomiędzy 60° i 70° szerokości geograficznej (Alaska, Syberia) (Solantie, 2006). Chociaż w Finlandii panuje korzystniejszy klimat, niż wynikałoby to z jej położenia, w jej północnych częściach, wiele gatunków roślin osiąga granicę występowania, a lasy przechodzą w bezdrzewną tundrę (Tikkanen, 2006).

Istnieją duże różnice w średnich rocznych temperaturach w Finlandii. Najcieplejszym obszarem jest południowo-zachodnia Finlandia, gdzie średnia roczna wynosi około 5°C, a najzimniejsze są rozległe połacie północnej Laponii, z MAT -1 – -4°C. Oznacza to maksymalną różnicę średnich rocznych temperatur rzędu nawet 9°C. Najcieplejszym miesiącem w roku jest lipiec, kiedy średnie temperatury w południowej części Finlandii zwykle wynoszą około 16 – 18°C. Najzimniejszymi miesiącami w roku są styczeń i luty, w tym czasie na południu temperatury utrzymują się na poziomie około -5°C, natomiast na obszarach śródlądowych północnej Finlandii mogą wynosić poniżej -15°C. Tymczasem minimalne temperatury w śródlądowych dystryktach Laponii mogą spaść poniżej -50°C (Tikkanen, 2006).

W Finlandii najdłuższy sezon wegetacyjny (czas którego średnia dobowa temperatura utrzymuje się na poziomie $\geq 5^{\circ}$ C) występuje na południowo-zachodnim wybrzeżu, gdzie może trwać do 180 dni. Długość ta maleje w kierunku północnym, gdzie zwykle nie przekracza 100-120 dni (worldclim.org). Okres wegetacji rozpoczyna się na początku maja na południu Finlandii, ale dopiero na początku czerwca na północy. Podobnie kończy się: w południowej Finlandii w połowie października i w północnej części kraju we wrześniu.

Roczne opady w Finlandii są niskie, a różnice pomiędzy regionami kraju są niewielkie, wartości wahają się od 700 mm w południowej i wschodniej Finlandii do 500 mm w Laponii. Ponadto 50% rocznych opadów w północnej Finlandii i 30-40% w południowej jest w postaci opadu śniegu. Średnia grubość pokrywy śnieżnej 15 marca wzrasta z południa na północ od 18 do 78 cm (Solantie, 2006). Zalegający na powierzchni gruntu śnieg jest dobrym

materiałem izolacyjnym, który będzie miał znaczny wpływ na temperaturę gleby i może chronić przed jej zamarzaniem. Na obszarach z grubą pokrywą śnieżną głębokość zamrożonej warstwy gruntu wynosi do około 20 cm, na wybrzeżach Morza Bałtyckiego, gdzie spada mniej śniegu dochodzi do 40 - 50 cm. Największa penetracja mrozu w głąb ziemi występuje w obrębie Laponii, gdzie ogólnie może sięgać 1,5 m i ponad 2 m w miejscach niechronionych przez śnieg (Tikkanen, 2006).

W Finlandii występują tylko trzy taksony drzew iglastych: *Pinus sylvestris*, *Picea abies ssp. abies* (południowa Finlandia) i *Picea abies ssp. obovata* (północna Finlandia). Sosna pierwotnie była gatunkiem dominujący na siedliskach bardziej suchych i wykształconych na ubogich glebach mineralnych, natomiast świerk preferował bardziej żyzne, mezotroficzne siedliska. Strefa borealna to strefa wegetacyjna lasów iglastych, jednak występują tu również gatunki drzew liściastych takie jak *Betula pubescens* (Lindholm i Heikkilä, 2006).

Klimat Szwecji jest opisywany jako subarktyczny na północy (strefa 4a -34,4°C do -31,7°C), wilgotny kontynentalny (strefa 5a -28,9°C do -26,1°C) w centrum. Natomiast południe kraju (strefa 7a -17,8°C do -15°C), znajduje się pod wpływem ciepłego Prądu Zatokowego (Palter, 2015), w klimacie morskim. Na podstawie klasyfikacji klimatycznej Koppen-Geiger Szwecję można również podzielić na dwie strefy: Dfc (klimat kontynentalny borealny) na północy, gdzie sezon wegetacyjny trwa około 114 dni i Dfb (klimat kontynentalny z ciepłym latem) na południu, z 202 dniami z warunkami odpowiednimi dla wegetacji. Inną charakterystyczną zmienną ekologiczną jest długotrwała pokrywa śnieżna występująca w północnych częściach Szwecji (Dietz i in. 2012) w strefie klimatycznej Dfc (visibleearth.nasa.gov). Głębokość śniegu reguluje temperaturę gleby, zapewniając ochronę przed wysychaniem i mrozem (Johansson i in. 2013). Zakres średniej rocznej temperatury pomiędzy przeciwległymi krańcami Szwecji może sięgać nawet 9°C, a średnich rocznych opadów do 323 mm (worldclim.org).

Podczas gdy topografia Norwegii wynika głównie z intensywnej erozji lodowcowej, w Szwecji i Finlandii wpływ depozycji osadów glacjalnych jest najważniejszym czynnikiem odpowiedzialnym za powstawanie form krajobrazowych i zasobność gleby. Typowymi cechami fińskiego krajobrazu są liczne jeziora i wyspy o raczej płaskiej topografii. W Szwecji krajobraz jest bardziej zmienny, z wysokimi górami na zachodzie i nizinami na południu i wschodzie. Ze względu na dużą szerokość geograficzną topografia alpejska i roślinność zaczynają się na znacznie niższych wysokościach (na ok. 800 m n.p.m. na południu i ok. 300 m n.p.m. na północy) niż w Europie kontynentalnej. W Skandynawii większość gleb rozwinęła się z gruzu lodowcowego ostatnich zlodowaceń oraz osadów morskich i polodowcowych. Finlandia i Szwecja mają pokrywę glebową o niższej miąższości w porównaniu z resztą Europy. W środkowej Szwecji i południowej części Finlandii powszechne są ciężkie iły lodowcowe lub polodowcowe. W północno-wschodniej Skandynawii dominują torfowiska (Ladenberger i in., 2013).

2. Cele pracy i hipotezy badawcze

Celem pracy była analiza zbiorowisk grzybów ektomykoryzowych oraz korzeni drobnych w gradiencie środowiskowym w kontekście przystosowania do warunków klimatycznych i zasobności gleby. Poszerzenie wiedzy o aklimatyzacji korzeni drzew i ich partnerów mykoryzowych do warunków środowiska ma szczególnie istotne znaczenie w dobie obserwowanych szybkich zmian klimatycznych.

Cele szczegółowe:

- I. określenie zmienności zawartości pierwiastków w korzeniach drobnych *Pinus sylvestris* w zależności od ich funkcji w połączeniu z ich charakterystyką morfologiczną;
- II. określenie zmienności zbiorowisk grzybów ECM zasiedlających korzenie drobne sosny zwyczajnej w transekcie szerokości geograficznej;
- III. określenie zmienności zbiorowisk grzybów ECM towarzyszących korzeniom buka zwyczajnego w gradiencie zasobności gleby.

Przeprowadzone badania służyły weryfikacji następujących hipotez i założeń badawczych:

Hipoteza I

W gradiencie szerokości geograficznej zawartość pierwiastków biogennych w korzeniach chłonnych *P. sylvestris* (L.) oraz ich parametry morfologiczne ulegają zmianie. Obserwowane trendy będą spójne w populacjach *P. sylvestris* z terytorium Szwecji oraz Finlandii.

Rośliny w odpowiedzi na zmieniające się warunki środowiskowe dostosowują się do zmian modyfikując swoje cechy funkcjonalne: cechy morfologiczne oraz charakterystykę fizjologiczną (Zhang i Li, 2019).

Zadanie 1: Pomiar zawartości makro- i mikroelementów w funkcjonalnie różnych rzędach korzeni drobnych *Pinus sylvestris* (L.) w transekcie na terenie Szwecji, Finlandii i Polski. Zmierzone będzie stężenie istotnych pierwiastków: makroelementów (C, N, P, Mg, K i Ca) i mikroelementów (Fe, Na, Zn, Cu i B) oraz Al w korzeniach drobnych I rzędu, pełniących funkcję absorpcyjną oraz VII rzędu, transportowych. Zawartość pierwiastków skorelowana zostanie z cechami morfologicznymi korzeni oraz chemizmem gleby.

Hipoteza II

Skład zbiorowisk ECM oraz bogactwo gatunkowe grzybów ektomykoryzowych zasiedlających korzenie *Pinus sylvestris* (L.) ulega zmianie w gradiencie szerokości geograficznej wraz z obniżaniem się średniej rocznej temperatury powietrza. Tendencja ta obejmuje zarówno rodzaje tworzące owocniki typu agarikoidalnego, jak i taksony reprezentujące inne typy budowy owocników.

Analiza danych występowania owocników grzybów wielkoowocnikowych, zarówno ektomykoryzowych jak i saprotroficznych, pozwoliła na stwierdzenie, że średnia i zmienność temperatury są głównymi czynnikami wpływającymi na różnorodność zbiorowisk grzybów (Andrew i in., 2018). Ponadto Bässler (2022) wskazał na spadek bogactwa gatunkowego, oszacowanego na podstawie obserwacji występowania owocników, wraz ze spadkiem MAT poniżej 4°C. Jednak, trzeba mieć na uwadze, iż metaanalizy danych występowania owocników grzybów, często zebrane w projektach przyrodniczych opartych o obserwacje terenowe, obarczone są ryzykiem blędnego oszacowania rzeczywistej bioróżnorodności gatunkowej grzybów. Niektóre gatunki grzybów ECM tworzą owocniki odbiegające od budowy typowej dla wielkoowocnikowych grzybów podstawkowych, w której można wyróżnić trzon i osadzony na nim kapelusz, przez co ich występowanie jest rzadziej odnotowywane.

Zadanie 2: Określenie zmienności zbiorowisk grzybów ektomykoryzowych, zasiedlających korzenie drobne sosny zwyczajnej wzdłuż gradientu szerokości geograficznej na terenie Szwecji, a także związanej z nim zmienności warunków klimatycznych oraz dostępności składników pokarmowych. Struktura zbiorowisk grzybów ECM sosny zwyczajnej i wskazanie kluczowych taksonów zostaną określone za pomocą sekwencjonowania NGS. Założono, że wytyczony transekt o długości 1320 km pozwolił na uchwycenie zmienności środowiskowej skorelowanej z szerokością geograficzną.

Hipoteza III

Warunki glebowe modyfikowane przez ukształtowanie terenu determinją skład zbiorowisk grzybów ektomykoryzowych zasiedlających korzenie *Fagus sylvatica*.

Porównanie różnorodności zbiorowisk grzybów związanych ze środowiskiem gleby w trzech drzewostanach zdominowanych przez Fagus sylvatica, ujawniło różnice w zbiorowiskach grzybów glebowych związane z właściwościami fizyko-chemicznymi gleby oraz roślinnością podszytu (Wubet i in., 2012). Założono selekcyjny wpływ właściwości gleby na zbiorowiska symbiontów korzeniowych buka.

Zadanie 3: Określenie zmienności zbiorowisk grzybów ektomykoryzowych zasiedlających korzenie drobne buka zwyczajnego w gradiencie dostępności składników pokarmowych. W celu zminimalizowania wpływu warunków klimatycznych na badaną zmienność, do badań wytypowano drzewostan umieszczony na zboczu rynny polodowcowej. Transekty wytyczone wzdłuż zbocza o 30% stopniu nachylenia pozwolą na uchwycenie gradientu zasobności gleby oraz jej wilgotności w skali lokalnej. Identyfikacja symbiontów korzeniowych określona zostanie metodą sekwencjonowania Sangera.

3. Materialy i metody

3.1 Zmienność zawartości pierwiastków w funkcjonalnie różnych korzeniach drobnych *Pinus sylvestris* wzdłuż transektu szerokości geograficznej

3.1.1 Opis układu eksperymentalnego

W badaniach wykorzystano 30 stanowisk badawczych wytyczonych wzdłuż gradientu szerokości geograficznej, położonych pomiędzy 51,29°N a 69,63°N (Fig. 2). Stanowiska badawcze zlokalizowane w Szwecji (16), w Finlandii (8) i w Polsce (6), różniły się warunkami klimatycznymi, które zostały przedstawione w Tabeli 3.1.1 (załączniki). Dane klimatyczne zostały pobrane z bazy WorldClim (worldclim.org). Zakres średniej rocznej temperatury powietrza wytypowanych stanowisk mieścił się w przedziale od -1,96°C do 9,00°C, natomiast średnia liczba dni w sezonie wegetacyjnym (ang. mean growing season length, MGS), oszacowana na podstawie liczby dni ze średnią temperaturą powyżej 5°C mieściła się z zakresie 114 do 235 dni.



Fig. 2. Lokalizacja stanowisk badawczych na terenie Szwecji, Finlandii i Polski. W nawiasach umieszczonowartości MAT (oznaczone dodatkowo za pomocą gradientu barw)32

3.1.2 Zbiór materiału i przygotowanie prób korzeni drobnych do analiz

Korzenie *Pinus sylvestris* pobierano z drzew, których wiek na podstawie pomiarów dendrochronologicznych został określony na około 100 lat. Próby zbierano w lipcu przez trzy kolejne lata (2012 w Szwecji, 2013 w Finlandii i 2014 w Polsce). Pobierano po 30 nieuszkodzonych fragmentów korzeni spod koron pięciu losowo wybranych sosen z każdej lokalizacji. Przynależność korzeni do drzewa określono podążając za odsłoniętym fragmentem korzeni do pnia drzewa. Korzenie pobierano z warstwy organicznej gleby. Na czas transportu do laboratorium, próby zabezpieczano ręcznikiem papierowym zwilżonym wodą destylowaną i umieszczano w woreczkach foliowych.

Korzenie przeznaczone do badania zawartości pierwiastków przechowywano w temperaturze 5°C, pozostałe próby przechowywano w temperaturze -20°C. Analizie poddano korzenie drobne, których średnica nie przekraczała 2 mm. Zostały one podzielone na poszczególne rzędy, zgodnie z metodyką opisaną przez Pregitzera i in. (2002), według której najbardziej dystalne wierzchołki korzeni stanowią pierwszy rząd korzeni. Połączenie między korzeniami jest miejscem, w którym zaczyna się wyższy rząd (Fig. 1A). Korzenie były rozdzielane do 10 rzędu i utrzymywane w stanie wilgotnym przez cały czas trwania zabiegu. Niższe rzędy korzeni były silnie zasiedlone przez różne gatunki grzybów mykoryzowych i były łączone z korzeniem pierwszego rzędu. Do dalszych analiz wybrano kontrastowe pod względem pełnionej funkcji rzędy korzeni drobnych: korzenie I rzędu, pełniące funkcję absorpcyjną oraz korzenie VII rzędu, transportowe.

3.1.3 Analiza cech morfologicznych korzeni

Korzenie z każdego rzędu zostały zeskanowane w skali szarości w rozdzielczości 300 dpi przy użyciu skanera Epson 7100, a następnie przeanalizowane przy użyciu programu WinRHIZO wersja 2003 (Regent Instruments Inc., Quebec Kanada). W celu oznaczenia suchej masy korzenie były suszone przez 3 dni w temperaturze 65°C, a następnie ważone. Właściwą powierzchnię korzeni określono poprzez podzielenie powierzchni rzutu korzeni przez suchą masę, pomniejszoną o sumę węglowodanów niestrukturalnych (stanowią one pulę rezerwy węglowodanowej i zmieniają się sezonowo). SRA (cm² × g⁻¹) wybrano ze względu na fakt, że parametr ten zmienia się w zależności od czynników środowiskowych (Lõhmus i in., 1989) i odzwierciedla aktywność fizjologiczną korzenia (Ostonen i in., 1999), co najlepiej opisuje zdolność korzenia do pobierania składników pokarmowych.

W niniejszych badaniach wykorzystano również inne cechy morfologiczne korzenia specyficzną długość korzenia $[m \times g^{-1}]$ i gęstość tkanki korzeniowej $[g \times cm^{-3}]$ oraz szerokość mufki [µm] które zostały zaczerpnięte z prac Zadwornego i in., (2016; 2017).

3.1.4 Analizy zawartości pierwiastków

Wysuszone korzenie po zmieleniu na proszek w młynku Retsch MM 200 (Retsch, Niemcy) wykorzystywano do analiz chemicznych. Zawartość azotu i węgla oznaczono przy użyciu analizatora Elemental Combustion System CHNS-O 4010 (Costech Instruments, Italy/USA) z 2,5-(Bis(5-tert-butylo-2-benzo-oksazol-2-yl) tiofenem do kalibracji.

W celu oznaczenia ilościowego pozostałych pierwiastków (P, K, Ca, Mg, Al, Fe, Na, Zn, Cu, B), wysuszony i rozdrobniony materiał korzeniowy mineralizowano w systemie mineralizacji mikrofalowej (Multiwave 3000, Anton Paar, Austria) w obecności 65% HNO₃ i analizowano w spektrometrze masowym z plazmą sprzężoną indukcyjnie (TOF) (Spectrometer OptiMass 9500 ICP TOF/MS, GBC). Analizy zostały zweryfikowane względem standardowych materiałów odniesienia: igieł *Pinus taeda* (NIST 1575a, National Institute of Standards and Technology), liści buka (BCR 100, Institute for Reference Materials and Measurements), gałęzi i liści krzewu (NCS Dc 73349, China National Analysis Centre for Iron and Steel).

3.1.5 Pobieranie i analiza próbek gleby

Drzewostany sosnowe wzrastały na glebie bielicowej z wyjątkiem stanowisk (P3, P4, P5 i P6), gdzie charakteryzowano glebę jako brunatną. Skład granulometryczny gleby z poszczególnych stanowisk badawczych przedstawiono w Tabeli 3.1.2 (załączniki). Ze stanowisk badawczych pobrano dwa lub trzy powtórzenia prób glebowych, które pobrano z dołów glebowych (20×30 cm) podzielonych na odrębne horyzonty genetyczne gleby.

W celu określenia właściwości fizycznych i chemicznych gleby, próby suszono na powietrzu, a następnie przesiano przez sito o średnicy oczek 2 mm. Skład granulometryczny oznaczono według metody w modyfikacji Polskiego Komitetu Normalizacyjnego (PN-R-04032, 1998). Odczyn gleby oznaczono po rozdrobnieniu próbek w moździerzu w H₂O i 1

M KCl, przy czym proporcja gleby do rozpuszczalnika wynosiła 1:2,5 dla gleb mineralnych i 1:5 dla gleb organicznych. Do analizy składników pokarmowych glebę rozdrabniano dodatkowo w młynku agatowym. Zawartość węgla i azotu oznaczono w analizatorze elementarnym TruMac CNS LECO. Pozostałe składniki pokarmowe mineralizowano w mieszaninie HNO₃ i HClO₄ (1:4 v/v), a następnie ich zawartość określano za pomocą spektrofotometru Thermo Scientific iCAP 6000 ICP OES.

3.1.6 Analizy statystyczne

W analizach uwzględnione zostały korzenie I rzędu z 29 lokalizacji (16 ze Szwecji, 8 z Filnadii i 5 z Polski) oraz korzenie VII rzędu z 12 lokalizacji (8 z Finlandii i 4 z Polski) ze względu na trudności z pozyskaniem korzeni VII rzędu ze Szwecji. Powierzchnie badawcze przypisano do czterech stref temperaturowych: MAT < 0°C; 0 - 3°C; 3 - 5°C; > 5°C.

Do oceny normalności rozkładu danych wyorzystano test Shapiro-Wilka. Ponieważ założenie o normalności rozkładu danych nie zostało spełnione, w dalszych analizach wykorzystano testy nieparametryczne. W celu określenia zależności pomiędzy czynnikami środowiskowymi, a cechami i stężeniem pierwiastków w tkankach korzeni drobnych wykonano analizę korelacji rang Spearmana wykorzystaniem funkcji cor:stats (wersja 3.6.2). Do określenia współzależności zmiennych wykorzystano współczynnik korelacji Spearmana. Test Wilcoxona zastosowano w celu porównania średniego stężenia pierwiastków w korzeniach I rzędu pobranych z różnych stref temperaturowych oraz do porównania szerokość mufki [µm] ECM wokół korzeni chłonnych (I rzędu) w gradiencie MAT. W analizach wykorzystano średnie arytmetyczne. Analizy statystyczne przeprowadzono w środowisku R-Studio 4.0.5.

3.2 Zmienność zbiorowisk grzybów ektomykoryzowych *Pinus sylvestris* w transekcie szerokości geograficznej - terytorium Szwecji

3.2.1 Zbiór materiału badawczego i przygotowanie prób korzeni drobnych do analiz

Do analiz zbiorowisk grzybów ektomykoryzowych *P. sylvestris* wykorzystano próby korzeniowe zebrane na terytorium Szwecji (14 lokalizacji: powierzchnie S2 oraz S11 zostały wykluczone z powodu braku wystarczającej ilości materiału, Fig. 2 oraz Fig. 3A) według

sposobu opisanego w punkcie 3.1.2. Wytyczony transekt obejmuje zakres MAT od -1,7°C do 6,9°C, oraz gradient depozycji nieorganicznych związków azotu (Fig. 3B, C).



Fig. 3. Lokalizacja powierzchni badawczych oraz rozkład średniej rocznej temperatury oraz depozycji azotu. A - lokalizacja powierzchni badawczych na terytorium Szwecji (google.com/maps); B - średnia roczna temperatura w latach 1991-2020 (smhi.se); C - całkowita depozycja nieorganicznego azotu w roku 2012 (Karlsson i in., 2022)

Końcówki ektomykoryzowe pobierano pod mikroskopem IPOS-810 (Delta Optical). Do badań molekularnych użyto tylko żywe końcówki mykoryzowe, ich żywotność określono na podstawie ich morfologii i turgoru. Pobrane końcówki były zliczane, a następnie dzielone i umieszczane w 1,5 ml probówce typu Eppendorf, do 500 końcówek na probówkę. Do czasu dalszych analiz materiał przechowywano w temperaturze -20°C.

3.2.2 Izolacja DNA z mykoryz Pinus sylvestris

Do każdej probówki podano kulkę ceramiczną 1/4" (MP Biomedicals), ścierniwo Lysing Matrix A Bulk (MP Biomedicals) oraz 450 µl buforu ATL (Qiagen, Germany). Próby zostały zmielone za pomocą homogenizatora FastPrep-24 (MP Biomedicals, USA). Następnie do każdej probówki podano 2 mg ml⁻¹ proteinazy K (BioBasic, Canada) i inkubowano w temperaturze 56°C przez 48 godzin na termowytrząsarce ThermoMixerC (Eppendorf) z prędkością wytrząsania 450 rpm. Genomowe DNA było izolowane ze 100 µl lizatu za pomocą zestawu odczynników DNA ZR-69 Quick-gDNA MiniPrep (Zymo Research, USA) zgodnie z protokołem dostarczonym przez producenta. W przypadku niepowodzenia, izolację powtarzano za pomocą zestawu GeneMATRIX Plant & Fungi DNA Purification (EURx, Poland) zgodnie z protokołem dostarczonym przez producenta dotyczącym izolacji DNA z roślin bogatych w polisacharydy.

3.2.3 Amplifikacja rejonu ITS rDNA w reakcji PCR oraz sekwencjonowanie NGS

W celu analizy zmian w składzie społeczności grzybów ektomykoryzowych na transekcie, wykorzystano sekwencjonowanie w technologii Ion Torrent. Do amplifikacji rejonu ITS1 (ang. internal transcribed spacer 1) wykorzystano znakowane (za pomocą swoistych adaptorowych) (ITS1 KYO1 sekwencji startery CTHGGTCATTTAGAGGAASTAA oraz ITS2_KYO1 CTRYGTTCTTCATCGDT) (Toju i in., 2012). Mieszanina reakcyjna zawierała 2 µl odczynnika Hot FIREPol DNA Polymerase (Solis BioDyne), po 0,5 μ l starterów (2,5 μ M), 1 μ l 5% PVP, 0,3 μ l Mg²⁺ (25 mM), 1 μ l matrycy oraz wodę miliQ do końcowej objętości 10 µl. Reakcję prowadzono w dwóch powtórzeniach technicznych, wykonywano również kontrolę negatywną - bez podania matrycy, według programu: denaturacja wstępna i aktywacja enzymu - 12 min/95°C; następnie 33 cykle: 95°C/30 s; 50°C/30 s; 72°C/60 s, końcowe wydłużanie produktu 10 min/72°C. Powtórzenia były łączone, a wydajność reakcji weryfikowana za pomocą elektroforezy w 1,5% żelu agarozowym, w obecności barwnika SYBRTMSafe (ThermoFisher). Następnie, na podstawie intensywności prążka, amplikony były łączone w bibliotekę i oczyszczone za pomocą 2% E-Gel SizeSelect II Agarose Gels (Invitrogen). Stężenie biblioteki zostało określone wykorzystujac 2200 Tape Station (Life Technologies). Amplifikacja klonalna została wykonana bazując na systemie Ion Torrent One Touch System II oraz odczynnikach Ion Torrent OT2 zgodnie z protokołem dostarczonym przez producenta. Sekwencjonowanie w technologii Ion PGM wykonano korzystajac z zestawu odczynników Hi-Q View Sequencing korzystając z Ion 540 chip (Life Technologies), planowana przepustowość reakcji wynosiła 100,000 odczytów na próbę.

3.2.4 Analizy bioinformatyczne

Otrzymana baza sekwencji została opracowana według algorytmu PIPITS (ver. 1.5.0, Gweon i in., 2015). Kontrolę jakości odczytów wykonano za pomocą narzędzia FASTX-

Toolkit (RRID:SCR 005534), zastosowano argumenty: $q \ge 25$, $p \ge 50$. Ekstrakcja sekwencji ITS1 została wykonana za pomocą ITSx (Bengtsson-Palme i in., 2013). Odczyty krótkie (< 100 pz) oraz unikalne (singleton) zostały usunięte przed grupowaniem w operacyjne jednostki taksonomiczne (ang. operational taxonomic units, OTUs) przy kryterium 97% identyczności sekwencji. Wykrywanie chimer (odczytów pochodzacych z połączenia różnych transkryptów) przeprowadzono wobec bazy UCHIME ver. 7.2 (unite.ut.ee/repository.php). Przynależność taksonomiczna OTUs została przypisana porównując sekwencje wobec referencyjnej bazy danych UNITE 8.2 (Abarenkov i in., 2020). Natomiast cechy ekologiczne zostały przypisane korzystając z bazy danych FUNGuild (Nguyen i in., 2016) oraz fungaltraits (Flores-Moreno i in., 2019). Na tej podstawie odrzucono OTUs należące do rodzajów, które nie są symbiontami ektomykoryzowymi lub endofitami korzeniowymi. Do każdego taksonu w randze rodzaju przypisano typ wytwarzanych owocników: owocniki potocznie nazywane grzybami kapeluszowymi określono jako typ agarikoidalny, pozostałe typy budowy owocników określono zbiorczo jako "inne" (Flores-Moreno i in., 2019, Sánchez-García i in., 2020). Pomimo iż grzyby należące do rodzaju Cenococcum nie tworzą owocników (Nakashima i in., 2021), rodzaj ten został włączony do typu "inne".

3.2.5 Analizy statystyczne zbiorowisk grzybów ektomykoryzowych

Analizy statystyczne przeprowadzono w środowisku R-Studio 4.0.5. By określić w jaki sposób społeczności grzybów ECM różnią się ze względu na miejsce pochodzenia, zbiór danych podzielono na trzy strefy temperaturowe:

- strefę w której MAT $> 3^{\circ}C$
- strefę w której MAT 0 3°C
- strefę w której MAT $< 0^{\circ}$ C.

Różnorodność α wyrażona wartościami wskaźników: bogactwa gatunkowego, Chao 1, ACE, Shannona, Równomierności Pielou, Simpsona oraz odwrotnego indeksu Simpsona została obliczona na poziomie OTUs oraz gatunków, korzystając z narzędzi biblioteki phyloseq (McMurdie i Holmes, 2013). Po czym, by zweryfikować hipotezę o występowaniu różnic pomiędzy strefami temperaturowymi dla obserwowanego bogactwa gatunkowego oraz współczynnika Shannon przeprowadzono test Kruskala-Wallisa, a następnie test posthoc Dunna. Do porównania obserwowanej różnorodności grzybów ECM tworzących owocniki różnych typów wykorzystano test Kruskala-Wallisa. Zastosowano testy nieparametryczne ponieważ założenie o normalności rozkładu danych nie zostało spełnione.

Zależności pomiędzy zebranymi metadanymi (dane klimatyczne, oraz dotyczące składu chemicznego i właściwości gleby) zostały zbadane za pomocą współczynnika korelacji Spearmana z wykorzystaniem funkcji cor:stats (wersja 3.6.2).

OTUs przypisane do tej samej jednostki taksonomicznej zostały złączone na poziomie rodzaju. W celu określenia różnorodności β , dane w tabeli OTUs zostały znormalizowane korzystając z pakietu DESeq2 (Love i in., 2014). DESeq2 przeprowadza normalizację, w której obliczana jest średnia geometryczna z ilości odczytów dla każdego OTU we wszystkich próbkach. Zliczenia dla OTU w każdej próbce są następnie dzielone przez otrzymaną średnią. Mediana tych stosunków w próbie jest współczynnikiem normalizacji wielkości dla tej próby (Love i in., 2014). Ta procedura ma na celu korekcję wielkości uzyskanych w wyniku sekwencjonowania NGS bibliotek i znajduje zastosowanie w badaniach metagenomicznych (McMurdie i Holmes, 2014).

Następnie w obrębie próby wartości zostały przekształcone na wartości względne. Próby z powierzchni S16 zostały odrzucone ze zbioru danych przed dalszymi analizami z powodu braku danych dotyczących zawartości pierwiastków w glebie z tej powierzchni. Również próba 53 została wykluczona ze zbioru danych ze względu na niespójne, odstające wartości reprezentowane przez tą próbę, w porównaniu do pozostałych powtórzeń z powierzchni S14.

Korzystając z funkcji ordinate:phyloseq na podstawie macierzy dystansów Bray-Curtis wykonano analizę głównych współrzędnych (PCoA). Dane zostały transformowane pierwiastkiem kwadratowym i poddane podwójnej standaryzacji Wisconsin. Aby wytypować które kombinacje zmiennych najlepiej wyjaśniają zmienność zbioru danych biotycznych zastosowano procedurę korelacji rang BIOENV:vegan (Oksanen i in., 2020) w oparciu o macierz dystansów Bray-Curtis oraz korelacji Spearmana. Zmienne środowiskowe, które znalazły się w czterech modelach o najwyższej wartości korelacji poddano analizie wariancji PERMANOWA, za pomocą funkcji adonis2:vegan. Czynniki istotne statystycznie (p < 0,001) wykorzystano w kanonicznej analizie głównych współrzędnych (ang. canonical analysis of principal coordinates, CAP) z wykorzystaniem funkcji pakietu phyloseq, a 39 powstały model poddano analizie PERMANOVA z 999 permutacjami, wykonanej za pomocą funkcji anova:vegan.

W celu wskazania, które rodzaje grzybów ECM mają największy wpływ na występowanie różnic pomiędzy wyznaczonymi strefami wykorzystano funkcję simper:vegan. Funkcja ta w zbiorze danych identyfikuje taksony najliczniejsze oraz najbardziej zmienne, które odpowiadają za co najmniej 70% różnic pomiędzy obserwowanymi wartościami wskaźnika Bray-Curtis'a. Chociaż, metoda nosi nazwę "analiza procentowego podobieństwa", faktycznie wskazuje taksony odpowiedzialne za odrębność składu taksonomicznego we wskazanych grupach (Clarke, 1993).

3.3 Zmienność zbiorowisk grzybów ektomykoryzowych *Fagus sylvatica* w gradiencie zasobności gleby

3.3.1 Opis powierzchni badawczej

Powierzchnia badawcza znajduje się na obszarze Rezerwatu Dolina Pięciu Jezior, na terenie Drawskiego Parku Krajobrazowego (Fig. 4). Jest ona zlokalizowana na terenie oddziału 748 w Nadleśnictwie Połczyn-Zdrój. Stanowisko graniczy z drogą wojewódzką 163.



Fig. 4. Lokalizacja powierzchni badawczej: A - mapa Polski z naniesioną lokalizacją Drawskiego Parku Krajobrazowego; B - mapa Rezerwatu Dolina Pięciu Jezior z oznaczoną lokalizacją powierzchni badawczej; C - fragment powierzchni badawczej

Badany drzewostan to kwaśna buczyna niżowa (*Fagetum nudum*), o ubogim składzie florystycznym runa (Fig. 5). Opis taksacyjny dostępny dla powierzchni wskazuje, iż w czasie

prowadzenia badań wiek drzew wynosił 50-150 lat, a szacunkowa wysokość drzew wynosi 30±5m (aplikacja.mapadrzew.com).



Fig. 5. Runo leśne: A - kostrzewa leśna *Festuca altissima*; B - przytulia wonna *Galium odoratum*; C - szczawik zajęczy *Oxalis acetosella* L.

Stanowisko badawcze znajduje się na zboczu rynny polodowcowej utworzonej na bazie gliny zwałowej oraz piasków i żwiru pochodzenia polodowcowego. Stopień nachylenia stoku wynosi 30%, a wysokość względna od 30 do 50 m (Fig. 6). Usytuowanie drzewostanu na zboczu jest istotnym czynnikiem kształtującym badany ekosystem. Przemieszczanie się ścioły bukowej na skutek erozyjnego działania wiatru oraz szybki spływ wody kształtuje gradient żyzności gleby.



Fig. 6. Lokalizacja powierzchni badawczych: A - ukształtowanie powierzchni przedstawione za pomocą Numerycznego Modelu Terenu ($1m \times 1m$) (mapy.geoportal.gov.pl); B - skraj powierzchni badawczej; C - wysokość drzew (aplikacja.mapadrzew.com); D - profil terenu w miejscu oznaczonym na rycinie A czerwoną linią

3.3.2 Analizy chemiczne gleby

W 2020 roku na wytypowanym stanowisku zgodnie z gradientem nachylenia terenu wytyczono transekt II (Fig. 6A), a następnie z warstwy organicznej gleby pobierano 0,5 kg próby glebowe. Odstęp pomiędzy pięcioma próbkowanymi miejscami wynosił 10 m. Próby glebowe poddano analizie w Laboratorium Analiz Glebowych, Biura Urządzania Lasu i Geodezji Leśnej w Poznaniu. W miejscach oznaczonych na Fig. 7 symbolami liter wykonano odsłonięcia górnej warstwy gleby.

Zlecone analizy obejmowany pomiary:

- a) zawartość azotu ogólnego (Nog) według zmodyfikowanej metody Kiejdahla;
- b) zawartość węgla organicznego (Corg) według zmodyfikowanej metody Tiurina;
- c) zawartość kationów (Ca²⁺, Mg²⁺, Na⁺, K⁺) metodą FAAS;
- d) oznaczanie przyswajalnego potasu (K2O) według metody Egnera-Riehma;
- e) oznaczanie przyswajalnego fosforu (P2O5) według metody Egnera-Riehma;
- f) oznaczanie przyswajalnego magnezu (MgO) według metody Schatschabela;

g) oznaczenie pH w KCl metodą potencjometryczną.

Pomiar wilgotności warstwy mineralnej gleby na pięciu poletkach wzdłuż transektu wykonano w październiku 2022 roku, za pomocą czujnika wilgotności gleby (dokładność pomiaru ~3%, SM150 Kit, Delta-T Devices). Pomiary wykonano w pięciu powtórzeniach technicznych, zgodnie z instrukcją producenta.

3.2.3 Pobór i przygotowanie prób

Próby zawierające korzenie drobne buka pobrano w październiku 2021 roku, według schematu przedstawionego na Fig. 7. Wyznaczono cztery równoległe do siebie transekty, przesunięte względem siebie o 10 m (opisane cyframi rzymskimi). Transekty III i IV wytyczono w kierunku południowym w stosunku do transektu II (Fig. 6A), I w kierunku północnym. Trzy losowo wybrane powtórzenia (I, II, IV) wykorzystano do badań struktury grzybów ektomykoryzowych buka zwyczajnego. Cyframi arabskimi (Fig. 7B) oznaczono piętra stoku wg zasady: piętro p1 – znajduje się u szczytu zbocza, piętro p5 – u podnóża.

Próby w objętości 150 ml, pobierano z warstwy organicznej gleby łopatką ogrodową, o wysokości 14 cm i szerokości 7 cm. Materiał umieszczano w woreczkach foliowych z zamknięciem strunowym, a następnie na czas transportu do laboratorium w naczyniu Dewara wypełnionym skroplonym azotem. Do czasu analiz próby przechowywano w temperaturze - 20°C. Próby po umieszczeniu w zlewce o objętości 200 ml zalewano wodą i pozostawiano do rozmrożenia w temperaturze 4°C. Następnie płukano je na sicie o średnicy oka 1 mm pod bieżącą wodą, usuwając materię organicznę. Tak przygotowane korzenie układano na szalkach Petriego wypełnionych wodą. Korzenie dokładnie oczyszczano z pozostałości ścioły oraz gleby za pomocą pęsety chirurgicznej, pod binokularem stereoskopowym w powiększeniu od 4 do 25 razy (Polskie Zakłady Optyczne).



Fig. 7. A) schemat pobierania prób przy pojedynczym drzewie – próby pobierano z obszaru, który został oznaczony zakreskowanym polem. Wektor zgodny z kierunkiem nachylenia terenu; B) profil powierzchni badawczej i lokalizacja próbkowanych miejsc w pojedynczym transekcie; symbolami literowymi oznaczono miejsca odsłonięcia górnej warstwy gleby

3.2.4 Analizy cech morfologicznych korzeni drobnych buka pospolitego

Nieuszkodzone wiązki korzeni drobnych buka pochodzące z transektu III zostały zeskanowane (Epson 7100). Uzyskane dane poddano analizie za pomocą programu WinRhizo wersja 2003 (Regent Instruments, Inc.). Po wykonaniu skanów, materiał suszono w temperaturze 65°C przez 72 godziny, a następnie ważono. Pozyskane dane pozwoliły na obliczenie wartości współczynników SRL, SRA i RTD.

3.3.5 Analizy zawartości węgla, azotu oraz węglowodanów w korzeniach

Po wykonaniu skanów, materiał suszono (65°C/72h) i zmielono przy użyciu młynka Retsch MM 200 (Retsch, Niemcy). Naważki wykorzystano do określenia zawartości węgla i azotu za pomocą chromatografii gazowej przy zastosowaniu analizatora Elemental Combustion System CHNS-O 4010 (NC Technologies S.r.l., Włochy). W celu określenia zawartości cukrów rozpuszczalnych zmielony materiał poddano ekstrakcji w mieszaninie metanol:chloroform:woda. Po 12 min inkubacji ekstraktu z odczynnikiem antronowym (Sigma, USA) w temperaturze 100°C, po inkubacji próby zostały natychmiast schłodzone w lodzie. Pomiar absorbancji przy λ = 625 nm wykonano w ciągu 30 min za pomocą spektrofotometru UV-1700 Pharma Spec (Shimadzu Corp., Japan). Zawartość skrobi pozostałej w uzyskanym osadzie określono prowadząc hydrolizę za pomocą amylaglukozydazy (15 U/ml) (Sigma, USA) w 50°C przez 24 h. Następnie poddano je 30 min inkubacji w temperaturze 25°C z odczynnikiem zawierającym enzymy peroksydazę oraz oksydazę glukozową (Sigma, USA). Absorbancję zmierzono przy λ =450 nm. Zawartość węglowodanów przedstawiono w procentach na suchą masę używając glukozy jako standardu.

3.2.6 Jakościowa i ilościowa analiza morfologiczna mykoryz

Wierzchołki charakterystycznych morfotypów mykoryzowych były zliczane i pobierane pod binokularem stereoskopowym w powiększeniu od 4 do 25 razy (PZO). Pobierano tylko żywe końcówki mykoryzowe, żywotność określono na podstawie wyglądu (brak uszkodzeń, przebarwień) i poziom turgoru. Klasyfikację oparto o cechy takie jak:

- barwa i faktura powierzchni mufki;

- kształt i sposób rozgałęzienia;

- obecność i barwa grzybni ekstramatrykalnej;

- obecność cystydiów.

Klasyfikację prowadzono w obrębie każdej próby osobno. Wyróżnione morfotypy fotografowano aparatem Olympus (EP50) sprzężonym z mikroskopem stereoskopowym Olympus (SZ61). W celu identyfikacji w oparciu o sekwencjonowanie pojedyncze, reprezentatywne końcówki umieszczano w 1,5 ml probówkach typu Eppendorf i przed dalszymi procesami przechowywano w temperaturze -20°C.

3.3.7 Analiza molekularna i identyfikacja symbiontów mykoryzowych

Ekstrakcja DNA z mykoryz

Probówki zawierające wierzchołki mykoryzowe przeznaczone do analiz molekularnych umieszczano w ciekłym azocie, a następnie rozcierano za pomocą patyczków homogenizacyjnych. Do prób podano 450 μl buforu ATL (Qiagen, Niemcy) i 20 μl proteinazy K o stężeniu 2 mg ml⁻¹ (BioBasic, Canada). Materiał poddawany był inkubacji w termowytrząsarce ThermoMixerC (Eppendorf) w 56°C przez 5 dni, z wytrząsaniem 450 rpm. Genomowe DNA izolowano za pomocą zestawu odczynników Genomic DNA Isolation Kit (GeneDirex Inc.) według instrukcji producenta, z pominięciem pierwszego etapu. Produktem końcowym było 100 μl wodnego roztworu zawierającego materiał DNA. Izolaty były przechowywane w temperaturze -20°C.

Amplifikacja rejonu ITS rDNA w reakcji PCR

W celu określenia przynależności gatunkowej symbiontów korzeniowych wykonano amplifikację fragmentu barkodowego ITS w łańcuchowej reakcji polimerazy. Para starterów ITS1_KYO1 CTHGGTCATTTAGAGGAASTAA i ITS2_KYO1 CTRYGTTCTTCATCGDT (Toju i in., 2012) posłużyła do powielenia fragmentu sekwencji ITS1. Mieszanina reakcyjna zawierała 4 μ l odczynnika Hot FIREPol DNA Polymerase (Solis BioDyne), po 1 μ l starterów (10 μ M), 2 μ l 5% PVP, 0,6 μ l Mg²⁺ (25 mM), 2 μ l matrycy oraz wodę miliQ do końcowej objętości 20 μ l. Reakcja amplifikacji przebiegała według programu: 95°C/15 min; [95°C/15 s; 52°C/60 s; 72°C/40 s (33 ×)]; 72°C/7 min; 4°C w termocyklerze (Biorad C1000).

Produkty reakcji rozdzielono elektroforetycznie (45 min, 140V) w 1,5% żelu agarozowym z dodatkiem bromku etydyny, w celu wizualizacji DNA w świetle UV. Próby dla których uzyskano pozytywny wynik amplifikacji (jeden wyraźny prążek) przeznaczone 45 były do sekwencjonowania. Wykonywano powtórną izolację w przypadku reakcje w których uzyskano niespecyficzny produkt.

Analiza sekwencji nukleotydowych rejonu ITS rDNA w reakcji PCR

Sekwencjonowanie metodą Sangera wykonano w Laboratorium Technik Biologii Molekularnej Uniwersytetu im. Adama Mickiewicza w Poznaniu. Uzyskane sekwencje edytowano usuwając nieodczytane fragmenty krańcowe oraz porównywano ze zbiorami GenBank (ncbi.nlm.nih.gov) za pomocą programu BLASTn.

3.3.8 Analizy statystyczne

Do oceny normalności rozkładu danych wykorzystano test Shapiro-Wilka. Ponieważ założenie o normalności rozkładu danych nie zostało spełnione, w dalszych analizach wykorzystano testy nieparametryczne. W celu określenia zależności pomiędzy właściwościami gleby, a cechami korzeni drobnych wykonano analizę korelacji rang Spearmana z wykorzystaniem funkcji cor:stats (wersja 3.6.2). Bioróżnorodność α na poszczególnych piętrach stoku wyrażono wartościami wskaźników bogactwa gatunkowego, wskaźnika Pielou i Shannona obliczonych za pomocą funkcji pakietu vegan. Otrzymane wyniki porównano za pomocą testu Kruskala-Wallisa. Procedura korelacji rang BIOENV:vegan (w oparciu o macierz dystansów Bray-Curtis oraz korelacji Spearmana) została zastosowana w celu wytypowania takiej kombinacji zmiennych środowiskowych, które najlepiej wyjaśniają zmienność zbioru danych biotycznych.

Do testowania związku pomiędzy składem zbiorowisk grzybów ECM zasiedlających korzenie drobne buka, a zmiennymi środowiskowymi o najwyższej wartości korelacji do macierzy podobieństwa biotycznego (Bray-Curtis) zastosowano test PERMANOVA, wykonany za pomocą funkcji adonis2:vegan. Kanoniczna analiza korespondencji została zastosowana w celu wyjaśnienia związków pomiędzy zbiorowiskami grzybów ECM, a cechami gleby w miejscu pobrania prób i wykonano ją z wykorzystaniem funkcji z pakietu phyloseq (osobno dla macierzy zawierającej dane w postaci OTUs oraz dane w randze rodzaju). Modele zostały poddane analizie za pomocą funkcji anova:vegan. Funkcja ta wykonuje test permutacji typu ANOVA do oceny wpływu zmiennych środowiskowych na obserwowana zmienność w obrębie zbiorowisk grzybów ECM buka i stopnia istotności statystycznej. Analizy statystyczne przeprowadzono w środowisku R-Studio 4.0.5.

4. Wyniki

4.1 Zmienność zawartości pierwiastków w funkcjonalnie różnych korzeniach drobnych *Pinus sylvestris* w zależności od szerokości geograficznej

4.1.1 Makroelementy i mikroelementy w glebie i korzeniach I rzędu

Na terytorium Szwecji odnotowano silną dodatnią korelację pomiędzy MAT, a zawartością w glebie azotu (Fig. 8A) i cynku (rho= 0,58; rho= 0,71; p < 0,05) oraz ujemny związek pomiędzy MAT, a zawartością wapnia, magnezu (Fig. 8B) i sodu (rho= -0,64; rho= -0,65; rho= -0,7; p < 0,05). Wyniki analizy korelacji zawarto w Tabelach 4.2.10-12 (załączniki). Średnie wartości stężenia pierwiastków w korzeniach I oraz VII rzędu oraz w glebie pobranej z powierzchni badawczych zawarto w Tabelach 4.1.1 oraz 4.1.2.



Fig. 8. Średnie stężenie azotu (N) oraz magnezu (Mg) w glebie pobranej z terytorium Szwecji w gradiencie średniej rocznej temperatury (MAT). Wąsy odpowiadają odchyleniom standardowym Natomiast analizując próby z terytorium Finlandii i Polski odnotowano silny negatywny związek pomiędzy MAT, a zawartością w glebie wapnia (Fig. 9A), potasu, magnezu, sodu i żelaza (Fig. 9B) (rho= -0,59; rho= -0,73; rho= -0,69; rho= -0,72; rho= -0,7; p < 0,05) (Tabela 4.1.6 Załączniki).



Fig. 9. A) średnie stężenie wapnia (Ca) oraz B) żelaza (Fe) w glebie pobranej z terytorium Finlandii oraz Polski w gradiencie rosnącej średniej rocznej temperatury (MAT). Wąsy odpowiadają odchyleniom standardowym

W korzeniach I rzędu pobranych z terytorium Szwecji zaobserwowano dodatni związek pomiędzy MAT, a zawartością wapnia, miedzi, magnezu i cynku (rho= 0,57; rho= 0,62; rho= 0,59; rho= 0,72; p < 0,05) (Tabela 4.1.3 załączniki). Ujemną korelacją z MAT w tym transekcie cechuje się stężenie manganu w korzeniach absorpcyjnych (rho= -0,57; p < 0,05) (Tabela 4.1.3 załączniki; Fig. 12). W celu porównania stężenia pierwiastków w korzeniach I rzędu (Tabela 4.1.1 załączniki) pobranych z różnych stref temperaturowych na powierzchniach badawczych w Szwecji zastosowano test Wilcoxona (Tabela 4.1.4 załączniki). Zauważono, iż średnie stężenie miedzi, sodu, fosforu, azotu i węgla w korzeniach absorpcyjnych nie różni się od siebie. Jedynym wyjątkiem od tej obserwacji jest porównanie prób MAT > 5°C z MAT 0 - 3°C, dla których różnica w porównywanych średnich była istotna statystycznie (p= 0,005).

Porównując stężenie badanych pierwiastków w glebie (Tabela 4.1.2 załączniki) oraz w korzeniach I rzędu zauważono, iż na obszarze Szwecji wyłącznie zawartość żelaza jest istotnie związana, a korelacja ta jest silna (rho= -0,69; p= 0,004) (Tabela 4.1.5 załączniki; Fig 10).



Fig. 10. A) średnie stężenie żelaza (Fe) w glebie oraz B) w korzeniach I rzędu pobranych z terytorium Szwecji w gradiencie średniej rocznej temperatury (MAT). Wąsy odpowiadają odchyleniom standardowym

W korzeniach I rzędu pobranych z terytorium Finlandii i Polski zaobserwowano silny (rho > 0,7; p < 0,05) dodatni związek pomiędzy MAT, a zawartością boru, wapnia, miedzi i magnezu (Fig. 11A), azotu oraz cynku (Fig. 11B) (Tabela 4.1.6 załączniki). Natomiast ujemną korelacją z MAT w korzeniach absorpcyjnych cechuje się stężenie potasu oraz sodu (rho= -0,65; rho= -0,61; p < 0,05) (Tabela 4.1.6 załączniki).



Fig. 11. A) średnie stężenie magnezu (Mg) oraz B) cynku (Zn) w korzeniach I rzędu, pobranych z terytorium Finlandii oraz Polski w gradiencie rosnącej średniej rocznej temperatury (MAT). Wąsy odpowiadają odchyleniom standardowym

Wyniki testu Wilcoxona (Tabela 4.1.4 załączniki) wskazują na istotne statystyczne różnice pomiędzy średnim stężeniem boru, miedzi, sodu, azotu oraz cynku pomiędzy korzeniami pobranymi z różnych stref temperaturowych Finlandii i Polski. Średnie stężenie fosforu różni się istotnie jedynie pomiędzy próbami MAT > 5°C i MAT 0 - 3°C. Natomiast średnie stężenie węgla w korzeniach absorpcyjnych jest stałe w badanym transekcie. Porównując stężenie badanych pierwiastków w glebie oraz w korzeniach I rzędu zauważono, iż zawartość manganu i sodu jest związana istotną dodatnią korelacją (rho= 0,62; rho= 0,59; p < 0,05), natomiast korelacja z wapniem jest negatywna (rho= -0,65; p < 0,05). Pierwiastki które wykazują przeciwne tendencje w korzeniach I rzędu pobranych z transektów wytyczonych przez terytoria Szwecji oraz Finlandii i Polski to mangan, miedź i potas (Fig. 12).



Fig. 12. Srednie stężenie manganu (Mn), miedzi (Cu) i potasu (K) w korzeniach I rzędu w gradiencie rosnącej średniej rocznej temperatury (MAT) w transektach wytyczonych terytorium Szwecji (zielone słupki) oraz przez Finlandię i Polskę (niebieskie słupki). Słupki błędów odpowiadają odchyleniom standardowym

4.1.2 Makroelementy i mikroelementy w korzeniach chłonnych i transportowych z terytorium Finlandii i Polski w gradiencie średniej rocznej temperatury

W korzeniach VII rzędu, analogicznie jak w korzeniach absorpcyjnych, zaobserwowano silny związek pomiędzy zawartością w glebie manganu, a stężeniem tego pierwiastka w tkance (rho= 0,76; p < 0,05). Natomiast korelacja pomiędzy zawartością w glebie sodu a stężeniem tego pierwiastka w korzeniach VII rzędu, jest ujemna (rho= -0,58; p < 0,05) – kierunek korelacji jest przeciwny do zaobserwowanego dla korzeni I rzędu. Ponadto, silną dodatnią korelację z zawartością w glebie wykazuje potas (rho= 0,71, p < 0,05).

Wartości korelacji Spearmana pomiędzy zawartością pierwiastków w korzeniach absorpcyjnych i transportowych przedstawiono w Tabeli 4.1.7 (załączniki) – zaobserwowano silny związek pomiędzy stężeniem azotu, węgla, magnezu, wapnia, boru, miedzi, żelaza, manganu i cynku w korzeniach aborcyjnych i transportowych, oraz brak korelacji pomiędzy stężeniem fosforu, potasu i sodu (p > 0,05) w korzeniach pełniących różne funkcje.

Wyniki testu Wilcoxona, zastosowanego do porównania średniego stężenia pierwiastków [mg/kg] w korzeniach I rzędu z udziałem pierwiastków w korzeniach VII rzędu w poszczególnych strefach MAT przedstawiono w Tabeli 4.1.8 (załączniki). Spośród porównywanych pierwiastków jedynie średnie stężenie węgla i fosforu nie różni się istotnie pomiędzy korzeniami absorpcyjnymi, a transportowymi. Stężenie azotu różni się istotnie jedynie w strefie MAT > 5°C, czyli w próbach pozyskanych z terytorium Polski. W próbach pobranych z Finlandii stężenie azotu nie różni się pomiędzy korzeniami pełniącymi funkcję absorpcyjną a korzeniami VII rzędu.

4.1.3 Cechy morfologiczne korzeni drobnych a zawartość makro i mikroelementów w gradiencie średniej rocznej temperatury

Cechy morfologiczne korzeni drobnych, wyrażone średnimi wartościami współczynników SRL, SRA, RTD zawarto w Tabeli 4.1.9 (załączniki). Średnie wartości SRL dla korzeni I rzędu pobranych z powierzchni na terytorium Finlandii są wyraźnie niższe (\bar{x}_{SRL} = 24,5 (m × g⁻¹); σ = 4,05), w porównaniu ze średnią wartością SRL dla Szwecji (\bar{x}_{SRL} = 31,2 (m × g⁻¹); σ = 7,5) i Polski (\bar{x}_{SRL} = 34,6 (m × g⁻¹); σ = 4,15). Podobną relację zauważono w przypadku średniej wartości SRA – najniższą średnią cechują się korzenie z terytorium 51

Finlandii (\bar{x}_{SRA} = 256,1 (cm² × g⁻¹); σ = 45), następnie Polski (\bar{x}_{SRA} = 299,8 (cm² × g⁻¹); σ = 25,4) oraz Szwecji (\bar{x}_{SRA} = 340 (cm² × g⁻¹); σ = 43).

Najniższe wartości RTD odnotowano dla korzeni I rzędu pobranych w Szwecji (średnia dla wszystkich prób \bar{x}_{RTD} = 0,34 (g/cm³); σ = 0,09 – średnia wartość RTD dla korzeni pobranych z powierzchni badawczych leżących w strefie klimatycznej Dfc (MAT (-1,7°C – 2,9°C) wynosi \bar{x}_{RTD} = 0,31 (g/cm³); σ = 0,1; leżących w strefie klimatycznej Dfb (MAT (3,42°C – 6,9°C) wynosi \bar{x}_{RTD} = 0,4 (g/cm³); σ = 0,05. Średnia RTD dla korzeni zebranych w transekcie obejmującym terytorium Finlandii wynosi \bar{x}_{RTD} = 0,49 (g/cm³); σ = 0,11; wartości te wykazują pozytywną korelacje z MAT powyżej 3,42°C – wraz ze wzrostem średniej rocznej temperatury, obserwujemy wzrost RTD. Natomiast średnie RTD dla korzeni chłonnych pobranych w Polsce, z powierzchni w zakresie MAT (6,2°C do 9°C) wynosi 0,5 (g/cm³); σ = 0,06.

Współczynnik korelacji Spearmana (Tabela 4.1.10 załączniki) wskazuje na istotny ujemny związek pomiędzy SRL, a RTD oraz zawartością azotu (rho= -0,67, p= 0,004) i manganu (rho= -0,56; p= 0,02) w korzeniach absorpcyjnych pobranych w Szwecji. Współczynnik SRL korzeni pobranych w drugim transekcie, nie wykazuje korelacji z RTD, natomiast korelacja z poziomem azotu jest silna i dodatnia (rho= 0,7; p= 0,009) (Tabela 4.1.11 załączniki).

Współczynnik SRA wykazuje istotny statystycznie związek z MAT – jednak kierunek tej zależności w badanych transektach jest odwrotnie proporcjonalny. Korzenie absorpcyjne ze Szwecji charakteryzują się ujemnym współczynnikiem korelacji Spearmana (rho= -0,6; p=0,01), natomiast zależność pomiędzy tymi czynnikami dla korzeni absorpcyjnych z drugiego transektu jest dodatnia (rho= 0,79; p=0,001). Podobna zależność była obserwowana w przypadku korelacji pomiędzy SRA, a stężeniem boru w korzeniach I rzędu – dla prób ze Szwecji wyniósł (rho= -0,53; p=0,03); dla prób z Finlandii i Polski wyniósł (rho= 0,73; p=0,006).

Współczynniki SRL i SRA korzeni absorpcyjnych pobranych w Szwecji nie wykazują istotnych zależności ze stężeniem pierwiastków w glebie. Natomiast RTD istotnie dodatnie zależy od zawartości w glebie makroelementów: azotu i węgla (rho > 6; p < 0,05) (Tabela 4.1.10 załączniki). Istotne statystycznie zależności zidentyfikowano również pomiędzy RTD, a stężeniem w tkankach korzeni I rzędu: miedzi (rho > 0,6; p < 0,05), magnezu, wapnia i 52

sodu (rho > 0,5; p < 0,05). Bardzo silną zależność wykazano pomiędzy RTD a stężeniem cynku w tkankach (rho= 0,72; p < 0,05). Jedyna zidentyfikowana ujemna korelacja pomiędzy stężeniem badanych pierwiastków a gęstością tkanek występuje pomiędzy RTD a zawartością manganu (rho= -0,59; p= 0,01), natomiast korelacja z udziałem boru jest nieistotna. Współczynnik RTD korzeni I rzędu pobranych w Szwecji wykazuje dodatnią korelację z MAT i SRL, a ujemną z SRA (Tabela 4.1.10 załączniki).

Współczynniki SRL oraz SRA korzeni absorpcyjnych pobranych w transekcie II obejmującym Finlandię oraz Polskę, wykazały ujemną korelację ze stężeniem sodu w glebie (rho= -0,67; p < 0,05). Stężenie sodu w tkankach korelowało równie silnie negatywnie z SRL (rho= -0,7; p < 0,05). Nie wykazano więcej istotnych zależności ze stężeniem pierwiastków w glebie, a parametrami opisującymi cechy morfologiczne korzeni I rzędu w tych próbach (Tabela 4.1.11 załączniki). SRL korzeni pobranych w Finlandii, wykazało zależność od stężenia w tkankach korzeni I rzędu wapnia, boru i magnezu (rho= 0,94; rho= 0,9; rho= 0,88; p < 0,001) oraz miedzi i cynku (rho= 0,66; rho= 0,74; p < 0,05). SRA było dodatnio skorelowane ze stężeniem boru, magnezu i wapnia (Tabela 4.1.11 Załączniki). Współczynnik RTD korzeni z Finlandii i Polski wykazuje korelację jedynie ze współczynnikiem SRA, jest ona ujemna (rho= -0,6; p < 0,5).

Stężenie potasu w tkankach korzeni drobnych było silnie negatywnie skorelowane z parametrami opisującymi ich morfologię: SRL i SRA. Ponadto SRL oraz SRA korzeni VII rzędu (funkcja transportowa) było silnie ujemnie skorelowane ze stężeniem magnezu, wapnia, sodu i żelaza w glebie (Tabela 4.1.11 załączniki).

Szerokość mufki ECM w gradiencie rosnącej średniej rocznej temperatury

Wynik testu Wilcoxona (Tabela 4.1.12 załączniki) wskazuje na istotnie statystycznie (p < 0,0001) niższą szerokość mufki ECM wokół korzeni chłonnych w próbach zebranych na powierzchniach badawczych o MAT > 5°C (Fig. 13). Średnia szerokość mufki w tej strefie wynosiła 18,1 μ m.



Fig. 13. Średnia szerokość mufki [µm] ECM w gradiencie średniej rocznej temperatury. Pozioma linia wyznacza wartość mediany, krawędzie pudełka reprezentują górny i dolny kwartyl. Wąsy wskazują na maksymalną i minimalną wartość danych, punkty poza linią słupków wskazują na wartości odstające

4.2 Zmienność zbiorowisk grzybów ektomykoryzowych *Pinus sylvestris* w zależności od szerokości geograficznej

4.2.1 Zbiorowiska grzybów ektomykoryzowych Pinus sylvestris

W wyniku sekwencjonowania otrzymano 1 413 783 odczytów. Wyznaczone kryteria jakości spełniło 1 313 974 z nich. Wygenerowana tabela zawierała 1884 OTUs przypisane do 418 filotypów i adnotacje dotyczące m.in. grupy troficznej. Spośród nich 311 OTUs reprezentowało taksony o stwierdzonej lub wysoce prawdopodobnej możliwości tworzenia symbiozy.

Uzyskane OTUs zostały przypisane do 25 rodzajów. Spośród nich najwięcej (26,8%) odczytów przypisano do rodzaju Piloderma, kolejne 20,6% do Russula, 14,6% do Cortinarius, 14,5% do Suillus. Rodzaje Lactarius i Tylospora stanowiły 8,3% oraz 4,4% odczytów (Tabela 4.2.2 załączniki). Wykaz filotypów zidentyfikowanych do rangi gatunku został przedstawiony w Tabeli 4.2.3 (załączniki), zawarto w niej również informacje dotyczące typu eksploracji gleby (Lillescov i in., 2001) oraz rodzaj tworzonych owocników. Zidentyfikowano dziesięć rodzajów grzybów tworzących owocniki typu agarikoidalnego: Amanita, Cortinarius, Hygrophorus, Boletus, Tylopilus, Chroogomphus, Rhizopogon, Suillus, Lactarius, Russula; oraz 15 rodzajów grzybów tworzących owocniki innego typu: Pezoloma, Phellodon, Byssoporia, Cenococcum, Meliniomyces, Piloderma, Pseudotomentella, Scleroderma, Serendipita, Thelephora, Tomentella, Tomentellopsis, Trichophaea, Tylospora, Wilcoxina.

4.2.2 Struktura zbiorowisk grzybów ektomykoryzowych *Pinus sylvestris* w gradiencie szerokości geograficznej Szwecji - różnorodność α

Na poziomie rangi gatunku, OTU zbudowane z sekwencji o różnym numerze dostępu traktowano jako osobne filotypy, w efekcie otrzymano ich 48, należących do 22 rodzajów. Frekwencja OTUs mieściła się w zakresie od 218 dla powierzchni S13, do 93 dla powierzchni S8 (Fig. 14A). Natomiast obserwowana liczba gatunków ECM występujących na badanych powierzchniach mieściła się w zakresie od 30 dla powierzchni S13, do 19 na powierzchni S8 (Fig. 14B). Obserwowano rosnący liniowy trend ilości obserwowanych OTU od powierzchni S1 do S5, następnie wraz z malejącą MAT ilość obserwowanych OTU grzybów ECM

spadała. Bogactwo OTUs oraz gatunków obserwowanych w każdej próbce pobranej na badanych powierzchniach przedstawiono na Fig. 14C, D.



Fig. 14. Wskaźniki bioróżnorodności: A) suma obserwowanych unikalnych OTUs oraz B) gatunków; C, D) wykres pudełkowy rozkładu obserwowanego bogactwa OTUs oraz gatunków grzybów ECM na badanych powierzchniach. Pozioma linia wyznacza wartość mediany, krawędzie pudełka reprezentują górny i dolny kwartyl. Wąsy wskazują na maksymalną i minimalną wartość danych, punkty poza linią słupków wskazują na wartości odstające. Barwy przypisano do wyznaczonych stref temperaturowych: pomarańcz–MAT > 3°C; fiolet–MAT 3 - 0°C; granat–MAT < 3°C. Zastosowano tożsamy kod barwny w całej pracy

Powszechnie występujące, obecne w każdej z badanych powierzchni były sekwencje należące do: *Piloderma sphaerosporum* (SH1544806.08FU), *Suillus variegatus* (SH1555173.08FU), *Thelephora terrestris* (SH1502189.08FU), *Meliniomyces* sp. (SH1544242.08FU). Największą różnorodność zidentyfikowano w obrębie rodzaju *Cortinarius* - wykryto dziewięć gatunków (Tabela 4.2.3 załączniki). Obserwowane bogactwo OTU różniło się istotnie pomiędzy badanymi powierzchniami (χ^2 = 27,805; p= 0,009), natomiast stwierdzono brak istotnych różnic w przypadku różnorodności gatunkowej (χ^2 = 19,865; p= 0,09). Wskaźniki bioróżnorodności α (bogactwo gatunkowe, Chao 1, ACE, Shannona, Równomierności Pielou, Simpsona oraz odwrotny indeks Simpsona) dla każdej próby przedstawiono w Tabeli 4.2.4 (załączniki).

Obserwowane bogactwo gatunkowe nie różniło się istotnie pomiędzy badanymi strefami temperaturowymi (χ^2 = 5,5; p= 0,06) (Fig. 15). Estymator Chao1 wskazuje na 56

większe niż uzyskane w wyniku sekwencjonowania i obróbki danych bogactwo gatunków, sugerując iż głębokość sekwencjonowania nie była wystarczająca do uchwycenia całkowitej różnorodności obecnej w zebranych próbach. Wartości wskaźnika Shannona różniły się istotnie pomiędzy powierzchniami leżącymi w wyznaczonych strefach temperaturowych (χ^2 = 14,013; p= 0,0009). Przeprowadzona analiza post-hoc Dunna wskazuje, że istotne różnice dotyczą stref w których MAT > 3°C i MAT 3 - 0°C.



Fig. 15. Wskaźniki bioróżnorodności α : A) rozkład obserwowanego bogactwa gatunków grzybów ECM; B) wskaźnik Choao; C) wskaźnik Shannona w wyznaczonych strefach. Pozioma linia wyznacza wartość mediany, krawędzie pudełka reprezentują górny i dolny kwartyl. Słupki błędów wskazują na maksymalną i minimalną wartość danych, punkty poza linią wąsów wskazują na wartości odstające

Bogactwo rodzajów grzybów typu agarikoidalnego była istotnie wyższa w strefie MAT < 0°C (χ^2 = 18,166; p= 0,0001) w porównaniu do pozostałych stref (Fig. 16). Natomiast nie wykazano statystycznie istotnych różnic liczby rodzajów grzybów o owocnikach innego typu (χ^2 = 16,38; p= 0,2) pomiędzy strefami. Pomiędzy wyznaczonymi strefami temperaturowymi zaobserwowano istotne różnice w obserwowanej liczbie rodzajów grzybów ECM tworzących owocniki typu agarikoidalnego (χ^2 = 18,17; p < 0,001, test Kruskala-Wallisa) (Fig. 16A). Największą liczbę rodzajów przypisanych do typu agarikoidalnego charakteryzowała się strefa MAT < 0°C (p= 0,017, test Post-Hoc Dunna z poprawką Bonferroniego). Natomiast nie obserwowano różnic w liczbie rodzajów grzybów tworzących owocniki innego typu, pomiędzy wyznaczonymi strefami MAT (χ^2 = 4,44; p= 0,108).

Testu Kruskala-Wallisa wskazuje na istotnie statystycznie (p < 0,0005) wyższe bogactwo rodzajów grzybów ECM tworzących owocniki innego typu niż agarikoidalne w każdej z wyznaczonych stref temperaturowych (tabeli 4.2.5załączniki)



Fig. 16. Bogactwo rodzajów grzybów ECM tworzących owocniki typu A) agarikoidalnego i B) "innych" z podziałem na trzy strefy temperaturowe. Pozioma linia - wartość mediany, krawędzie pudełka reprezentują górny i dolny kwartyl. Wąsy wskazują na maksymalną i minimalną wartość danych, punkty poza linią wąsów wskazują na wartości odstające

4.2.3 Struktura zbiorowisk grzybów ektomykoryzowych *Pinus sylvestris* w gradiencie szerokości geograficznej Szwecji - różnorodność β

Tabela otrzymana w wyniku normalizacji posiadała 96 836 odczytów (\bar{x} = 1614, σ = 2661,6; Me= 635; min= 115; max= 13843), a pozostałe w tabeli OTU reprezentowały 20 rodzajów grzybów ECM. Procentowy udział adnotowanych do rodzaju sekwencji w gradiencie temperaturowym na terytorium Szwecji został przedstawiony na Fig. 17 - 39,7% odczytów w próbach ze strefy MAT > 3°C należało do rodzaju *Suillus*. W strefie MAT 0 - 3°C 24% stanowiły odczyty przypisane do rodzaju *Piloderma*, a 28% do *Russula*. Wraz ze spadkiem MAT widoczny jest spadek udziału sekwencji *Tylospora*: 16,5%, 10,4%, 0,8%.



Fig. 17. Procentowy udział otrzymanych sekwencji grzybów ECM w gradiencie temperaturowym na terytorium Szwecji: A) na powierzchniach badawczych; B) w wyznaczonych strefach temperaturowych. Rodzaje, które w zbiorze danych stanowiły < 0.5% całkowitej ilości odczytów przedstawiono w kategorii "rzadkie"

Analiza głównych współrzędnych (PCoA – Principal Coordinate Analysis)

Dwie główne osie wyjaśniają 56,3% całkowitej wariancji. Próby zebrane z powierzchni o MAT > 3°C, leżały w obszarze klimatu Dfb i grupowały się niezależnie od prób ze strefy klimatycznej Dfc (Fig. 18A), choć istnieje duże zróżnicowanie między powtórzeniami biologicznymi (Fig. 18B). Strefa temperaturowa miała istotny wpływ na strukturę zbiorowisk grzybów ECM (SS= 2,6; R2= 0,249; F= 8,637, p < 0,0001 PERMANOWA).



Fig. 18. Analiza PCoA - każdy punkt reprezentuje zbiór grzybów ECM w danym powtórzeniu biologicznym, kolorami oznaczono: A) strefę temperaturową w której leżały powierzchnie badawcze; B) gradient temperatury. Elipsy reprezentują 95% granice przedziałów ufności. Dwie główne osie wyjaśniają 56,3% całkowitej wariancji

Porównanie parami z wykorzystaniem testu pairwise.adonis wskazuje, że wyznaczone strefy temperaturowe różnią się strukturą zbiorowisk grzybów ECM między sobą (Tabela 4.2.6).

| Pary | Df | SS | F | R ² | р | skorygowane p |
|-----------------------|----|--------|---------|-----------------------|--------|---------------|
| MAT > 3 vs. MAT 0 - 3 | 1 | 1,4785 | 9,4376 | 0,1989 | 0,0001 | 0,0003 |
| MAT > 3 vs. MAT < 0 | 1 | 1,7008 | 11,4322 | 0,2516 | 0,0001 | 0,0003 |
| MAT 0 - 3 vs. MAT < 0 | 1 | 0,6812 | 4,6384 | 0,1266 | 0,0048 | 0,0144 |

Tabela 4.2.6 Porównanie parami pomiędzy wyznaczonymi strefami temperaturowymi

Df - stopnie swobody; SS - suma kwadratów; poziom istotności - p - skorygowane poprawką Bonferroniego
Identyfikacja czynników środowiskowych wpływających na strukturę grzybów ektomykoryzowych P. sylvestris

Spośród zmiennych środowiskowych, które w modelach najsilniej korelowały ze strukturą zbiorowisk grzybów ECM (opartą o macierz Braya-Curtisa) (Tab. 4.2.7 Załączniki; Tabela 4.2.8), w każdym z modeli czynnik związany ze zmiennością klimatyczną miał największą wartość R^2 (MAP- R^2 = 0,15; MTV- R^2 = 0,35; MAT- R^2 = 0,13; MGS- R^2 = 0,12 Tabela 4.2.9 Załączniki). Choć w każdym z tych modeli inna zmienna klimatyczna wyjaśniała najlepiej zmianę struktury grzybów ECM, to są one jednak ze sobą silnie skorelowane (Tabela 4.2.10-12 Załączniki). Oprócz czynników klimatycznych, również parametry glebowe wyjaśniały zmienność struktury zbiorowisk grzybów ECM: pH gleby (R^2 = 0,1) oraz zawartość żelaza (R^2 = 0,1) i wapnia (R^2 = 0,06) w glebie. Analiza wariancji zawierająca te cztery wybrane czynniki wskazuje iż MAP wyjaśnia 15% (p= 0,0001), pH gleby 8% (p= 0,0003), a stężenie Fe 6% (p= 0,006) obserwowanej zmienności w obrębie zbiorowisk grzybów ECM (Tabela 4.2.9 Załączniki).

Tabela 4.2.8 Cztery kombinacje zmiennych środowiskowych z maksymalną korelacją rang Spearmana do macierzy podobieństwa biotycznego (Bray-Curtis)

| zmienne środowiskowe | korelacja | | |
|---|-----------|--|--|
| MAP, MGT, PWQ, PCQ, Ca, Cd, Fe, K, Mn, Zn | 0,2347 | | |
| MGT, MAP, PWQ, PCQ, Ca, Cd, Fe, K, Mn, Zn | 0,2346 | | |
| MAT, MGS, PWQ, PEW, Cu, Fe, Zn | 0,2286 | | |
| MGS, MMTR, PWQ, pH, Fe, K, Zn | 0,2283 | | |

MAP – średnie roczne opady; MAT – średnia roczna temperatura; MGT – średnia temperatura sezonu wegetacyjnego; PEW – ewapotranspiracja potencjalna gleby; MGS – średnia długość sezonu wegetacyjnego; PWQ – opady w najcieplejszym kwartale; PCQ – opady w najzimniejszym kwartale; MTR – średni miesięczny zakres temperatur

Grupowanie wykonane za pomocą kanonicznej analizy głównych współrzędnych uwzględniające wektory zmiennych środowiskowych, wskazało, iż istotnym czynnikiem warunkującym skład społeczności grzybów ECM w strefie temperaturowej MAT > 3°C była średnia rocznych opadów (Fig. 19A). Natomiast pH i stężenie żelaza w glebie są czynnikami różnicującymi społeczności w strefie klimatycznej Dfc na dwa podzbiory (Fig. 19B). Wynik

analizy wykonanej za pomocą funkcji anova:vegan, wskazuje iż istnieje znaczący wpływ strefy temperaturowej z której pochodziły próby na frekwencję uzyskanych sekwencji (df= 3; SS=3,1637; F=6,08; p > 0,001).



Fig. 19. Kanoniczna analiza korespondencji. Każdy punkt reprezentuje powtórzenie biologiczne, kolorami oznaczono: A) strefę klimatyczną; B) strefę temperaturową w której leżały próbkowane powierzchnie. Elipsy reprezentują granice przedziałów ufności. Dwie główne osie wyjaśniają 23,6% całkowitej wariancji

4.2.4 SIMPER – analiza procentowego podobieństwa

Zidentyfikowano taksony, które wpłynęły na obserwowaną różnorodność β (Tabela 4.2.13, załączniki). Rodzaje, które miały największy wpływ na występowanie różnic pomiędzy zbiorowiskami grzybów pomiędzy trzema strefami temperaturowymi, to *Piloderma, Russula, Suillus, Tylospora* oraz *Cortinarius* (Tabela 4.2.14, Fig. 20).

Tabela 4.2.14 Rodzaje grzybów ECM, które w największym stopniu (>70%) wpłynęły na różnorodność β pomiędzy wyznaczonymi strefami temperaturowymi wg. analizy SIMPER oraz wartość statystyki Z skorygowane poprawką Bonferroniego, dla analizy post-hoc Dunna dla porównywanych stref temperaturowych

| strefy temperaturowe | rodzaj | skumulowany wkład | Z | p skorygowane | |
|----------------------|-------------|-------------------|-------|---------------|--|
| $MAT > 3^{\circ}C$ | Suillus | 0,2332610 | 3,68 | 0,0006 | |
| MAT > 5 C | Russula | 0,4309068 | -3,83 | 0,0003 | |
| VS. MAT 0 - 3°C | Piloderma | 0,5803603 | -2,84 | 0,006 | |
| | Tylospora | 0,7234134 | 0,77 | 0,4 | |
| $MAT > 3^{\circ}C$ | Piloderma | 0,2378030 | 4,67 | 0,00008 | |
| vs. MAT < 0°C | Suillus | 0,4529274 | -2,97 | 0,004 | |
| | Cortinarius | 0,5952059 | -0,44 | 0,6 | |
| | Tylospora | 0,7157435 | -3,99 | 0,0001 | |
| | Russula | 0,2358723 | -2,4 | 0,02 | |
| MAT 0 - 3°C | Piloderma | 0,4603171 | 1,97 | 0,04 | |
| VS. | Cortinarius | 0,5791373 | 1,5 | 0,19 | |
| $MAT < 0^{\circ}C$ | Suillus | 0,6873070 | 0,46 | 0,6 | |
| | Tylospora | 0,7762048 | -3,2 | 0,002 | |

Dane pozyskane w wyniku sekwencjonowania wskazują, iż próby pobrane z powierzchni o MAT > 3°C są zdominowane przez sekwencje należące do rodzajów *Suillus*, *Tylospora* (16%) oraz *Cortinarius* (19%). Średnio 40% odczytów w próbach pozyskanych z obszarów o MAT > 3°C należy do rodzaju *Suillus* - natomiast w pozostałych strefach temperaturowych wartość ta wynosi około 14% odczytów (Fig. 20). Różnica ta jest istotna statystycznie (p < 0,005) (Tabela 4.2.13 załączniki). Sekwencje należące do rodzaju *Piloderma* stanowiły jedynie 8% odczytów, w porównaniu do 24% i 38% w próbach z powierzchni o MAT 0 - 3°C oraz MAT < 0°C (Fig. 20). Udział sekwencji należących do rodzaju *Piloderma* w wyznaczonych strefach temperaturowych różni się istotnie statystycznie (p < 0,05) pomiędzy porównywanymi grupami. Natomiast odczyty należące do rodzaju *Russula* stanowiły jedynie 4% odczytów z powierzchni o MAT > 3°C, 28% odczytów w próbach z MAT 0 - 3°C oraz 14% w próbach z powierzchni o MAT < 0°C. Zawartość sekwencji należących do rodzaju *Russula* w próbach z MAT 0 - 3°C oraz 14% w próbach z powierzchni o MAT < 0°C. Jist istotnie wyższa w porównaniu do pozostałych stref (p < 0.05) (Tabela 4.2.13 załączniki).

W wytyczonym gradiencie temperaturowym obserwujemy spadek ilości sekwencji należących do rodzaju *Tylospora* - 16% w strefie MAT > 3°C; 10% w strefie MAT 0 - 3°C; 0,8% w strefie MAT < 0°C. Wartość ta jest istotnie niższa w strefie MAT < 0°C (p < 0,005) (Fig. 20; Tabela 4.2.13 załączniki).

Chociaż sekwencje należące do rodzaju *Cortinarius* stanowią 19% odczytów dla prób ze strefy MAT > 3°C, 6% odczytów dla prób ze strefy MAT 0 - 3°C oraz 14% strefy MAT > 3°C (Fig. 20; Tabela 4.2.13 załączniki). Test Kruskala-Wallisa wskazuje iż wartości te są istotnie statystycznie różne (χ^2 = 4,8; p= 0,08), test post-hock Dunna wskazuje na brak istotnych różnic pomiędzy porównywanymi strefami ze względu na udział sekwencji należących do rodzaju *Cortinarius*.



Fig. 20. Rodzaje różnicujące zbiorowiska grzybów ECM w wyznaczonych strefach MAT [°C] wg analizy SIMPER. Przedstawione rodzaje stanowią > 0,001% średniej liczebności w grupach. Pozioma wartość mediany, krawędzie pudełka reprezentują górny i dolny kwartyl. Słupki błędów wskazują na maksymalną i minimalną wartość danych, punkty poza linią wąsów wskazują na wartości odstające

4.3 Zmienność cech funkcjonalnych korzeni drobnych oraz zbiorowisk grzybów ektomykoryzowych *Fagus sylvatica* w gradiencie zasobności gleby

Zgodnie ze stopniem nachylenia stoku i ukształtowaniem terenu zaobserwowano akumulację ścioły bukowej u podnóża zbocza. Wykonane odsłonięcia profilów górnej warstwy gleby (Fig. 21) ujawniły gradient miąższości poziomu organicznego zgodny ze spadkiem terenu, przejawiający się w grubości warstwy organicznej gleby.



Fig. 21. Profil górnej warstwy gleby wykonany w miejscach poboru prób (patrz Fig. 7B)

4.3.1 Analizy chemiczne gleby

Na powierzchni badawczej pH gleby ma odczyn kwaśny, przyjmujący w KCl wartości od 3,4 dla piętra p2 do 2,9 dla p5 (Fig. 22E, Tabela 4.3.1 Załączniki). W związku z akumulacją ścioły (zawartość próchnicy w glebie na piętrze p5 wynosiła 25%), najwyższą procentową zawartość węgla organicznego charakteryzowało się pietro p5 – 14,4% - wartość ta trzykrotnie przewyższa wynik pomiaru dla pozostałych warstwic (Fig. 22A). Zaobserwowano dwukrotną różnicę w zasobności gleby w K₂O pomiędzy szczytem zbocza, a jego podstawą. Piętra p2, p3 oraz p4 ze względu na kąt nachylenia skarpy są najmniej zasobne w makro- i mikroelementy w porównaniu do pięter skrajnych p1 i p5. Natomiast poziom wilgotności w warstwie organicznej gleby na tych piętrach przewyższa wartości zarejestrowane dla pięter skrajnych. Na poziomie p3 zarejestrowano najwyższą procentową wilgotność gleby - 18,8%, w porównaniu do 8,7% dla p5 (Fig. 22A).



Fig. 22. Właściwości fizykochemiczne gleby na piętrach stoku oraz średnia liczba końcówek ECM. A - procentowa zawartość węgla organicznego, próchnicy i wilgotność; B - zawartość w glebie Na⁺, Mg^{2+} , K⁺ [$C_{mol} \times kg^{-1}$]; C - zawartość w glebie Ca²⁺ oraz P₂O₅ [mg/100g gleby]; D - ogólna zawartość azotu [%]; E - odczyn gleby mierzony w KCl metodą potencjometryczną; F- średnia liczba końcówek ECM

4.3.2 Analizy cech morfologicznych korzeni drobnych Fagus sylvatica

Korzenie drobne buka pobrane u stóp zbocza z piętra p5 charakteryzują się najwyższymi wartościami wskaźników specyficznej długości korzenia (SRL) wynoszącą średnio 47,68 (m × g⁻¹) (σ = 19) oraz specyficznej powierzchni korzenia (SRA) 405,5 (cm² × g⁻¹) (σ = 65.9) (Fig. 23 załączniki, Tabela 4.3.2 załączniki). Korzenie drobne z pięter p2 oraz

p4 miały bardzo zbliżone średnie wartości SRL – odpowiednio 24,7 i 24,9 (m × g⁻¹), jednak różne średnie wartości wskaźnika SRA (p2= 309,2; p4= 249 (cm² × g⁻¹).

4.3.3 Analizy zawartości węgla, azotu oraz węglowodanów w korzeniach

Najniższą zawartością azotu w tkankach (\bar{x} = 1,45; σ = 0,06) cechowały się korzenie z piętra p4, jednocześnie zawierały najwięcej węgla spośród badanych prób (\bar{x} = 48,8; σ = 0,11) (Tabela 4.3.2 załączniki). Natomiast korzenie z p2 posiadały najmniejszą zawartość węgla (\bar{x} = 46,1; σ = 0,5) i wysoką zawartość azotu (\bar{x} = 2,1; σ = 0,1). Obserwujemy trend wzrostowy procentowej zawartości skrobi w korzeniach drobnych wraz z pozycją na stoku. Natomiast procentowa zawartość glukozy, choć wzrastała wraz z pozycją na stoku i była najwyższa w korzeniach drobnych pobranych z pięter p3 oraz p4 (3%), to na piętrze p5 jej zawartość wynosiła 2% (Tabela 4.3.2 załączniki).

Analiza korelacji Spearmana

Współczynniki opisujące cechy morfologiczne korzeni SRL, SRA wykazują silną dodatnią korelację z parametrami opisującymi zasobność gleby w składniki pokarmowe (Tabela 4.3.3-5 załączniki). Szczególnie wysoką wartość współczynnika korelacji zauważono pomiędzy współczynnikiem SRL, a procentową zawartością w glebie węgla i azotu, wynosił on rho= 0,9 oraz rho= 0,97 (p < 0,05) oraz z zawartością sodu (Fig. 22B) i tlenku potasu (rho= 0.9; rho= 1; p < 0.05). Natomiast procentowa zawartość wegla i azotu w glebie (Fig. 22A, D) nie korelowała ze średnia zawartościa tych pierwiastków w korzeniach drobnych. Poziom zawartość azotu w korzeniach był ujemnie skorelowany z zawartością węglowodanów (glukozy i skrobi) w korzeniach drobnych oraz średnią ilością końcówek ECM (Fig. 22F) w próbie (rho= -0.9; rho= -0.84; p < 0.05). Jednocześnie procentowa zawartość glukozy w korzeniach drobnych wykazywała dodatnią korelacje (rho= 0.78; p < 0,05) z ilością końcówek mykoryzowych w próbie. Analiza korelacji rang Spearmana wskazała na silną dodatnią korelację pomiędzy średnią ilością końcówek ECM, a piętrem na stoku z którego została pobrana próba (rho= 0,73; p < 0,05) oraz na ujemny związek pomiędzy średnią ilością końcówek ECM, a odczynem pH gleby (rho= -0.51; p < 0.05). Nie wykazano związku pomiędzy średnią ilością końcówek ECM, a cechami morfologicznymi korzeni drobnych oraz zmierzonym poziomem wilgotności gleby (Fig. 22 A).

4.3.4 Struktura zbiorowisk grzybów ektomykoryzowych buka w gradiencie zasobności gleby – różnorodność α

Łącznie pobrano 23261 końcówek ektomykoryzowych i wyszczególniono 106 morfotypów. W wyniku sekwencjonowania morfotypy przypisano do 50 jednostek taksonomicznych, które przynależały do 20 rodzajów i reprezentowały 29 gatunków grzybów ECM (Rycina 1). Dziewięć morfotypów nie zostało zidentyfikowanych, a jeden został określony jedynie do rangi rzędu - *Helotiales*. W obrębie rodzaju *Tomentella* wykryto trzy gatunki *T. ramossisima*, *T. sublilacina*, *T. sublilacina*. Pozostałe morfotypy na podstawie analizy filogenetycznej przypisano do siedmiu typów (Fig. 24 załączniki). Ilość genotypów mieściła się w zakresie od trzech (próba p1t4) do 10 (próba p3t4) (Tabela 4.3.6 załączniki).

Pozycja na stoku zbocza istotnie statystycznie różnicowała obserwowaną liczbę końcówek ECM (χ^2 = 10,7; p= 0,0301; test Kruskala-Wallisa). Test post-hock Dunna wskazał że liczba końcówek ECM różniła się istotnie (p<0,005) pomiędzy piętrem p1 (\overline{x} = 395) oraz p4 (\overline{x} = 3548).



Fig. 25. Wskaźniki różnorodności α: A) rozkład obserwowanego bogactwa gatunków grzybów ECM buka; B) wskaźnik Pielou; C) wskaźnik Shannona względem pozycji na stoku. Pozioma linia wyznacza wartość mediany, krawędzie pudełka reprezentują górny i dolny kwartyl. Słupki błędów wskazują na maksymalną i minimalną wartość danych

Obserwowane bogactwo gatunkowe nie różniło się istotnie pomiędzy miejscami pobrania prób (χ^2 = 7,7; p= 0,1, test Kruskala-Wallisa) (Fig. 25). Wartości wskaźników równomierności gatunkowej Pielou były wyższe w próbach pobranych u szczytu zbocza (piętra p1 i p2), co wskazywało na bardziej wyrównany udział notowanych gatunków na tych stanowiskach. Wskaźnik Shannona wskazywał na porównywalną różnorodność i równomierny udział gatunków w próbach z pięter p2, p3 oraz p5. Wskaźnik dla piętra p4 osiągnął wartość najniższą wskazując na dominujący udział jednego taksonu i mniejszą bioróżnorodność w porównaniu do pozostałych stanowisk. Jednak wyniki testu Kruskala-Wallisa wykonanego wobec wskaźników Pielou (χ^2 = 4,5; p= 0,3) i Shannona (χ^2 = 2,5; p= 0,6) wskazały na brak różnic pomiędzy miejscem pobrania prób.

Wpływ czynników środowiskowych na strukturę grzybów ektomykoryzowych Fagus sylvatica

Czynniki do analizy PERMANOWA wytypowano na podstawie wyników korelacji BIOENV (Tabela 4.3.7 załączniki). W modelu zawierających cztery zmienne środowiskowe jak wartość pH gleby w KCl wyjaśnia 9% wariancji w macierzy Bray-Curtis (p= 0,02), zasobność gleby w P₂O₅ (Fig. 22C) - 10% wariancji, a zawartość Mg⁺² oraz K₂O nie miały istotnego statystycznie wpływu na zbiorowiska grzybów ECM buka (R²= 0,07; p > 0,1) (tabela 4.3.8).

| | Df | 50 jednostek taksonomicznych | | | 22 jednostki taksonomiczne | | | | |
|------------------|----|------------------------------|-----------------------|--------|----------------------------|--------|----------------|--------|------------------|
| | | SS | R ² | F | Pr(>F) | SS | R ² | F | Pr(>F) |
| pH (KCl) | 1 | 0,5562 | 0,09623 | 1,4787 | 0,0264 | 0,6217 | 0,1344 | 2,3713 | 0,013 |
| Mg ²⁺ | 1 | 0,4211 | 0,07285 | 1,1195 | 0,2589 | 0,7513 | 0,1624 | 2,8654 | 0,0074 |
| P_2O_5 | 1 | 0,5818 | 0,10068 | 1,5470 | 0,0150 | 0,3272 | 0,0707 | 1,2482 | 0,2529 |
| K ₂ O | 1 | 0,4592 | 0,07945 | 1,2208 | 0,1589 | 0,3035 | 0,0656 | 1,1577 | 0,3170 |
| resztowe | 10 | 3,7612 | 0,65079 | - | - | 2,6218 | 0,5668 | - | - |
| całkowite | 14 | 5,7795 | 1 | _ | - | 4,6256 | 1 | - | - |

Tabela 4.3.8 Wyniki analizy PERMANOWA wykonanej za pomocą funkcji adonis2:vegan; (Liczba permutacji 9999; Df – stopnie swobody; SS – suma kwadratów)



Fig. 26. Kanoniczna analiza głównych współrzędnych. Każdy punkt reprezentuje powtórzenie biologiczne, kolorami oznaczono pozycję na stoku z której pobrano próby. Obliczenia wykonano na zbiorze danych zawierających 50 OTUs. Dwie główne osie wyjaśniają 22,1% całkowitej wariancji. pH_KCl – wartość pH mierzona w KCl; Mg.2 – zawartość kationów Mg²⁺ [cmol × kg⁻¹]

Analizując rozmieszczenie punktów na Fig. 26 można zauważyć, iż próby pobrane z tych samych poziomów na stoku leżą blisko siebie – zmienność pomiędzy poziomami jest większa niż zmienność w obrębie powtórzeń biologicznych. Oś pierwsza wyjaśnia 12.3% obserwowanej zmienności i wyraźnie oddziela punkty reprezentujące próby z poziomu pierwszego i drugiego od prób z pozostałych pozycji na stoku. Druga oś opisuje 9,8% zmienności i oddziela punkty reprezentujące poziom czwarty. Zasobnoś gleby i warunki panujące na stoku istotnie wpływają na na zbiorowisko grzybów ECM zasiedlające korzenie drobne buka (df= 4; SS= 2,0182; F= 1,3415; p > 0,01; Czynniki zawarte w modelu: pH w KCl, Mg²⁺, P₂O₅, K₂O; ilość permutacji 999).

Wykonano również wariant kanonicznej analizy głównych współrzędnych, w której ilość końcówek mykoryzowych w obrębie każdej próby została zsumowana w randze rodzaju. Otrzymana tabela zawierała 22 rodzaje grzybów ECM.



Fig. 27. Kanoniczna analiza korespondencji. Każdy punkt reprezentuje powtórzenie biologiczne, kolorami oznaczono pozycję na stoku z której pobrano próby. Obliczenia wykonano na zbiorze danych zawierającym 22 OTUs. Dwie główne osie wyjaśniają 35,9% całkowitej wariancji. pH_KCl – wartość pH mierzona w KCl; Mg.2 – zawartość kationów Mg²⁺ [cmol × kg⁻¹]

Analizując rozmieszczenie punktów (Fig. 27) można zauważyć iż punkty reprezentujące próby pobrane z poziomu pierwszego oraz piątego leżą bliżej siebie w porównaniu z Fig. 26. Oś pierwsza wyjaśnia 25.7% obserwowanej zmienności i wyraźnie oddziela punkty reprezentujące próby z poziomu czwartego. Druga oś opisuje 10,2% zmienności i oddziela punkty reprezentujące poziom drugi. Grupowanie CAP znalazło potwierdzenie w wynikach analizy wykonanej za pomocą funkcji anova:vegan. Wynik wskazuje iż istnieje znaczący wpływ piętra na stoku z którego pozyskano próbę na zbiorowisko grzybów ECM zasiedlające korzenie drobne buka (df= 4; SS= 2,0224; F= 1,8925; p > 0,01; Czynniki zawarte w modelu: pH w KCl, Mg²⁺, P₂O₅, K₂O; ilość permutacji 999).

4.3.5 Struktura zbiorowisk grzybów ektomykoryzowych buka w gradiencie zasobności gleby w składniki pokarmowe

Na poszczególnych piętrach stoku inne taksony dominowały liczebnie: p1 – *Xerocomus* (26%), p2 – *Tuber* (42%), p3 – *Tomentella* (50%), p4 – *Tomentella* (76%), p5 – *Humaria* (37%) (Fig. 28). Udział końcówek ECM oznaczonych jako *Cenococcum* w próbach 71

pobranych z poszczególnych pięter na stoku waha się od 6% pozycja p2 do 29% i jest wyraźnie niższy na piętrach 2 oraz p4 (6%, 11%).



Dominujące rodzaje grzybów ECM buka

Fig. 28. Średni procentowy udział końcówek mykoryzowych zidentyfikowanych do rodzaju (dane Tabela 4.3.9 załączniki) na piętrach stoku z których pobrano próby. Niezidentyfikowane morfotypy zostały zgrupowane w kategorii "Sp. NN". Przedstawiono rodzaje, których sumaryczna ilość końcówek ECM > 50

Na wspomnianych piętrach (p2 i p4) nie zaobserwowano występowania symbiontów należących do rodziny *Cortinarius*, pomimo obecności tego rodzaju w próbach z pięter p1 - 7%, p3 - 7% oraz p5 - 3%. Końcówki ECM należące do rodzaju *Lactarius* stanowiły odpowiednio 15% oraz 19% udziału na piętrach p1 oraz p2, natomiast należące do rodzaju *Tomentella* 50% oraz 70% udziału na piętrach p3 i p4.

5. Dyskusja

Korzenie drobne, tj. wszystkie korzenie o średnicy mniejszej niż 2 mm, składają się z segmentów pełniących funkcję absorpcyjną i transportowa. Są one głównymi fizjologicznie aktywnymi składnikami systemu korzeniowego roślin i wraz z grzybami mykorzyowymi odpowiadają przede wszystkim za wchłanianie wody i składników pokarmowych (Cuneo i in., 2020). Uczestniczą one również w obiegu wegla i azotu (Huaraca Huasco i in., 2021), umożliwiając w ten sposób wzrost i rozwój roślin (Freschet i Roumet, 2017). Występowanie roślin wzdłuż gradientów środowiskowych zależy od dostosowania korzeni drobnych oraz pozostających z nimi w symbiozie grzybów mykoryzowych do pozyskiwania zasobów glebowych na poziomie umożliwiającym ich wzrost w różnych siedliskach (Freschet i in., 2017; 2021). Zachodzące w środowisku zmiany wpływają nie tylko na cykle biogeochemiczne lasów (Clemmensen i in., 2013; Högberg i in., 2017), ale także na skład zbiorowisk grzybów mykoryzowych. Określenie składu zbiorowisk grzybów ektomykorzyowych zarówno w długich jak i krótkich gradientach środowiskowych i rozpoznanie wpływu gradientu na zawartość pierwiastków w funkcjonalnie różnych korzeniach drobnych ma kluczowe znaczenie i konsekwencje dla biomasy roślinnej produkowanej na danym terenie.

5.1 Zmienność zawartości pierwiastków w funkcjonalnie różnych korzeniach drobnych *Pinus sylvestris* w zależności od szerokości geograficznej

Klimat i gleba są głównymi czynnikami kształtującymi złożone wzorce cech chemicznych korzeni drzew (Reich i Oleksyn, 2004; Yuan i in., 2011). W klimacie borealnym niska temperatura gleby ogranicza dostępność składników pokarmowych dla roślin w wyniku niskiej aktywności organizmów rozkładających martwą materię (Chapin i in. 1995, Sistla i in. 2012, 2013) i wraz z krótkim okresem wegetacyjnym może wpływać na wzrost roślin (Moore, 1981; Schlentner i Van Cleve, 1985; Van Cleve i Yarie, 1986). Dotychczasowe badania zmienności pierwiastków w gradiencie równoleżnikowym w liściach wykazały większą stabilność makroelementów niż mikroelementów (Han i in., 2011). Niska zmienność makroelementów w liściach i drobnych korzeniach została wykazana również przez Zhao i in. (2016) oraz Sardans i Peñuelas (2014).

Wyniki pracy wykonanej przez Tang i inni (2018) sugerują, że metabolicznie aktywne pierwiastki azot i fosfor są mniej wrażliwe na gradienty środowiskowe w tkankach bardziej aktywnych metabolicznie (np. liściach) niż w tkankach mniej aktywnych (zdrewniałych łodygach). W niniejszej pracy zauważono, iż w korzeniach absorpcyjnych pochodzących z transektów wytyczonych przez Szwecję oraz Finlandię (z wyłączeniem prób z Polski) średnie stężenie makroelementów sodu, fosforu i azotu nie różni się od siebie. Stabilny stosunek zawartości N:P w korzeniach I rzędu świadczy o poziomie syntezy białek i wskazuje na niezaburzony przez inne czynniki środowiskowe wzrost korzeni (w tym zmienność poziomu zasobności gleby w makro i mikroelementy, oraz warunki klimatyczne). W badaniach opisywanych w niniejszej rozprawie, zestawienie stężenia kluczowych pierwiastków determinujących funkcjonowanie roślin w korzeniach pierwszego rzędu, z danymi klimatycznymi ujawniło dodatnią korelację pomiędzy stężeniem makroelementów: magnezu i wapnia oraz mikroelementów: miedzi i cynku, a średnią roczną temperaturą. Wyniki te można powiązać z ich udziałem w aktywności metabolicznej korzeni absorpcyjnych.

Magnez i wapń są niezmiernie istotnymi kofaktorami w różnych reakcjach enzymatycznych w metabolizmie energetycznym oraz syntezie białek i kwasów nukleinowych w komórkach (Fan i in., 2020). Magnez jest niezbędny dla szerokiego zakresu podstawowych procesów fizjologicznych i biochemicznych zachodzących w roślinach takich jak: fotosynteza (Gerendás i Führs, 2013; Chen i in., 2018; Guo i in., 2016), synteza białek (Marschner, 2012), aktywacji białek enzymatycznych (Maguire i Cowan, 2002), transport sacharozy, tolerancja na stres, interakcjach roślina-mikrobiom (Ishfaq i in., 2022). Na stężenie magnezu w glebie i roślinach wpływa szeroki zakres czynników edaficznych (rodzaj gleby, odczyn pH, kationy konkurencyjne, wilgotność, napowietrzenie) oraz środowiskowych (temperatura, światło) (Ishfaq i in., 2022). Korelacja pomiędzy stężeniem magnezu w korzeniach I rzędu a średnią roczną temperaturą świadczy o bezpośrednim wpływie warunków termicznych na aktywność metaboliczną sosny w strefie borealnej (Bonan i Shugart, 1989; Sun i in., 2023). Natomiast wapń odgrywa kluczową rolę w adaptacji roślin do stresu wodnego (Hosseini i in., 2019). Rośliny zwiększają pobór jonów potasu i wapnia w odpowiedzi na stres suszy (Li i in., 2012; Sardans i Peñuelas, 2015; Tian i in., 2019; Utrillas i in., 1995) - w tkankach korzeni siewek *Dalbergia sissoo* L. wzrastających w warunkach ograniczonego nawadniania odnotowano wzrost stężenia wapnia o 200% (Singh i Singh, 2004). Stąd wzrost zwartości wapnia w korzeniach I rzędu wraz ze wzrostem MAT (korelacja dodatnia) w można powiązać z dostępnością wody w glebie. Jest ona związana z grubością pokrywy śnieżnej (Hu i in., 2022), która na obszarze półwyspu Fennoskandzkiego wzrasta z południa na północ (Solantie, 2000; Dietz i in., 2012). Ponadto kation wapnia (Ca2⁺) odgrywa rolę w utrzymaniu sztywności i struktury ściany komórkowej (Podgórska i in., 2017). Niskie stężenie wapnia powoduje, że ściana komórkowa jest bardziej giętka, natomiast wysoka zwartość usztywnia ścianę i czyni ją mniej plastyczną. Niski poziom wapnia zwiększa również przepuszczalność błony komórkowej (Hepler, 2005). Funkcja jaką pełni wapń w komórkach roślinnych tłumaczy niższe stężenie wapnia w korzeniach sosny na południu badanego transektu.

Temperatura gleby wpływa na pobieranie składników pokarmowych poprzez zmianę lepkości wody w glebie i transport składników odżywczych przez korzenie. W niskiej temperaturze gleby pobieranie składników pokarmowych przez rośliny jest zmniejszone na skutek dużej lepkości wody glebowej i małej aktywności transportu składników pokarmowych przez korzenie (Lahti i in., 2005). W niniejszej pracy podobny mechanizm zdaje się tłumaczyć zaobserwowane różnice w zawartości wapnia i magnezu w korzeniu. Wpływ różnego poziomu transpiracji w obrębie analizowanego transektu geograficznego może zostać pominięty, gdyż ma on niewielki wpływ na pobór zarówno wapnia jak i magnezu przez korzeń (Nkansah i Ito, 1995; Marschner, 2012).

Cechą rozmieszczenia miedzi w profilu glebowym jest jej akumulacja w poziomach powierzchniowych, odzwierciedla to bioakumulację metalu, ale także jego osadzanie ze źródeł antropogenicznych (Tiller i Merry, 1981). Źródła zanieczyszczenia gleby miedzią są różnorodne, włączając w to stosowanie nawozów oraz emisję z działalności przemysłowej, takiej jak hutnictwo i górnictwo. W warunkach naturalnych większość roślin drzewiastych w lasach umiarkowanych i borealnych jest powiązana z grzybami ektomykoryzowymi, które odgrywają zasadnicza rolę w utrzymaniu kondycji drzew w warunkach stresów środowiskowych, takich jak zanieczyszczenie gleby metalami ciężkimi (Zong i in., 2015; Chot i Reddy, 2022). W pracy zaobserwowano, że na terytorium Szwecji korelacja między udziałem miedzi w korzeniach I rzędu a średnią roczną temperaturą była dodatnia, z kolej jej zawartość w korzeniach I rzędu pobranych z Finlandii wykazywała przeciwną tendencję. Wykazano również istotną statystycznie zależność między gęstością tkanki korzeni a udziałem miedzi w korzeniach I rzędu pobranych w Szwecji, natomiast w próbach pobranych w Finlandii i Polsce stężenie miedzi korelowało z właściwa powierzchnia korzenia. W przypadku Helianthus annuus L. zaobserwowano, że wzrost udziału miedzi w glebie (w pewnym zakresie) przyczynił się do znacznego rozwoju korzenia (Lin i in., 2003), jednak wpływ stężenia miedzi na rozwój korzenia i stopień jej akumulacji w nim jest gatunkowo zależny (Meier i in., 2012; Trentin i in., 2022). Nadmiar miedzi w glebie hamuje wzrost i rozgałęzianie się korzeni drzew, w tym tych należących do rodzaju Pinus, a na jej biodostępność wpływa odczyn pH podłoża (im niższe pH tym miedź staje się bardziej dostępna dla roślin) (Arduini i in., 1995; Dumroese i in., 2021). Porównując otrzymane w pracy dane z tymi dostępnymi w literaturze można wnioskować, że pomimo niskiego odczynu pH na badanym terenie (a co za tym idzie większej biodostępności tego pierwiastka), zawartość miedzi w glebie nie przekracza wartości granicznej, po przekroczeniu której inhibicji uległby rozwój korzeni badanych drzew. Należy mieć również na uwadze, że zarówno czynniki genetyczne jak i środowiskowe wpływają na reakcję korzenia przedstawicieli rodzaju Pinus na zwiększony udział miedzi w glebie (Dumroese i in., 2021). W pracy zaobserwowano też dodatni związek pomiędzy stężeniem miedzi w korzeniach I oraz VII rzędu pobranych z terytorium Finlandii i Polski. Miedź pobrana przez system korzeniowy nie ulega akumulacji w miejscu poboru, lecz jest transportowana w obrębie całego organizmu roślinnego (Tőzsér i in., 2023), co może tłumaczyć zależność zaobserwowaną między korzeniami I i VII rzędu. Najwyższe stężenie miedzi odnotowano w korzeniach absorpcyjnych pozyskanych z miejsc cechujących się średnią roczną temperaturą > 5°C tj. na południu Szwecji oraz Polski. Zależności te występują przy jednoczesnym braku związku pomiędzy zawartością tego pierwiastka w glebie, a szerokością geograficzną. Nie można jednak wykluczyć wpływu obecności grzybów ektomykoryzowych na obserwowana zależność. Porównanie wrażliwości sadzonek Pinus sylvestris i dwóch symbiontów ECM (Suillus bovinus i Thelephora terrestris) na obecność miedzi wykazało, że korzenie i grzybnia ekstramatrykalna roślin zaszczepionych S. bovinus zgromadziły do dwóch razy więcej miedzi niż korzenie bez symbiontów lub korzenie związane z *T. terrestris*. Całkowity transfer miedzi do pędów był jednak najniższy w przypadku sadzonek sosny skolonizowanych przez *S. bovinus*, co wskazuje, że grzyby te mogą chronić wzrost korzeni i zmniejszać przenoszenie metalu do pędów żywiciela poprzez silne zatrzymywanie miedzi w grzybni ekstramatrykalnej (Van Tichelen i in., 2002).

Cynk w przeciwieństwie do miedzi nie posiada potencjału oksydacyjno-redukcyjnego, jest jednak wymagany jako kofaktor przez ponad 300 enzymów (Broadley i in., 2007). W niniejszej pracy odnotowano silną dodatnią korelację między średnią roczną temperaturą a udziałem cynku w glebie i w korzeniach I rzędu pobranych z terytorium Szwecji. W drugim transekcie obejmującym Finlandię i Polskę, nie odnotowano zależności między MAT a poziomem cynku w glebie. Natomiast korelacja pomiędzy MAT a stężeniem cynku w korzeniach I rzędu była wysoka i istotna statystycznie. Najwyższy poziom cynku w korzeniach I rzędu zaobserwowano w próbach zebranych w Polsce (MAT > 5°C), różnica wynosiła około 60 mg/kg. Należy też dodać, że występowała pozytywna korelacja między zawartością cynku w korzeniach I i VII rzędu. Dostępna literatura wykazuje, że wzrost temperatury przyczynia się do wzrostu poziomu cynku w pędzie Dimocarpus longan jak i korzeniu Lactuca sativa (Saengow i in.; 2021; Levine i in., 2023) potwierdzając odnotowane w niniejszej pracy zależności. Na podstawie przeciwnej zależności pomiędzy stężeniem miedzi i cynku w korzeniach I rzędu sosny pobranych z Szwecji i Finlandii można wnioskować, że na badanym obszarze występują odmienne genotypy sosny o różnym metabolizmie i tolerancji tych pierwiastków (Gallart i in. 2019; Dering i in., 2017).

Niektóre obszary geologiczne półwyspu skandynawskiego są ponadprzeciętnie zasobne w rudy mające wartość gospodarczą. Wpływ ich wydobycia na geochemię środowiska jest znaczny i na ogół silniejszy w przypadku rud metali niż minerałów przemysłowych. W Skandynawii występują rudy siarczków: miedzi, cynku, ołowiu, złota i srebra; złoża typu IOCG (tlenki żelaza, miedź, złoto); złoża tytanu zawierające chromit i anortozyt; złoża niklu, cynku i miedzi oraz różne typy złóż uranu (Weihed i in., 2008). Rudy żelaza w Skandynawii należą do największych złóż rud żelaza na świecie. Głównymi złożami są kopalnie zlokalizowane w północnej Szwecji - Kiruna i Malmberget (Jonsson i in., 2013). Wpływ wydobycia rudy żelaza na środowisko wynika z uwalniania na dużą skalę odpadów

stałych powstających podczas procesu wzbogacania rudy żelaza. Chmura pyłu zawierająca związki żelaza może się przemieszczać na znaczne odległości (Marcotte i in., 2020; Duarte i in., 2022) wpływając na środowisko.

W pracy wykazano istnienie korelacji między udziałem żelaza w korzeniach I rzędu a jego zawartością w glebie w próbach pochodzących z północy Szwecji (MAT < 0°C). W przeciwieństwie do udziału żelaza w korzeniach, zawartość tego pierwiastka w glebie na terytorium Szwecji wzrastała ze wzrostem MAT w zakresie temperaturowym od 0 do > 5°C. By wytłumaczyć stopniowy wzrost udziału żelaza w glebie należałoby prześledzić ścieżki cieków wodnych jak i kierunek wiatru, mogących nanieść żelazo z terenów w pobliżu kopalni do bardziej oddalonych miejsc podejmowania prób.

Wysoki udział żelaza odnotowany w korzeniach pobranych z tego obszaru był prawdopodobnie skutkiem dużego stężenia tego pierwiastka w glebie, wynikającego z wpływu sąsiedztwa jednej z największych kopalni rudy żelaza oraz współwystępującego zanieczyszczenia gleby metalami ciężkimi pochodzenia antropogenicznego. Metale ciężkie wykryte w skażonych obszarach przemysłowych w Kirunie, Svappavaata i Malberget to głównie arsen i rtęć, ale także pewne ilości cynku, miedzi, ołowiu, kadmu i niklu (Esberg, 2005). Badając mechanizm regulacji pobierania, dystrybucji i sekwestracji kadmu w uprawach ryżu, zaobserwowano, iż poziom wchłaniania kadmu może zostać ograniczony zwiększoną podażą żelaza (Zhang i in., 2022b). Nawożenie związkami zawierającymi żelazo jest częstym zabiegiem rekultywacji upraw ryżu na plantacjach zanieczyszczonych kadmem (Wang i in., 2021). Reakcje utleniania i redukcji tlenków żelaza zachodzące w ryzosferze roślinnej wpływają na biodostępność kadmu w glebie, ponieważ tlenki żelaza wykazują możliwość jego adsorpcji i unieruchomienia w glebie (Zhang i in., 2012; Ran i in., 2014). Ponadto, w środowisku o niskim pH ma miejsce odkładanie płytki tlenku żelaza na korzeniach (Brix i in., 2002; Zaitsev i in., 2020). Takie płytki zwykle tworzą się na powierzchni korzeni w warunkach stresu niskiego pH w wyniku wytrącania się tlenku żelaza (Liu i in., 2004). Płytki żelaza mogą sekwestrować inne metale poprzez adsorpcję i/lub współstrącanie, wpływając w ten sposób na biodostępność tych pierwiastków w ryzosferze, a także na ich pobieranie i translokację w roślinie (Xu i in., 2013a). Te właściwości żelaza mogą tłumaczyć ponad pięciokrotnie wyższy poziom żelaza w korzeniach I rzędowych sosny pobranych na północy Szwecji, w porównaniu ze stężeniem zmierzonym w próbach pobranych z pozostałych powierzchni na terytorium Szwecji, Finlandii i Polski.

Jak już wspomniano, wykonane analizy dowiodły stopniowy wzrost udziału cynku w glebie i korzeniach I rzędu ze Szwecji wraz ze wzrostem MAT. Zależność ta może wpływać na spadające stężenie żelaza w korzeniach wraz ze wzrostem MAT z tego względu, że wyższy udział innych pierwiastków w glebie może ograniczać pobór żelaza przez korzenie (Hochmuth, 2011; Hanikenne i in., 2023). Porównując udział żelaza w glebie pobranej z terytorium Polski i Finlandii do prób ze Szwecji zaobserwowano przeciwny trend, mianowicie wraz ze wzrostem MAT stężenie żelaza w glebie spadało. Na tych terenach w porównaniu ze Szwecją zaobserwowano również wyższy średni udział magnezu i cynku w korzeniach wraz ze wzrostem MAT.

Oprócz różnic w zawartości żelaza w korzeniach I rzędu i glebie, w próbach pozyskanych z Finlandii i Polski odnotowano silną dodatnią korelację między zawartością żelaza w korzeniach absorpcyjnych (I rzędu) i transportowych (VII rzędu). Wysoki udział tego pierwiastka w korzeniach transportowych świadczy o jego mobilizacji i transporcie w obrębie rośliny, a nie akumulacji w korzeniu co potwierdziły badania (Zou i in., 2006) opisujące akumulację żelaza w tkance nadziemnej. Dodatkowo wykazano, że długość i powierzchnia korzeni VII rzędu była silnie ujemnie skorelowana ze stężeniem m.in. żelaza w glebie. Na stopień tej korelacji wpłynąć mogła również temperatura otoczenia, gdyż drzewa wzrastające w zimniejszych rejonach prowadząc wolniejszy metabolizm wykształcają krótsze i mniej zagęszczone systemy korzeniowe w porównaniu do tych wzrastających na terenach cieplejszych, co ma odzwierciedlenie w tempie metabolizmu (Connolly i in., 2018). Wnioskiem płynącym z tej części doświadczeń może być to, że mimo iż niska temperatura zmniejsza pobór żelaza przez wolniejszą penetrację gleby przez korzeń (Kafkafi i Bernstein, 1996, Hochmuth, 2011), to w środowiskach o wysokim poziomie kontaminacji gleby żelazem i mniejszym udziale jonów innych metali, żelazo będzie ulegało akumulacji w korzeniu.

W niniejszej pracy w obydwu badanych transektach odnotowano istotny spadek zawartości sodu w glebie wraz ze wzrostem średniej rocznej temperatury. W porównaniu z resztą Europy, Szwecja i Finlandia wykazują wysokie stężenie sodu w glebie. Główną przyczyną tych różnic jest rodzaj skały macierzystej oraz proces wietrzenia gleby, który ze względu na wyższą średnią temperaturę zachodzi szybciej na niższych szerokościach geograficznych (Earle, 2015). Ponadto na obszarach, które w poprzednich erach geologicznych pozostawały pod powierzchnią morza sód może pozostawać w solankach, w systemie wód gruntowych. W Szwecji podwyższona zawartość sodu występuje w glebach bogatych w glinę w regionie jeziora Mälaren (środkowa Szwecja) i na północy wzdłuż wschodniego wybrzeża (Ladenberger i in., 2013). Co więcej sód w roztworach glebowych ma tendencję do pozostawania w postaci rozpuszczonej i łatwo adsorbuje się na minerałach ilastych o dużej zdolności wymiany kationowej. W pracy wykazano dodatni związek pomiędzy stężeniem sodu w korzeniach I rzędu sosny zwyczajnej pobranych z Finlandii i Polski a zawartością tego pierwiastka w glebie. Natomiast wyniki analiz materiału pozyskanego ze Szwecji nie wykazują istotnej korelacji pomiędzy zawartością sodu w glebie oraz jego stężeniem w korzeniach I rzędu. Jest to kolejny kontrast pomiędzy wynikami otrzymanymi dla populacji sosen pochodzących z badanych transektów.

Różne cechy korzeni takie jak masa systemu korzeniowego, SRL, pionowy zasięg korzeni czy ich skłonność do rozgałęziania się są powiązane z pozyskiwaniem wody i składników mineralnych (Freschet i Roumet, 2017). Charakter struktury systemu korzeniowego oraz wartości cech morfologicznych korzeni może jednak odmiennie się kształtować w zależności od dostępność składników pokarmowych (López-Bucio i in., 2003) lub zmiennych klimatycznych (Zadworny i in., 2017). Wzrost roślin w określonym środowisku jest bowiem wyrazem dostosowania architektury, morfologii, metabolizmu oraz długości życia do jak najbardziej efejtywnego pozyskiwania wody i składników mineralnych przez korzenie (Eissenstat i in., 2000; Forde i Lorenzo, 2001; Zhu i in., 2021). Jednym z wielu przykładów owych przystosować są badania prowadzone przez Leppälammi-Kujansuu i in. (2014), które wykazały zmiany cechy korzeni drobnych świerku pospolitego (*Picea abies* L.) i alokacji biomasy w zależności od temperatury gleby.

Morfologiczne adaptacje korzeni drobnych umożliwiają zatem drzewom wzrost nawet w trudnych warunkach glebowych (Ostonen i in., 2006). Wydaje się jednakże, że różne gatunki drzew mają różne strategie adaptacyjne w celu optymalizacji pozyskiwania składników pokarmowych (Curt i Prevosto, 2003; Comas i Eissenstat, 2004). Zwiększanie SRL jest jednym z możliwych parametrów morfologicznych korzeni drobnych (Jagodziński i Kałucka, 2011), który zwiększa objętość wykorzystanej gleby na jednostkę biomasy zainwestowanej w drobne korzenie. Ostonen i in. (2007a) wykazali, że reakcja SRL na zmiany w środowisku zależy od gatunku drzewa. Wyniki niniejszej pracy wskazują, że zmiana cech morfologicznych korzeni absorpcyjnych w odpowiedzi na warunki termiczne może być różna również pomiędzy populacjami w obrębie tego samego gatunku. W gradiencie MAT, w transektach obejmujących Szwecję oraz Finlandię i Polskę, zaobserwowano odmienny wzorzec adaptacji korzeni absorpcyjnych Pinus sylvestris do warunków środowiska. Cechy morfologiczne korzeni absorpcyjnych I rzędu populacji sosny zwyczajnej na terytorium Szwecji są powiązane ze średnią roczną temperaturą i wykazują spadek gęstości tkanek korzenia oraz wyższą właściwa powierzchnię (SRA) w lokalizacjach północnych z niższym MAT. Specyficzna długość korzeni I rzędu w transekcie obejmującym Szwecję nie jest skorelowana ze średnią roczną temperaturą. Natomiast, w drugim transekcie spadek MAT spowodował spadek zarówno SRA jak i SRL korzeni I rzędu. Gęstość tkanek korzeni absorpcyjnych w tej populacji nie była powiązana ze średnią roczną temperaturą, była za to istotnie wyższa niż w próbach pobranych w Szwecji. Średnia długość oraz powierzchnia właściwa korzeni absorpcyjnych Pinus sylvestris były istotnie niższe niż korzeni ze Szwecji.

Podczas ostatniego zlodowacenia, w trudnych warunkach klimatycznych gatunek *P. sylvestris* przetrwał w rozproszonych i ograniczonych obszarach – refugiach. Łącząc dane paleośrodowiskowe, modelowanie roślinności i dane genetyczne wykazano, że długoterminowa izolacja w ostojach lodowcowych i proces migracji w holocenie odegrały główną rolę w kształtowaniu współczesnej różnorodności genetycznej *P. sylvestris* w Europie (Cheddadi i in., 2006). Badania przeprowadzone w Fennoskandii przez Naydenov i in. (2007) oraz Pyhäjärvi i in. (2008) na podstawie obecności markerów mitochondrialnych (*nad7*) dowiodły geograficznie zależne rozmieszczenie mitotypów: mitotyp *a* dominował w Szwecji, podczas gdy mitotyp *b* występował ze szczególnie dużą częstotliwością w Finlandii i krajach bałtyckich. Specyficzne rozmieszczenie mitotypów *a* i *b* w Fennoskandii silnie wspiera hipotezę o podwójnej kolonizacji tego regionu (Dering i in., 2017). Zróżnicowanie genetyczne sosny występującej na półwyspie Fennoskandzkim, tłumaczy obserwowane w

niniejszej pracy przeciwne wzorce akumulacji niektórych pierwiastków oraz zmiany cech morfologicznych korzeni I rzędu w zależności od badanego transektu.

5.2 Zbiorowiska grzybów ektomykoryzowych *Pinus sylvestris* wzdłuż transektu szerokości geograficznej Szwecji

Analiza prób pobranych z dużego, 1300-kilometrowego gradientu zasobności gleby w składniki pokarmowe, przez trzy strefy klimatyczne występujące na terytorium Szwecji, wskazała zmianę składu zbiorowisk grzybów ECM związanych z korzeniami sosny zwyczajnej. W gradiencie malejącej MAT zaobserwowano zmianę od zbiorowisk, w których główny komponent stanowiły grzyby należące do rodzaju *Suillus* do zbiorowisk zdominowanych przez grzyby z rodzaju *Piloderma*. Obserwowane bogactwo gatunkowe nie różniło się istotnie pomiędzy powierzchniami badawczymi. Również rosnąca różnorodność wraz ze spadkiem MAT (wartości wskaźnika Shannon'a) pozwala na odrzucenie hipotezy o zmniejszeniu bogactwa gatunkowego grzybów ektomykoryzowych wraz z obniżeniem się średniej temperatury rocznej.

W niniejszej pracy zidentyfikowano 25 rodzajów symbiontów ektomykoryzowych sosny zwyczajnej. Jest to wartość porównywalna z obserwowanym bogactwem 22 rodzajów symbiontów ektomykoryzowych występujących na rocznych siewkach sosny w Polsce (Bzdyk i in., 2022) oraz 29 taksonów na korzeniach 20 letnich drzew (Rudawska i in., 2011). Powszechnie i licznie występujące były sekwencje należące do *Piloderma sphaerosporum* (SH1544806.08FU), *Suillus variegatus* (SH1555173.08FU), *Thelephora terrestris* (SH1502189.08FU) oraz *Meliniomyces* sp. (SH1544242.08FU). Jednak 84,8% wszystkich odczytów należało do pięciu rodzajów: *Cortinarius, Lactarius, Piloderma, Russula* i *Suillus*. Największą różnorodność - dziewięć gatunków wykryto w obrębie rodzaju *Cortinarius*. Był to najbogatszy w gatunki takson spośród grzybów tworzących owocniki typu agarikoidalnego. Szacunkowa liczba gatunków należąca do rodzaju *Cortinarius* to 2000 na całym świecie (Frøslev i in., 2007).

Wskaźnik Chao1 pozwala stwierdzić, czy zastosowana metoda próbkowania i ilość powtórzeń umożliwiły wychwycenie całkowitej różnorodności α i w tym celu opiera się na obserwacji taksonów rzadkich w stosunku do bardziej powszechnych OTUs (Cameron i in.,

2021). W procesie obróbki bioinformatycznej danych (tzw. "odszumiania") sekwencje występujące w zbiorze jeden raz traktowane są jako błąd odczytu i są usuwane (Lindahl i in., 2013). W pracy odrzucono również sekwencje należące do taksonów saprotroficznych i nieoznaczone. W wyniku sekwencjonowania NGS uzyskano wiele OTUs, które zostały przypisane jedynie do królestwa i z tego powodu wykluczone z analiz. Te niezbędne do dalszej pracy etapy przygotowania danych, wpłynęły na uzyskane wartości wskaźnika Chao1, co sugeruje, że rzeczywista różnorodność może być większa. Świadomość ograniczeń wynikających z zastosowanej metodologii nakazuje ostrożność w interpretacji wskaźników różnorodności, takich jak Jackknife i Chaol z powodu wyzwania jakim jest konieczność odróżnienia artefaktów od rzeczywistej różnorodności. Należy mieć również na uwadze, że w badaniach z wykorzystaniem metabarkodowania błędy w sekwencjonowaniu zwykle prowadzą do powstawania pojedynczych sekwencji, więc liczba rzadkich "sztucznych" OTUs szybko rośnie wraz ze wzrostem głębokości sekwencjonowania (Dickie, 2010). Wyniki pracy wskazuja na dalsza konieczność badań podstawowych w dziedzinie mykologii, polegających na systematycznym oznaczaniu przynależności owocników i mykoryz do gatunków oraz tworzeniu baz ich sekwencji barkodowych.

Metaanalizy oparte o obserwacje zdeponowane w takich bazach danych jak "GlobalFungi", "PlutoF", "grzyby.pl" stanowią często jedyne źródło danych o występowaniu i frekwencji owocników grzybów na dużych obszarach (Andrew i in., 2018; Bässler i in., 2022). Jednak, przez wzgląd na to iż grzyby "kapeluszowe" są stosunkowo łatwe do obserwacji oraz identyfikacji, liczba ich raportów może być wyższa od owocników innego typu. Pozostałe formy owocników np. resupinatowe wymagają większej sprawności w ich rozpoznawaniu, często występują na powierzchni martwego drewna, pod kłodami lub na powierzchni martwej materii znajdującej się na dnie lasu (Kõljalg i in., 2000). Ponadto niektóre taksony tworzą owocniki pod ziemią i wymagają celowego poszukiwania. W przeciwieństwie do badań opartych na zliczaniu owocników, w niniejszej pracy wykorzystano techniki biologii molekularnej, co pozwoliło na zbadanie zbiorowisk grzybów na podstawie wegetatywnego stadium ich rozwoju.

Większość badań dotyczących równoleżnikowego gradientu różnorodności biologicznej wskazuje na spadek bioróżnorodności wraz ze wzrostem szerokości

geograficznej (Hillebrand, 2004). Ogólne bogactwo grzybów glebowych wzrasta w kierunku równika (Tedersoo i in., 2014), zgodnie z ogólnymi wzorcami biogeograficznymi obserwowanymi dla roślin, zwierząt a nawet grzybowych endofitów liści (Hillebrand, 2004; Arnold, 2007). Jednakże, rozdzielenie całkowitej obserwowanej puli grzybów występujących w środowisku na poszczególne grupy troficzne ujawnia, że bioróżnorodność grzybów ektomykoryzowych osiąga najwyższą wartość na średnich szerokościach geograficznych, szczególnie w lasach umiarkowanych i regionie śródziemnomorskim półkuli północnej (40° do 60°N) (Tedersoo i in., 2014). Szczyt bogactwa taksonomicznego i filogenetycznego grzybów ektomykoryzowych w biomach strefy umiarkowanej północnej zbiega się z rozmieszczeniem geograficznym i dominacją *Pinaceae* (Tedersoo i in., 2014), która jest najstarszą, nadal istniejącą rodziną roślin wchodzących w symbiozę z grzybami ektomykoryzowymi (Hibbett i Matheny, 2009).

Wykazano, iż całkowite obserwowane bogactwo gatunkowe grzybów ektomykoryzowych w strefie borealnej nie różniło się istotnie pomiędzy wyznaczonymi strefami temperaturowymi na terytorium Szwecji, a więc nie malało wraz ze wzrostem odległości od równika. Co więcej, obserwowane bogactwo gatunkowe grzybów tworzących owocniki typu agarikoidalnego (tzw. "grzyby kapeluszowe") wzrosło wraz ze wzrostem szerokości geograficznej i związanym z tym spadkiem średniej rocznej temperatury. Również wartości wskaźnika bioróżnorodności Shannon'a wskazują na istotnie wyższą bioróżnorodność w strefie klimatu subarktycznego Dfc, w porównaniu do strefy charakteryzującej się klimatem Dfb. Wyniki pracy wskazują na konieczność odrzucenia hipotezy o spadku różnorodności grzybów ektomykoryzowych wraz ze spadkiem średniej rocznej temperatury.

Obserwowane różnice w wartości wskaźnika Shannon'a są powodowane zwiększeniem bioróżnorodności w obrębie grupy grzybów tworzących owocniki typu agarikoidalnego. Różnorodność tych taksonów jest najwyższa w strefie klimatycznej charakteryzującej się średnią roczną temperaturą niższa od 0°C, czyli powyżej 60°N. Wyniki badań wskazują na to, iż bogactwo rodzajów grzybów ECM tworzących owocniki innego typu niż agarikoidalne nie zmienia się w istotnie pomiędzy wyznaczonymi strefami temperaturowymi. Jest za to istotnie statystycznie wyższe niż bogactwo rodzajów grzybów

typu agarikoidalnego. W pracy udział sekwencji *Piloderma*, tworzących owocniki typu resupinatowego wyniósł 26,8%, *Scleroderma* o bulwiastych owocnikach 2,9% - dla porównania rodzaj *Amanita* 0,025%, a *Boletus* 0,004% wszystkich otrzymanych sekwencji. Dzięki zastosowanej w pracy metodyce i badaniu podziemnej struktury zbiorowiska grzybów możliwe było wyróżnienie taksonów wytwarzających różne formy owocników. Z uwagi na fakt, iż metaanalizy dotyczące rozmieszczenia i struktury zbiorowisk grzybów opierają się głównie na repozytoriach owocników grzybów, często w analizach wykonanych w oparciu o te zbiory brakuje informacji dotyczącej rodzajów *Piloderma* oraz innych należących do rzędu *Atheliales* (Krah i in., 2019; Bässler, 2022).

Różnorodność biologiczna roślin zwykle wzrasta wraz z temperatura i opadami atmosferycznymi (Fei i in., 2018) oraz maleje wraz z odległością od równika (Hillebrand, 2004; Amundson i in., 2015). Natomiast różnorodność grzybów kształtuje się przeciwieństwie, odnotowano rosnącą bioróżnorodnością grzybów klimacie W umiarkowanym, a regiony cechujacych się największym bogactwem odnotowano na dużych szerokościach geograficznych (Větrovský i in., 2019). Co więcej, metaanaliza wykonana na zbiorze danym zawierającym grzyby reprezentujące różne gildie ekologiczne (np. saprotrofy, symbionty, patogeny) (Větrovský i in., 2019) wykazała również, że w skali globalnej różnorodność grzybów wykazuje umiarkowaną ujemną zależność od temperatury. Istnieją również dowody na to, że w niektórych przypadkach rosnąca temperatura i dostępność wody sprzyja gatunkom bardziej konkurencyjnym, co może ograniczyć współistnienie gatunków, a tym samym różnorodność (Pugnaire i Luque, 2001). Każdy gatunek roślin produkuje unikalną w składzie chemicznym ściołę oraz wydzieliny korzeniowe, które wpływają na bezpośrednie otoczenie w glebie oraz kształtują społeczność drobnoustrojów ryzosfery (Otsing i in., 2021). Kohout i in. (2011) odkryli, że zmiany w zbiorowiskach grzybów ektomykoryzowych gatunków sosny (Pinus strobus i Pinus sylvestris) mogły być spowodowane selektywnym działaniem (stymulującym lub hamującym) niektórych karłowatych krzewów z rodziny wrzosowatych (Vaccinium myrtillus i Vaccinium vitisidaea).

Stoi to w zgodzie również z wykazaną w niniejszej pracy dużą różnorodnością ektomykoryzowych symbiontów sosny na wyższych szerokościach geograficznych w

Szwecji. Duża różnorodność grzybów ektomykoryzowcych w strefie klimatycznej Dfc może wiązać się z cechami klimatu kontynentalnego, który charakteryzuje się dużą zmiennością sezonową oraz dużymi dobowymi wahaniami temperatur w porównaniu z klimatem morskim (Xu i in., 2013b) występującym na południu Szwecji. Klimat morski jest kontrolowany przez obecność dużych zbiorników wodnych, łagodne powietrze nawiewane na ląd reguluje temperaturę tego obszaru tworząc stabilny mikroklimat (Peel i in., 2007; Cheng i in, 2022).

Andrew (i in., 2018) w pracy nad czynnikami warunkującymi różnorodność grzybów w Europie również podkreśla znaczenie czynników klimatycznych dla obserwowanego bogactwa gatunkowego owocników grzybów wielkoowocnikowych. Temperatura, zarówno średnia roczna, jak i jej zakres, była skorelowana z bogactwem gatunkowym, które zmniejszało się wraz z ekstremalnymi średnimi temperaturami rocznymi (zimne lub ciepłe), a zwiększało wraz z roczną zmiennością temperatury (sezonowością). Rozróżnienie w analizie średniej rocznej temperatury panującej na danym obszarze oraz zakresu sezonowych wahań temperatury wskazuje, w jaki sposób regiony północne, z niższymi średnimi temperaturami rocznymi, ale sezonowo ekstremalne (cechujące się dużymi sezonowymi wahaniami temperatury lub opadów) mogą sprzyjać większej różnorodności grzybów (Andrew i in., 2018). Również badania nad różnorodnościa filogenetyczna zbiorowisk grzybów wielkoowocnikowych w Europie wykazały, iż w obszarach charakteryzujących się mniej wyraźną sezonowością (klimat morski) różnorodność była niższa, w porównaniu do obszarów o wysokim poziomie sezonowości (klimat kontynentalny). Ponadto, również bogactwo gatunkowe było pozytywnie skorelowane z sezonowością temperatur (Bässler, 2022).

Jednym z sugerowanych wyjaśnień jest fakt, że siedliska o większej sezonowości charakteryzują się większą liczbą nisz temperaturowych zsumowanych w ciągu roku, co pozwala na współistnienie większej liczby gatunków z różnych linii filogenetycznych (MacArthur i Wilson 1967; Tonkin i in, 2017). Na poparcie tego wyjaśnienia badania eksperymentalne dotyczące zbiorowisk grzybów w zmiennych warunkach wilgotności wykazały, że bogactwo gatunków wzrasta w zmiennych, a nie stabilnych warunkach mikroklimatu (wilgotności) (McLean i Huhta, 2000).

W badanym transekcie również struktura taksonomiczna zbiorowisk grzybów ektomykoryzowych, różni się znacznie między obszarami pobierania próbek. Czynniki środowiskowe kształtują zbiorowiska symbiontów korzeniowych od drzewostanów zdominowanych przez *Suillus* (43% otrzymanych sekwencji z powierzchni o MAT > 3°C należało do tego rodzaju), do zbiorowisk zdominowanych przez rodzaj *Piloderma*. Liczba sekwencji *Piloderma* malała wraz ze wzrostem MAT (38%, 23%, 7%) – co jest, z kolei przeciwieństwem liczby sekwencji należących do *Suillus* (15%, 13%, 43%) i *Tylospora* (1%, 9%, 17%). W każdej strefie wykazano również obecność *Cortinarius* oraz *Russula* – zmienność pomiędzy tymi pięcioma taksonami miała największy wpływ na obserwowane różnice w strukturze taksonomicznej zbiorowisk (Tabela 4.2.13).

Grzyby z rodzaju *Russula* występują licznie, a ich różnorodność gatunkowa jest wysoka w strefie borealnej i niższych szerokościach geograficznych strefy arktycznej (ang. low arctic), następnie spada na wyższych szerokościach geograficznych charakterystycznych dla strefy arktycznej (Timling i in., 2012). W badanym transekcie obejmującym terytorium Szwecji wykazano, iż grzyby z rodzaju *Russula* były dominującym komponentem zbiorowisk na powierzchniach o MAT 0 - 3°C (w środkowej części transektu). Natomiast wraz ze spadkiem średniej rocznej temperatury < 0°C udział sekwencji *Russula* spadł z 28 do 14%. Również Timling i in. (2012) obserwowali spadek liczności i różnorodności w obrębie tego rodzaju w podstrefach klimatycznych północnoamerykańskiej strefy arktycznej.

Wyniki sugerują, że rodzaj *Russula* może być mniej przystosowany do warunków klimatycznych panujących na wyższych szerokościach geograficznych, niż na przykład rodzaj *Cortinarius*. Grzyby z rodzaju *Cortinarius* są szeroko rozpowszechnione w strefie klimatu umiarkowanego, jednak nie stanowią dominującego składnika zbiorowisk w rejonach o klimacie ciepłym i umiarkowanym. Stają się bardziej powszechne w lasach borealnych (Jonsson i in. 1999) i przeważają strukturę taksonomiczną grzybów ektomykoryzowych w warunkach strefy arktycznej i klimacie alpejskim (Timling i in., 2012).

Chociaż położenie geograficzne jest ściśle związane ze zmiennymi klimatycznymi, istnieje również nierozerwalny związek między lokalizacją a dostępnością azotu (Sponseller i in., 2016). W szczególności południowy region Szwecji, charakteryzujący się klimatem

Dfb, cechuje się od trzech do ośmiu razy większą depozycją związków azotu pochodzenia antropogenicznego, niż północny rejon kraju (Karlsson i in., 2022). Depozycja azotu jest głównym czynnikiem kształtującym zbiorowiska grzybów ektomykoryzowych (Corrales i in., 2017). Zmiany w odczynie pH gleby w wyniku zwiększonej podaży azotu powodują znaczne różnice w liczebności i strukturze tych zbiorowisk (Guo i in., 2021; Hay i in., 2015). Różne taksony wykazują odmienną wrażliwość na depozycję azotu, jej wysoki poziom może doprowadzić do wyeliminowania ze środowiska grzybów wrażliwych na jego wysoką dostępność takich jak *Cortinarius, Tricholoma, Piloderma* czy *Suillus* (Boeraeve i in., 2018), których zmiana udziału została zaobserwowana w transekcie.

Różnice we wrażliwości grzybów ektomykoryzowych na zwiększona podaż azotu są wiązane z różnymi typami eksploracji strzępek. Grzyby reprezentujące typy eksploracji na krótkie odległości i kontaktowe dominują przy wysokiej dostępności azotu, podczas gdy typy eksploracji na duże odległości dominują w warunkach ograniczonej dostępności azotu (Sterkenburg i in., 2015). Taksony o typie eksploracji na długie odległości takie jak Suillus (Agerer, 2001) mogą dominować w zbiorowiskach w warunkach bardzo niskiej oraz bardzo wysokiej dostępności azotu (Wang i in., 2022). Jednakże, zwiększona podaż azotu do ekosystemów dotychczas ograniczonych jego dostępnością, może prowadzić do wzrostu zapotrzebowania roślin na fosfor (Akselsson i in., 2008). Zmiana proporcji składników pokarmowych może stymulować alokację asymilatów do grzybów o wyższej zdolności mobilizacji fosforu (Lilleskov i in., 2019) - typy eksploracji na długie i średnie odległości (Plassard i in., 2011). Stąd, dominacja rodzaju Suillus w próbach z miejsc o najwyższej zawartości azotu (strefa MAT > 3°C) nie musi być łączona z zachowaną u tego symbiotycznego rodzaju aktywnością nitrogenazy oraz posiadaniem zdolności do proteolitycznej mobilizacji azotu organicznego (Rineau i in., 2016), a może wynikać z innych cech związanych z reprezentowanym typem eksploracji. W tej strefie znamienna jest natomiast względna obfitość sekwencji należących do rodzaju Russula. Rodzaj ten zawiera nitrofilne gatunki o kontaktowym i krótkim typie eksploracji (Hobbie i Agerer, 2010) jednak jedynie 4% odczytów ze strefy o najwyższej zawartości azotu zostało przypisane do tego rodzaju. Rodzaj Piloderma, cechujący się typem eksploracji na średnie odległości (Agerer, 2001), był dominującym rodzajem grzybów ektomykoryzowych w próbach pobranych z ubogich w związki azotu powierzchni na północy Szwecji. Grzyby z rodzaju *Piloderma* preferują pozyskiwanie azotu ze źródeł organicznych oraz posiadają możliwość produkcji lakazy (Chen i in., 2003), przez co mogą być wydajnymi symbiontami sosny w tych warunkach.

Wraz ze wzrostem szerokości geograficznej obserwujemy spadek średniej ilości opadów. Terytorium Szwecji charakteryzuje się średnią opadów atmosferycznych od 689 mm na południu kraju, poprzez 585 mm do 395 mm na północy (worldclim.org). Obserwowany dla rodzaju *Piloderma* rosnący gradient obfitości otrzymanych sekwencji w próbach wraz ze wzrostem szerokości geograficznej stoi w opozycji do gradientu opadów. Otrzymane wyniki są zgodne z wynikami badań dotyczących zbiorowisk grzybów ektomykoryzowych sosny zwyczajnej na terytorium Szkocji, które wykazały negatywną korelację rodzaju *Piloderma* wraz ze zwiększonymi opadami (Jarvis i in., 2013).

Średnia rocznych opadów jest natomiast istotnym czynnikiem warunkującym skład zbiorowisk grzybów ektomykoryzowych w strefie cechującej się średnią roczną temperaturą powyżej 3°C, gdzie struktura zbiorowiska jest zdominowana przez rodzaj *Suillus*. Ten obszar, na południu Szwecji charakteryzuje się brakiem pokrywy śnieżnej w okresie zimy (Dietz i in., 2012; visibleearth.nasa.gov). Śnieg izoluje glebę od skrajnie niskich temperatur i wahań temperatury oraz chroni przed wiatrem i wysychaniem (Johansson i in., 2013). Wykazano, że *Suillus variegatus* ma potencjał łagodzenia wpływu stresu suszy. Inokulacja siewek *Pinus tabulaeformis* szczepem *Suillus variegatus*, w stresie suszy w warunkach kontrolowanych zmniejszyła śmiertelność siewek oraz zwiększyła biomasę korzeni i liści (Wang i in., 2021). Cecha ta może stanowić o sukcesie i dominacji tego taksonu na południu Szwecji.

Wyniki analiz przedstawionych w pracy wskazują, że w badanym transekcie czynniki środowiskowe związane ze zmiennością klimatyczną takie jak średnia opadów czy długość sezonu wegetacyjnego mają większy wpływ na strukturę składu taksonomicznego grzybów ektomykoryzowych sosny zwyczajnej niż zasobność gleby w makro- i mikroelementy. Obserwujemy wyraźną różnicę pomiędzy strukturą zbiorowisk grzybów ektomykoryzowych ze strefy o klimacie kontynentalnym, z łagodnym latem (Dfb), a strukturą zbiorowisk z klimatu subarktycznego – Dfc, oraz pomiędzy skrajnymi strefami. W niniejszej pracy wewnątrz strefy klimatycznej Dfc wyznaczono dwie podstrefy o średniej rocznej temperaturze w zakresie 0 - 3°C oraz < 0°C. Dowiedziono, iż czynnikami istotnie różnicującymi zbiorowiska grzybów ektomykoryzowych sosny na tym obszarze na dwa podzbiory: zdominowany przez *Russula* (0 - 3°C) oraz *Piloderma* (< 0°C) jest odczyn pH gleby oraz stężenie jonów żelaza. Chociaż równoleżnikowy gradient różnorodności jest jednym z najbardziej podstawowych i uderzających wzorców obserwowanych w przypadku wielu makroorganizmów (Hillebrand, 2004), nie znaleziono dowodów na spadek wraz z szerokością geograficzną bogactwa gatunków grzybów ektomykoryzowych związanych z *Pinus sylvestris*.

5.3 Zmienność cech funkcjonalnych korzeni drobnych oraz zbiorowisk grzybów ektomykoryzowych *Fagus sylvatica* w gradiencie zasobności gleby

Wyniki pracy jednoznacznie wskazują, że różnorodność gatunkowa grzybów ektomykoryzowych związanych z *Fagus sylvatica* jest determinowana przez właściwości fizykochemiczne gleby. Zaobserwowano istotną zmienność kompozycji gatunkowej oraz zmianę ilości korzeni I rzędu skolonizowanych przez symbionty ektomykoryzowe pomiędzy próbkowanymi powierzchniami o odmiennej charakterystyce dostępności składników pokarmowych.

W zależności od wieku, stanowiska oraz warunków doświadczalnych, buk pospolity może tworzyć związki symbiotyczne nawet z 79 jednostkami taksonomicznymi grzybów mykoryzowych (Pena i in., 2010). W niniejszym badaniu odnotowano obecność 29 różnych gatunków grzybów ektomykoryzowych pomimo, iż próby korzeni drobnych buka pobrane zostały ze stosunkowo niewielkiego obszaru obejmującego w przybliżeniu 160 m². W tym gatunki rzadkie lub zagrożone takie jak *Russula curtipes* czy *Byssocorticium atrovirens* (Wojewoda i Ławrynowicz, 2006). Zbiorowiska mykoryzowe dojrzałych drzewostanów są zwykle zdominowane przez jeden lub dwa gatunki grzybów (Horton i Bruns, 2001; Boeraeve i in., 2020). Prawidłowość ta została odnotowana również na badanej powierzchni, w poszczególnych próbach zawierających korzenie drobne buka. Wykazano w nich obecność od trzech do 10 genotypów oraz znaczną, często dziesięciokrotną liczebną dominację jednego z występujących w próbie morfotypów (Tabela 4.3.6 Załączniki).

Zarówno bogactwo gatunkowe jak i struktura taksonomiczna podziemnych zbiorowisk grzybów buka zwyczajnego uległa zmianie wraz z pozycją na stoku. Aczkolwiek obserwowane różnice bogactwa gatunkowego oraz wartości wskaźników Pielou i Shannon'a pomiędzy próbami pobranymi z różnych pozycji na stoku nie są istotne statystycznie. Wyniki wskazują na mniejszą bioróżnorodność i dominujący udział jednego taksonu w próbach pozyskanych z pozycji p4 – korzenie pierwszego rzędu drzew z tego piętra w 75% były skolonizowane przez grzyby należące do tego samego rodzaju - *Tomentella*.

Wnioskowana na podstawie obserwacji różnorodność i obfitość grzybów ektomykoryzowych zasiedlających korzenie drzew często bywa uzależniona od sposobu pobierania prób. Zmienność składu taksonomicznego i liczebność skolonizowanych przez poszczególne taksony wierzchołków korzeni jest tak duża, że przesunięcie lokalizacji próbki o kilka centymetrów może spowodować radykalną zmianę w obecności i liczebności gatunków (Horton i Bruns, 2001). W niniejszej pracy próbkowane drzewa oddalone były od siebie o około 10 m. Pomimo znacznej odległości pomiędzy miejscami pobrania prób, wyniki kanonicznej analizy głównych współrzędnych (CAP) wskazują na znaczne podobieństwa struktury grzybów ektomykoryzowych w próbach pobranych z tego samego piętra na stoku. Oznacza to, że zmienność zbiorowisk grzybów ektomykoryzowych pomiędzy poziomami na stoku jest większa niż zmienność w obrębie powtórzeń biologicznych, a zasobność gleby i warunki panujące na stoku istotnie wpływają na zbiorowisko grzybów ektomykoryzowych zasiedlających korzenie drobne buka. Przez wzgląd na fakt, że próby z piętra piątego oraz pierwszego wykazują w tej analizie podobieństwo, wydaje się że dystans pomiędzy poziomami nie stanowi czynnika kształtującego te zbiorowiska. Wykonane analizy wskazują natomiast na wiodącą rolę pH oraz zasobności gleby w tlenek fosforu V na kształtowanie zbiorowisk grzybów ektomykoryzowych buka na badanym obszarze.

Ukształtowanie terenu na powierzchni badawczej wytworzyło naturalny gradient składników odżywczych i mineralnych. Stosunek węgla do azotu wskazuje, że żyzność gleby na powierzchni badawczej maleje liniowo wraz z kierunkiem nachylenia (pomiędzy piętrami p1-p4), aż do jej podnóża, gdzie ma miejsce akumulacja próchnicy oraz substancji mineralnych. Zmiana zawartości tlenku magnezu w glebie pomiędzy piętrami dobrze oddaje liniową charakterystykę zmian zawartości większości badanych pierwiastków i jest

przeciwna do zawartości jonów potasowych. Uzyskane wyniki korespondują z obserwacjami Liu i in. (2020) i pokazują, że topografia zbocza znacząco wpływa na właściwości fizykochemiczne gleby.

Zawartość tlenku fosforu V w 100g gleby na powierzchni badawczej jest bardzo niska (wg PN-R-04023:199) wynosi średnio 2,7 mg i oscyluje pomiędzy 1,76 a 3,45 mg/100g gleby. Zmiany zasobności gleby w ten związek nie wykazywały trendu liniowego. Zaobserwowano niewielki wzrost zawartości tlenku fosforu V pomiędzy piętrami p1-p3-p5 oraz spadek pomiędzy piętrami p1-p2 i p3-p4. Wzór ten odpowiada ukształtowaniu terenu. Topografia pięter p1-p3-p5 umożliwia akumulację materii organicznej, natomiast powierzchnie p2 oraz p4 znajdują się na większej stromiźnie. Pod względem zawartości jonów wapniowych, piętra p3 oraz p4 charakteryzują się pięcio- oraz dziewięcio- krotnie niższym ich stężeniem w porównaniu ze szczytem zbocza. Lekkie, piaszczyste podłoże oraz kwaśny odczyn gleby tworzą sprzyjające warunki do wypierania jonów wapnia i magnezu z kompleksu sorpcyjnego i ich wymywania w głąb profilu glebowego (Spychaj-Fabisiak i in., 1999).

Presja środowiskowa, związana z najniższą na badanej powierzchni (czwarty poziom) zawartością tlenku fosforu V, jonów wapnia i magnezu spowodowała, że pomimo obfitości skolonizowanych końcówek ektomykoryzowych, struktura zbiorowiska jest zdominowana przez udział jednego taksonu - rodzaj *Tomentella*. Tym samym bioróżnorodność na tym stanowisku w porównaniu do pozostałych pięter jest najniższa. Dominacja gatunków z rodzaju *Tomentella* w środowisku niskiej żyzności gleby sugeruje, że rodzaj ten odgrywa ważną rolę w pozyskiwaniu zasobów w tych warunkach. Wykazano, że grzyby z rodzaju *Tomentella* posiadają geny kodujące białka nadające im zdolność do enzymatycznego rozkładu substratów organicznych, co czyni je efektywnymi w mobilizacji azotu związanego w biopolimerach, takich jak białka czy chityna (Courty i in., 2005). Ponadto gatunki grzybów z rodzaju *Tomentella* cechują się wyższą aktywnością fosfatazy niż np. gatunki z rodzaju *Russula* (Tedersoo i in., 2012).

Udział końcówek ECM oznaczonych jako *Cenococcum* w próbach pobranych z poszczególnych pięter na stoku odzwierciedla poziom zasobności gleby w substancje pokarmowe, takie jak azot organiczny i wynosi powyżej 22% w miejscach zasobnych w

tlenek fosforu V w ilości większej niż 3,0 mg/100g gleby oraz poniżej 12% przy stężeniu tlenku fosforu V poniżej 2,14 mg/100g gleby. Natomiast obecność końcówek ektomykoryzowych wytworzonych przez przedstawicieli rodziny *Cortinarius* pomimo, iż poprzez produkcję i uwalnianie kwasów organicznych może mobilizować nieorganiczny fosfor (Zavišić i in., 2016), jest wyraźnie ograniczona przez poziom tlenku fosforu V niższy niż 3,0 mg/100g gleby. Na badanej powierzchni mamy do czynienia z kwaśnym odczynem gleby. Wiadomo, że kiedy pH gleby spada poniżej 5,5 mobilizacji ulega Al³⁺ i wiąże się z nieorganicznym fosforem czyniąc go mniej dostępnym dla roślin (Kluber i in., 2012). Dlatego strategia pozyskiwania fosforu jaką prezentuje rodzaj *Cortinarius* na badanej powierzchni może być nieefektywna, a struktura taksonomiczna symbiontów zasiedlających korzenie drobne buka zmienia się na korzyść bardziej wydajnych gatunków.

W glebach o kwaśnym odczynie fosforany reagują z żelazem i glinem tworząc nierozpuszczalne związki niedostępne dla roślin (Penn i Camberato, 2019). Objawy niedoboru fosforu obejmują zmniejszoną ekspansję liści, wzrost zawartości chlorofilu oraz zmniejszenie proporcji pęd/korzeń spowodowanej znacznym zahamowaniem wzrostu pędów, ale nie korzeni (Hawkesford i in., 2012). Również siewki buka wzrastające w warunkach niedoboru fosforu w podłożu (skorelowanym z niskim odczynem gleby) reagują zwiększonym tempem wzrostu korzeni. Zatem tempo wzrostu korzeni można interpretować jako aklimatyzację do niskiej podaży fosforu (Ljungström i Stjernquis, 1995). Wyższa wartość SRL, mniejsza średnica korzeni oraz zwiększenie ilości wierzchołków korzeniowych to mechanizmy pozwalające roślinom na zwiększenie objętości penetrowanej gleby (Comas i Eissenstat, 2004; Ostonen i in., 2007b; Zang i in., 2021). W naturalnych lasach południowej Finlandii SRL korzeni drobnych *Betula pendula* (L.) zmniejsza się wraz ze wzrostem zasobności gleby i jest najniższe w drzewostanach bogatych w składniki odżywcze (Kalliokoski i in., 2010).

Pomimo, że wytwarzanie dłuższych, ale cieńszych korzeni jest powszechną strategią eksploracji gleby, a tym samym pozyskiwania wody i składników mineralnych, Zadworny i in. (2015) wykazali brak różnic w morfologii korzeni drobnych *Quercus robur* (L.) pobranych ze stanowisk o kontrastującej żyzności gleby, zlokalizowanych w centralnej Polsce. Natomiast świerk pospolity oraz sosna zwyczajna zwiększają pobieranie składników

pokarmowych poprzez zwiększenie produkcji drobnych korzeni, a tym samym całkowitą liczbę wierzchołków ECM i powierzchnię gleby zajmowaną przez grzybnię. Obydwa gatunki drzew reagują na niedobór azotu utrzymaniem większej liczby wierzchołków ECM na jednostkę liści (Helmisaari i in., 2009).

Wyniki niniejszej analizy wskazuja, że SRL korzeni drzew pobranych z piętra 4 – najuboższego w składniki mineralne w stosunku do pozostałych pięter – jest porównywalny z wartościami uzyskanymi z pomiaru korzeni z pięter 1-3, natomiast liczba końcówek ECM jest wielokrotnie wyższa. Wykryto również dodatnią korelację z ilością końcówek ektomykoryzowych z procentową zawartością glukozy w korzeniach drobnych, co świadczy o zwiększonej podaży weglowodanów niezbędnych do utrzymania i wzrostu dużej ilości symbiontów grzybowych w warunkach środowiska ubogiego w zasoby mineralne (Nehls i in., 2007). Glukoza jest cukrem, który powstaje w procesie fotosyntezy w liściach i jest transportowany do korzeni w formie wielocukrów (Heldt i Piechulla, 2011). Sacharoza ulega hydrolizie do glukozy przez kwaśne inwertazy pochodzenia roślinnego, co jest jednym z mechanizmów umożliwiających kontrolę wymiany elementów odżywczych między partnerami symbiozy (Nehls i in. 2007; Stuart i Plett, 2020). Ponieważ zapotrzebowanie energetyczne symbiontów jest zaspokajane przez autotrofy, grzyby ektomykoryzowe efektywnie konkurują o dostęp do organicznych form azotu i fosforu związanych w ściółce z mikroorganizmami glebowymi oraz grzybami saprotroficznymi (Read i Perez-Moreno, 2003; Lindahl i in., 2007). Możliwy jest rozwój strzepek grzybni poza strefę wyczerpania składników odżywczych otaczającej system korzeniowy żywiciela oraz enzymatyczna mobilizacja związków, które zwykle są niedostępne dla rośliny (Smith i Read, 2008). Niektóre sposoby, za pomocą których rośliny żywicielskie regulują powiązania z grzybami ektomykoryzowymi, obejmują kontrolowanie zasobów węgla przydzielonych symbiontom, ograniczanie kolonizacji korzeni przez niepożądane gatunki, a nawet złuszczanie wierzchołków korzeni mykoryzowych utworzonych przez niepożądane, mniej wydajne w panujących warunkach środowiska gatunki (Nehls i in., 2016).

W ciągu ostatniego stulecia w wielu lasach strefy umiarkowanej doszło do znacznej antropogenicznej depozycji azotu oraz zakwaszenia gleby (Lovett i Goodale, 2011). Chociaż przyjmuje się, że produkcja pierwotna umiarkowanych lasów liściastych jest ograniczona

dostępnością azotu, czynniki antropogeniczne zwiększają możliwość limitowania produktywności ekosystemów leśnych dostępnością fosforu (Kluber i in., 2012). Co więcej, dostępność fosforu w formie nieorganicznej jest w dużej mierze kontrolowana przez pH gleby. Właściwości chemiczne fosforu sugerują, że gleby kwaśne (tj. < 5 pH) są szczególnie podatne na jego niedobory (Goldberg i in., 1996; Penn i Camberato, 2019). Badania (Morris i in., 2008; Dickie i in., 2009) sugerują, iż ogólna różnorodność grzybów ektomykoryzowych może być bardziej istotna dla pozyskiwania fosforu niż skład społeczności symbiontów. Niniejsze wyniki, pozyskane z powierzchni leśnej charakteryzującej się odczynem pH warstwy organicznej gleby < 3,5 potwierdzają rolę odczynu pH oraz fosforu w kształtowaniu zbiorowisk symbiontów korzeniowych buka. Zbiorowiska grzybów opisane w niniejszej pracy wykazały zmiany składu i struktury w odpowiedzi na warunki fizykochemiczne gleby. Wskazują one nie tylko na złożoność zagadnienia, ale również na plastyczność układu gospodarz-symbiont oraz istnienie taksonów o większej wydajności – szczególnie efektywnych w pozyskiwaniu ograniczonych zasobów.

6. Podsumowanie i wnioski

- I. Zawartość pierwiastków biogennych N i P w korzeniach chłonnych I rzędu *P. sylvestris* (L.) nie ulega istotnej zmianie w transekcie Szwedzkim oraz transekcie Fińskim.
- II. Warunki środowiskowe zmieniające się wraz z gradientem szerokości geograficznej, istotnie determinowały zawartość makroelementów (Mg, Ca) i mikroelementów (Cu, Zn) w korzeniach chłonnych I rzędu *P. sylvestris* (L.). Wykazano dodatnią korelację pomiędzy stężeniem w korzeniach chłonnych I rzędu *P. sylvestris* magnezu, wapnia oraz cynku, a średnią roczną temperaturą. Korelacja między udziałem miedzi w korzeniach I rzędu a średnią roczną temperaturą w transekcie Szwedzkim jest dodatnia, natomiast w transekcie Finlandii ujemna, czego nie można wytłumaczyć poziomem zawartości pierwiastków w glebie.
- III. Genotyp w wyższym stopniu kształtuje wzorzec adaptacji struktury korzeni chłonnych I rzędu do wzrostu w transektach Szwedzkim oraz Fińsko-Polskim niż warunki środowiskowe:
- wraz ze wzrostem szerokości geograficznej w Szwecji ma miejsce spadek gęstości tkanek oraz wzrost specyficznej powierzchni właściwej korzeni chłonnych I rzędu. Specyficzna długość korzeni I rzędu nie jest skorelowana ze średnią roczną temperaturą;
- w traksekcie Fińsko-Polskim szerokości geograficznej wykazano korelację pomiędzy średnią roczną temperaturą, a specyficzną długością oraz specyficzną powierzchnią właściwa korzeni I rzędu. Gęstość tkanek korzeni absorpcyjnych nie jest powiązana ze średnią roczną temperaturą, jest natomiast istotnie wyższa niż w populacji występującej w Szwecji.
- IV. Niezależnie od warunków środowiskowych panujących na północy lub południu Szwecji, korzenie *P. sylvestris* cechowały się podobnym wskaźnikiem bogactwa taksonomicznego zasiedlających je grzybów ektomykoryzowych. Obserwowano zwiększenie różnorodności w obrębie grupy grzybów tworzących owocniki typu agarikoidalnego w strefie klimatycznej charakteryzującej się MAT < 0°C.</p>
- V. Wyrazem przystosowania do wzrostu w ubogim i chłodnym środowisku północnej Szwecji jest zmiana struktury zbiorowisk grzybów ektomykoryzowych. Przy mniejszych wartościach temperatury rocznej w zbiorowiskach dominują grzyby z rodzaju *Piloderma*, a przy większych wartościach MAT w zbiorowiskach dominują grzyby z rodzaju *Suillus*.
- **VI.** Przystosowaniem *Fagus sylvatica* do wzrostu w ubogim środowisku jest zwiększenie liczby korzeni I rzędu oraz zmiana struktury taksonomicznej zbiorowisk grzybów ektomykoryzowych.

7. Załączniki

| ID | szer. (N) | dł. (E) | wys. [m] | MGS [dni] | MAT [°C] | MGT [°C] | max. temp. NC w miesiącu [°C] | min. temp. NZ w miesiącu [°C] | MAP [mm/r ⁻¹] | opady w NDM [mm] | opady w NM [mm] |
|------------|-----------|------------|-------------|--------------|----------|----------|-------------------------------------|-------------------------------------|------------------------------|---------------------|--------------------|
| S 1 | 56,42 | 14,22 | 125 | 202 | 6,90 | 14,04 | 20,3 | -4 | 679 | 210 | 121 |
| S2 | 58,86 | 14,86 | 110 | 186 | 5,88 | 14,03 | 21,7 | -7 | 628 | 211 | 104 |
| S 3 | 59,42 | 15,04 | 210 | 176 | 5,06 | 13,51 | 21,3 | -8,3 | 689 | 233 | 114 |
| S4 | 60,36 | 15,18 | 345 | 166 | 3,74 | 12,79 | 20,6 | -10,8 | 718 | 251 | 117 |
| S5 | 61,10 | 15,26 | 290 | 165 | 3,44 | 12,73 | 20,5 | -11,5 | 657 | 242 | 103 |
| S 6 | 61,79 | 15,65 | 195 | 166 | 3,42 | 12,81 | 20,4 | -12 | 621 | 230 | 100 |
| S 7 | 62,59 | 15,63 | 230 | 161 | 2,89 | 12,31 | 19,7 | -12,9 | 596 | 225 | 95 |
| S8 | 63,27 | 16,82 | 145 | 159 | 2,57 | 12,20 | 19,8 | -14 | 583 | 210 | 95 |
| S9 | 64,00 | 17,40 | 375 | 146 | 1,11 | 11,25 | 19,1 | -16,3 | 580 | 209 | 94 |
| S10 | 64,53 | 18,34 | 290 | 140 | 0,46 | 11,14 | 19,4 | -17,9 | 584 | 211 | 97 |
| S11 | 65,13 | 19,47 | 310 | 137 | 0,08 | 11,06 | 19,3 | -18,5 | 556 | 201 | 90 |
| S12 | 65,88 | 19,54 | 370 | 132 | -0,55 | 10,73 | 19 | -19,5 | 521 | 202 | 79 |
| S13 | 66,66 | 19,95 | 350 | 129 | -0,93 | 10,44 | 18,6 | -19,9 | 484 | 196 | 70 |
| S14 | 67,19 | 20,96 | 360 | 123 | -1,27 | 9,78 | 17,8 | -19,4 | 479 | 190 | 73 |
| S15 | 67,97 | 20,46 | 380 | 114 | -1,69 | 8,63 | 16,3 | -18,2 | 488 | 199 | 75 |
| S16 | 68,35 | 18,80 | 390 | 118 | 0,05 | 8,43 | 15,4 | -12,8 | 395 | 158 | 57 |
| F1 | 60,74 | 24,50 | 113 | 173 | 4,18 | 13,69 | 21,1 | -10,7 | 632 | 80 | 31 |
| F2 | 62,55 | 23,96 | 172 | 155 | 2,33 | 12,09 | 20,5 | -13,8 | 590 | 80 | 28 |
| F3 | 63,54 | 24,93 | 144 | 151 | 2,14 | 12,29 | 20,5 | -14 | 552 | 77 | 27 |
| F4 | 64,56 | 26,22 | 104 | 148 | 1,6 | 12,16 | 20,3 | -15,2 | 511 | 73 | 25 |
| F5 | 65,57 | 27,47 | 201 | 136 | 0,258 | 11,21 | 19,6 | -17,2 | 546 | 73 | 28 |
| F6 | 66,58 | 28,17 | 223 | 127 | -0,633 | 10,29 | 18,7 | -18 | 550 | 71 | 28 |
| F7 | 68,54 | 27,69 | 245 | 119 | -1,470 | 9,1 | 17 | -18,9 | 438 | 68 | 19 |
| F8 | 69,63 | 29,05 | 107 | 120 | 0,566 | 8,18 | 14,6 | -12,2 | 461 | 64 | 22 |
| P1 | 51,76 | 14,77 | 91 | 235 | 9,004 | 16,93 | 23,9 | -4 | 570 | 70 | 32 |
| P2 | 51,29 | 16,69 | 125 | 230 | 8,35 | 16,33 | 23,6 | -5,9 | 552 | 80 | 25 |
| P3 | 51,27 | 19,77 | 214 | 227 | 7,75 | 16,31 | 23,4 | -7,5 | 583 | 84 | 27 |
| P6 | 54,01 | 22,97 | 165 | 201 | 6,263 | 15,15 | 21,8 | -8,1 | 594 | 79 | 25 |

 Tabela 3.1.1 Położenie geograficzne i charakterystyka klimatyczna powierzchni badawczych na podstawie danych pochodzących z globalnego zbioru danych klimatycznych (worldclim.org)

Oznaczenia i skróty: S – Szwecja; F – Finlandia; P – Polska; szer. (N) – szerokość geograficzna; dł. (E). – długość geograficzna; wys. – wysokość nad poziomem morza; MGS – średnia długość sezonu wegetacyjnego; MAT - średnia roczna temperatura; MGT – średnia temperatura sezonu wegetacyjnego; NC – najcieplejszy miesiąc; NZ – najzimniejszy miesiąc; MAP – średnie roczne opady; NDM – najbardziej deszczowy miesiąc; NM – najbardziej suchy miesiąc

| | | | | frako (średnica | ja piasku 0,05 - 2,0 mm | ı) | | frakcja pyłu (średnica 0,002 - 0,05 mm) | | yłu 0,05 mm) | — frakcja iłu | | |
|------------|-----------|--------------------------------|--------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|-------------------------------------|------------------------------------|--|------------------------------------|-------------------------------|------------------------------|--|--|
| ID | szer. (N) | b. gruby (1,0 - 2,0 mm) [%] | gruby (0,5 - 1,0 mm) [%] | średni (0,25 - 0,5 mm) [%] | drobny (0,1 - 0,25 mm) [%] | b. drobny (0,05 - 0,1 mm) [%] | wszystkie frakcje piasku [%] | gruby (0,02 - 0,05 mm) [%] | drobny (0,002 - 0,02 mm) [%] | wszystkie frakcje pyłu [%] | (średnica < 0,002 mm) [%] | | |
| S1 | 56.42 | 1 | 14 | 22 | 18 | 14 | 68 | 13 | 15 | 28 | 4 | | |
| S2 | 58.86 | 0 | 8 | 19 | 17 | 15 | 59 | 17 | 21 | 38 | 3 | | |
| S3 | 59.42 | 1 | 17 | 19 | 18 | 14 | 69 | 13 | 15 | 28 | 4 | | |
| S4 | 60.36 | 4 | 26 | 13 | 14 | 8 | 65 | 11 | 19 | 30 | 5 | | |
| S5 | 61.10 | 0 | 7 | 31 | 30 | 11 | 79 | 7 | 11 | 18 | 3 | | |
| S6 | 61.79 | 7 | 43 | 11 | 16 | 7 | 83 | 7 | 8 | 15 | 2 | | |
| S7 | 62.59 | 7 | 46 | 13 | 12 | 5 | 84 | 6 | 9 | 14 | 2 | | |
| S 8 | 63.27 | 0 | 12 | 25 | 21 | 13 | 70 | 11 | 16 | 26 | 3 | | |
| S9 | 64.00 | 0 | 12 | 23 | 13 | 10 | 57 | 13 | 25 | 38 | 6 | | |
| S10 | 64.53 | 0 | 10 | 21 | 18 | 12 | 62 | 13 | 21 | 34 | 5 | | |
| S11 | 65.13 | 1 | 17 | 19 | 11 | 9 | 56 | 15 | 25 | 40 | 5 | | |
| S12 | 65.88 | 1 | 12 | 20 | 18 | 14 | 65 | 15 | 16 | 31 | 4 | | |
| S13 | 66.66 | 0 | 11 | 21 | 17 | 12 | 60 | 15 | 21 | 36 | 5 | | |
| S14 | 67.19 | 4 | 28 | 18 | 24 | 9 | 83 | 7 | 8 | 15 | 2 | | |
| S15 | 67.97 | 1 | 19 | 19 | 15 | 11 | 65 | 13 | 19 | 32 | 4 | | |
| S16 | 68.35 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | | |
| F1 | 60.74 | 1 | 14 | 21 | 22 | 14 | 72 | 13 | 12 | 24 | 3 | | |
| F2 | 62.55 | 4 | 31 | 19 | 16 | 9 | 78 | 10 | 10 | 20 | 2 | | |
| F3 | 63.54 | 2 | 22 | 18 | 17 | 12 | 72 | 10 | 16 | 26 | 3 | | |
| F4 | 64.56 | 7 | 51 | 9 | 8 | 7 | 82 | 9 | 7 | 17 | 1 | | |
| F5 | 65.57 | 5 | 44 | 24 | 12 | 4 | 88 | 6 | 5 | 10 | 2 | | |
| F6 | 66.58 | 1 | 16 | 22 | 13 | 9 | 61 | 14 | 22 | 35 | 4 | | |
| F7 | 68.54 | 0 | 12 | 25 | 19 | 11 | 67 | 9 | 19 | 28 | 5 | | |
| F8 | 69.63 | 2 | 22 | 20 | 17 | 12 | 72 | 12 | 13 | 25 | 3 | | |
| P1 | 51.76 | 5 | 50 | 29 | 9 | 1 | 94 | 3 | 2 | 5 | 1 | | |
| P2 | 51.29 | 3 | 37 | 44 | 11 | 1 | 96 | 2 | 2 | 4 | 1 | | |
| P3 | 51.26 | 3 | 30 | 39 | 19 | 2 | 92 | 4 | 3 | 7 | 1 | | |
| P4 | 52.03 | 0 | 14 | 27 | 12 | 15 | 68 | 18 | 12 | 30 | 3 | | |
| P5 | 53.45 | 3 | 32 | 19 | 9 | 8 | 70 | 9 | 16 | 26 | 4 | | |
| P6 | 54.01 | 4 | 38 | 24 | 14 | 6 | 86 | 8 | 5 | 13 | 1 | | |

Tabela 3.1.2 Skład granulometryczny gleby z poszczególnych stanowisk badawczych

Podział na poszczególne frakcje zgodnie z zasadami Departamentu Rolnictwa Stanów Zjednoczonych (USDA) opisanymi w Soil Survey Manual (Ditzler i in., 2017).

| kraj | ID | szer. (N) | MAT | Ν | С | P | К | Mg | Ca | Na | В | Cu | Fe | Mn | Zn |
|------|-----|-----------|------|---------|----------|--------|--------|--------|---------|-------|------|------|----------------|-------|-------|
| | S1 | 56,4 | 6,9 | 10418,2 | 505912,6 | 977,8 | 1680,1 | 1619,5 | 6439,7 | 752,4 | 5,6 | 14,6 | 265,5 | 104,4 | 147,5 |
| | S2 | 58,9 | 5,9 | 15982,7 | 511373,5 | 2105,5 | 4100,3 | 1303,6 | 4172,5 | 930,8 | 7,2 | 16,9 | 239,0 | 112,8 | 162,9 |
| | S3 | 59,4 | 5,1 | 14488,3 | 506503,1 | 1890,1 | 3809,7 | 1175,2 | 4567,1 | 947,4 | 5,7 | 11,7 | 174,7 | 186,3 | 78,2 |
| | S4 | 60,4 | 3,7 | 12256,1 | 508687,1 | 1664,1 | 5203,3 | 1021,4 | 4456,9 | 869,8 | 4,9 | 12,7 | 1285,2 | 82,2 | 105,0 |
| | S5 | 61,1 | 3,4 | 13961,8 | 494832,9 | 1542,3 | 4899,4 | 769,7 | 3266,3 | 793,4 | 4,3 | 10,4 | 414,4 | 170,0 | 94,9 |
| | S6 | 61,8 | 3,4 | 15243,1 | 495897,5 | 1526,3 | 5323,0 | 913,2 | 3300,5 | 473,7 | 3,0 | 11,5 | 421,3 | 135,6 | 69,0 |
| | S7 | 62,6 | 2,9 | 14299,7 | 496126,7 | 1593,4 | 4681,3 | 1069,3 | 4667,7 | 816,7 | 5,6 | 9,4 | 254,2 | 130,3 | 53,1 |
| ecja | S8 | 63,3 | 2,6 | 15370,0 | 495685,5 | 2496,2 | 6735,8 | 1234,0 | 4913,4 | 841,5 | 7,0 | 13,1 | 316,6 | 230,8 | 116,3 |
| ŇZ | S9 | 64,0 | 1,1 | 13718,8 | 493430,7 | 1618,6 | 3411,1 | 1506,2 | 5651,0 | 783,4 | 5,3 | 7,5 | 1905,8 | 164,9 | 98,0 |
| S | S10 | 64,5 | 0,5 | 13340,7 | 494587,7 | 1961,2 | 5218,1 | 1229,4 | 4661,4 | 680,7 | 7,0 | 10,7 | 305,5 | 199,1 | 91,0 |
| | S11 | 65,1 | 0,08 | 14230,8 | 497994,3 | 1788,8 | 4688,0 | 655,7 | 2499,8 | 681,3 | 3,7 | 10,5 | 539 <i>,</i> 8 | 168,8 | 75,1 |
| | S12 | 65,9 | -0,6 | 14172,3 | 498569,7 | 1647,3 | 3605,8 | 966,9 | 3510,0 | 733,5 | 3,4 | 11,4 | 1444,2 | 156,1 | 89,4 |
| | S13 | 66,7 | -0,9 | 12132,0 | 489103,5 | 1567,8 | 3145,8 | 780,9 | 3020,2 | 753,4 | 3,3 | 9,1 | 2181,3 | 185,0 | 61,4 |
| | S14 | 67,2 | -1,3 | 8778,2 | 428190,9 | 1277,6 | 1416,1 | 942,3 | 3650,6 | 695,8 | 4,2 | 10,0 | 13808,2 | 178,6 | 35,8 |
| | S15 | 68,0 | -1,7 | 16061,3 | 513922,7 | 1544,1 | 3857,1 | 737,2 | 2918,4 | 735,7 | 3,2 | 11,1 | 1174,9 | 283,1 | 50,3 |
| | S16 | 68,4 | 0,05 | 18305,7 | 494411,3 | 1250,3 | 2083,9 | 789,1 | 3941,5 | 601,9 | 5,4 | 12,2 | 1358,3 | 344,6 | 47,2 |
| | F1 | 60,7 | 4,2 | 15790,8 | 497982,5 | 1529,3 | 2915,2 | 1545,0 | 6759,0 | 500,5 | 5,4 | 12,5 | 531,2 | 209,1 | 90,8 |
| | F2 | 62,5 | 2,3 | 14753,6 | 488567,4 | 1749,3 | 7265,4 | 1375,6 | 5216,8 | 537,7 | 6,7 | 17,5 | 587 <i>,</i> 0 | 195,5 | 179,0 |
| σ | F3 | 63,5 | 2,1 | 15551,1 | 485854,8 | 1669,6 | 3707,0 | 1469,3 | 6476,5 | 424,7 | 5,9 | 15,0 | 299,6 | 157,3 | 92,0 |
| ndi | F4 | 64,6 | 1,6 | 14523,8 | 500970,1 | 1761,3 | 4906,0 | 1231,8 | 4580,9 | 458,5 | 7,1 | 13,8 | 337,4 | 80,8 | 117,3 |
| inla | F5 | 65,6 | 0,25 | 15616,1 | 503312,0 | 1354,0 | 6324,4 | 913,3 | 3595,3 | 449,3 | 5,9 | 12,9 | 340,1 | 70,7 | 69,5 |
| ΪĒ | F8 | 69,6 | 0,6 | 16614,5 | 522870,1 | 1984,3 | 6866,5 | 1138,4 | 3236,8 | 620,1 | 3,5 | 20,0 | 701,3 | 70,9 | 140,4 |
| | F6 | 66,6 | -0,6 | 15344,5 | 488780,3 | 1983,2 | 7969,9 | 1263,9 | 4725,5 | 512,8 | 4,5 | 17,6 | 698,3 | 142,9 | 97,9 |
| | F7 | 68,5 | -1,5 | 13384,2 | 505216,0 | 847,2 | 3060,5 | 1221,6 | 5749,1 | 457,0 | 3,5 | 17,7 | 916,9 | 75,4 | 134,3 |
| | P1 | 51,8 | 9,0 | 16359,5 | 517947,3 | 984,4 | 1662,2 | 1745,0 | 8386,0 | 463,0 | 3,9 | 25,6 | 1529,2 | 38,0 | 189,3 |
| a | P2 | 51,3 | 8,4 | 17632,3 | 516967,5 | 1385,0 | 2264,3 | 1554,7 | 7109,7 | 359,8 | 12,6 | 43,1 | 758,3 | 195,1 | 175,4 |
| olsk | Р3 | 51,3 | 7,8 | 19078,8 | 499072,4 | 1385,4 | 3365,7 | 1530,6 | 7762,5 | 289,1 | 10,7 | 28,4 | 433,2 | 64,0 | 288,9 |
| P | P4 | 52,0 | 7,1 | 21847,4 | 475056,0 | 1544,4 | 1644,1 | 1410,9 | 8699,2 | 239,6 | 15,7 | 26,5 | 3013,9 | 296,9 | 209,7 |
| | P6 | 54,0 | 6,3 | 21612,4 | 486929,5 | 1565,3 | 2572,7 | 1877,0 | 10809,4 | 344,2 | 10,4 | 34,2 | 1078,0 | 405,1 | 245,0 |

Tabela 4.1.1 Średnie wartości stężenia pierwiastków w korzeniach I oraz VII rzędu [mg/kg]

| kraj | ID | MAT | N VII | C VII | P VII | K VII | Mg VII | Ca VII | Na VII | B VII | Cu VII | Fe VII | Mn VII | Zn VII |
|------|----|------|---------|----------|--------|--------|--------|--------|--------|--------------|--------|--------|--------|--------|
| | F1 | 2,3 | 5561,9 | 469428,6 | 1051,0 | 2189,3 | 1062,5 | 2455,3 | 188,5 | 6,5 | 3,9 | 85,5 | 318,6 | 51,5 |
| | F2 | 2,1 | 4278,6 | 442357,5 | 1436,9 | 2485,1 | 1241,7 | 1877,4 | 279,7 | 5,7 | 3,4 | 73,7 | 174,4 | 26,3 |
| ia | F3 | 1,6 | 6239,7 | 473056,8 | 1800,0 | 2775,0 | 1166,6 | 1804,1 | 210,8 | 6,3 | 4,8 | 87,3 | 182,1 | 25,0 |
| pui | F4 | 0,3 | 4319,6 | 469519,1 | 1117,8 | 2592,7 | 928,9 | 1079,7 | 176,5 | 4,6 | 3,6 | 61,9 | 78,5 | 20,2 |
| nla | F5 | 0,6 | 4661,0 | 480354,3 | 680,3 | 2105,1 | 626,7 | 1071,0 | 352,9 | 4,7 | 3,3 | 82,6 | 80,6 | 25,0 |
| Ei | F8 | 0,6 | 7762,2 | 500424,7 | 387,9 | 2251,3 | 549,1 | 1301,6 | 331,3 | 4,7 | 4,3 | 138,9 | 133,3 | 30,6 |
| | F6 | -0,6 | 6339,2 | 488092,9 | 928,8 | 2405,1 | 716,2 | 2138,1 | 397,0 | 5,0 | 5,7 | 145,6 | 227,8 | 28,7 |
| | F7 | -1,5 | 4857,5 | 511950,4 | 1155,9 | 2333,2 | 916,1 | 1692,2 | 409,9 | 4,9 | 7,6 | 227,6 | 69,4 | 22,3 |
| - | P1 | 8,4 | 8607,1 | 495807,1 | 907,2 | 2073,4 | 1575,1 | 3934,7 | 519,4 | 8,9 | 12,1 | 327,6 | 63,7 | 72,1 |
| ske | P2 | 7,8 | 11109,6 | 507508,5 | 972,8 | 1937,1 | 1557,4 | 3817,1 | 552,7 | 9,1 | 17,0 | 379,1 | 153,8 | 76,0 |
| Pols | P3 | 7,1 | 13219,4 | 503143,7 | 987,4 | 1741,1 | 1549,3 | 4051,4 | 339,9 | 9,4 | 17,5 | 199,2 | 178,4 | 105,5 |
| _ | P6 | 6,3 | 4790,7 | 454126,2 | N/A | N/A | 1265,3 | 5036,1 | 545,5 | 10,4 | 13,1 | 523,1 | 397,9 | 97,6 |

Tabela 4.1.1 cd. średnie wartości stężenia pierwiastków w korzeniach VII rzędu [mg/kg]

| | | | | | | Ŭ | | 5 1 | | | | | | |
|-----|---------------------------|------|-----|--------|----------|-------|--------|----------------|--------|-------|------|---------|-------|------|
| ID | najbližsza miejscowość | MAT | рН | N | С | Р | К | Mg | Са | Na | Cu | Fe | Mn | Zn |
| S1 | Ovraryd | 6,9 | 3,1 | 1088,1 | 34585,0 | 251,1 | 601,5 | 385,7 | 2320,1 | 89,2 | 3,5 | 8706,3 | 114,6 | 14,9 |
| S2 | Dalen | 5,9 | 3,0 | 3276,2 | 101375,0 | 384,2 | 1186,6 | 646,8 | 2241,5 | 77,9 | 4,8 | 10312,0 | 65,4 | 22,9 |
| S3 | Kilsbergen | 5,1 | 3,3 | 1206,8 | 34700,0 | 188,1 | 914,4 | 688,6 | 2278,0 | 118,5 | 2,3 | 7559,2 | 212,7 | 19,6 |
| S4 | Spansfabodarna | 3,7 | 3,5 | 1296,1 | 50063,3 | 150,8 | 979,6 | 321,0 | 1075,0 | 78,2 | 5,5 | 6920,1 | 61,1 | 20,9 |
| S5 | Furundal | 3,4 | 3,2 | 450,8 | 17090,0 | 97,9 | 1563,7 | 533 <i>,</i> 5 | 1574,6 | 79,4 | 2,1 | 6418,4 | 85,8 | 21,8 |
| S6 | Nasberg | 3,4 | 3,3 | 552,7 | 21823,3 | 221,6 | 1269,5 | 744,9 | 2215,4 | 92,1 | 3,1 | 9980,1 | 96,9 | 17,2 |
| S7 | Ange | 2,9 | 3,2 | 601,0 | 17394,3 | 162,3 | 2276,9 | 706,9 | 1799,9 | 160,1 | 2,8 | 4615,2 | 86,2 | 14,1 |
| S8 | Мо | 2,6 | 3,2 | 851,3 | 27030,0 | 180,0 | 1240,8 | 747,0 | 2585,6 | 127,5 | 2,7 | 5287,8 | 114,6 | 15,3 |
| S9 | Gafsele | 1,1 | 3,0 | 706,1 | 31766,7 | 324,0 | 1553,9 | 1116,7 | 2572,2 | 127,8 | 2,7 | 8003,0 | 108,1 | 16,9 |
| S10 | Bratten | 0,5 | 3,3 | 659,9 | 23980,0 | 210,5 | 1360,4 | 926,2 | 2497,3 | 162,9 | 2,6 | 5897,2 | 109,5 | 11,7 |
| S11 | Jarvtrask | 0,1 | 3,2 | 299,7 | 14026,7 | 105,4 | 623,9 | 512,7 | 2026,5 | 91,9 | 2,8 | 5368,0 | 122,5 | 9,4 |
| S12 | Maskosel | -0,6 | 3,2 | 592,1 | 26606,7 | 114,6 | 668,8 | 678,0 | 2729,0 | 115,9 | 2,5 | 8160,9 | 145,5 | 10,4 |
| S13 | Jokkmok | -0,9 | 3,1 | 308,6 | 13663,3 | 165,4 | 1065,6 | 1117,8 | 3531,5 | 198,6 | 2,1 | 11908,8 | 198,3 | 14,2 |
| S14 | Koskullskulle | -1,3 | 3,2 | 751,8 | 33066,7 | 280,6 | 682,7 | 1474,0 | 3389,3 | 279,4 | 4,3 | 17966,3 | 157,2 | 13,1 |
| S15 | Jukkasjärvi | -1,7 | 3,2 | 661,2 | 23623,3 | 290,8 | 1848,9 | 2461,1 | 3640,9 | 215,8 | 5,9 | 16181,7 | 105,5 | 10,7 |
| S16 | Abisco | 4,2 | N/N | N/N | N/N | N/N | N/N | N/N | N/N | N/N | N/N | N/N | N/N | N/N |
| F1 | Loppi | 2,3 | 3,8 | 767,4 | 24443,3 | 725,0 | 1107,7 | 1423,5 | 1371,7 | 131,6 | 5,4 | 10814,2 | 111,2 | 18,9 |
| F2 | Ähtäri | 2,1 | 3,5 | 514,5 | 15938,3 | 328,0 | 823,8 | 845,2 | 1399,0 | 107,4 | 2,3 | 6238,6 | 71,9 | 10,4 |
| F3 | Leppälahti | 1,6 | 3,4 | 2141,9 | 65880,0 | 543,2 | 1446,8 | 2303,8 | 3063,7 | 230,5 | 3,7 | 15807,0 | 117,2 | 18,6 |
| F4 | Kestilä I | 0,3 | 4,0 | 760,0 | 17380,0 | 338,6 | 914,6 | 1354,7 | 1062,1 | 98,8 | 1,1 | 21802,6 | 66,8 | 11,3 |
| F5 | Metsäla | 0,6 | 3,2 | 72,6 | 3526,0 | 21,9 | 424,2 | 274,5 | 628,1 | 102,6 | 0,7 | 2183,5 | 27,0 | 3,2 |
| F6 | Paloperä | -0,6 | 3,7 | 311,8 | 11800,0 | 171,0 | 746,4 | 886,4 | 1763,4 | 137,9 | 1,0 | 7493,0 | 67,6 | 6,0 |
| F7 | Alajärvi | -1,5 | 3,8 | 462,4 | 15026,7 | 103,1 | 1564,4 | 2785,1 | 600,7 | 113,0 | 10,2 | 16342,2 | 81,6 | 25,2 |
| F8 | Näätämö II | 0,6 | 3,0 | 827,4 | 28560,0 | 311,2 | 1261,6 | 1299,5 | 2078,2 | 227,7 | 2,6 | 13826,3 | 85,5 | 10,6 |
| P1 | Lubsko | 9,0 | 3,8 | 267,3 | 11371,2 | 301,9 | 153,5 | 68,0 | 72,6 | 27,4 | 1,3 | 1587,7 | 8,8 | 4,8 |
| P2 | Miekina | 8,4 | 3,6 | 271,2 | 8428,8 | 111,1 | 212,4 | 102,1 | 93,4 | 38,3 | 2,1 | 1268,0 | 13,0 | 6,1 |
| P3 | Lubień | 7,8 | 3,3 | 87,2 | 4240,0 | 17,1 | 155,2 | 32,4 | 65,8 | 1,5 | 0,3 | 283,4 | 13,4 | 1,8 |
| P4 | Lukow | 7,1 | 3,5 | 1246,1 | 21810,0 | 211,4 | 876,3 | 603,4 | 586,5 | 10,4 | 2,0 | 4376,9 | 128,9 | 11,9 |
| P6 | Suwalki | 6,3 | 3,9 | 992,0 | 21483,3 | 235,9 | 779,1 | 702,5 | 475,9 | 10,1 | 1,4 | 5133,5 | 284,3 | 19,8 |

Tabela 4.1.2 Średnie wartości stężenia pierwiastków w glebie pobranej z powierzchni badawczych [mg/kg] (pH w KCl)

| | korelacja | rho | р |
|------------|---------------------|----------|----------|
| | azot w glebie/MAT | 0,58018 | 0,023368 |
| | węgiel w glebie/MAT | 0,502882 | 0,056045 |
| M | fosfor w glebie/MAT | 0,140107 | 0,618466 |
| stkć | potas w glebie/MAT | -0,05726 | 0,839367 |
| vias | magnez w glebie/MAT | -0,65944 | 0,007485 |
| ierv | wapń w glebie/MAT | -0,64042 | 0,010112 |
| ie p | sód w glebie/MAT | -0,70412 | 0,003389 |
| żeni | miedź w glebie/MAT | 0,000994 | 0,997194 |
| stęz | żelazo w glebie/MAT | -0,41901 | 0,120041 |
| | mangan w glebie/MAT | -0,30892 | 0,26258 |
| | cynk w glebie/MAT | 0,718463 | 0,002549 |
| ч | azot/MAT | -0,01948 | 0,942902 |
| iacl | węgiel/MAT | 0,431248 | 0,09536 |
| zen | fosfor/MAT | 0,087674 | 0,746792 |
| kor | potas/MAT | 0,163656 | 0,544761 |
| M | magnez/MAT | 0,595499 | 0,014937 |
| ków ędu | wapń/MAT | 0,571602 | 0,020712 |
| astl | sód/MAT | 0,434949 | 0,09224 |
| rwi: I | bor/MAT | 0,484275 | 0,057317 |
| pie | miedź/MAT | 0,620175 | 0,010379 |
| nie | żelazo/MAT | -0,43344 | 0,093502 |
| ężei | mangan/MAT | -0,57431 | 0,019984 |
| st | cynk/MAT | 0,723935 | 0,001521 |

Tabela 4.1.3 Współczynnik korelacji Spearmana między MAT, a średnią zawartością pierwiastków w glebie i korzeniach I rzędu w próbach pobranych z terytorium Szwecji

Tabela 4.1.4 Wartości *p* otrzymane dla testu Wilcoxona, wykonanego do porównania stężenia pierwiastków w korzeniach I rzędu pobranych z różnych stref temperaturowych na powierzchniach badawczych na terytorium Szwecji, Finlandii i Polski. p < 0,05 wyszczególniono pogrubioną czcionką

| stażania | | korzenie i rzędu z terytorium: | | | | | | | | |
|------------|--------------|--------------------------------|-----------|-------------|-----------|-------------------|-------------|--|--|--|
| [mg/kg] | strefa temp. | | Szwecji | | | Finlandii i Polsk | (i | | | |
| [iiig/ kg] | | MAT < 0°C | MAT > 5°C | MAT 0 - 3°C | MAT < 0°C | MAT > 5°C | MAT 0 - 3°C | | | |
| | MAT > 5°C | 0,000 | - | - | 0,003 | - | - | | | |
| Ма | MAT 0 - 3°C | 0,019 | 0,018 | - | 0,724 | 0,000 | - | | | |
| IVIG | MAT 3 - 5°C | 0,851 | 0,003 | 0,175 | 0,242 | 0,394 | 0,086 | | | |
| | MAT > 5°C | 0,940 | - | - | 0,890 | - | - | | | |
| Р | MAT 0 - 3°C | 0,580 | 0,580 | - | 0,470 | 0,030 | - | | | |
| F | MAT 3 - 5°C | 0,580 | 0,940 | 0,580 | 0,720 | 0,660 | 0,470 | | | |
| | MAT > 5°C | 0,781 | - | - | 0,001 | - | - | | | |
| к | MAT 0 - 3°C | 0,024 | 0,129 | - | 0,780 | 0,000 | - | | | |
| ĸ | MAT 3 - 5°C | 0,024 | 0,024 | 0,377 | 0,146 | 0,146 | 0,021 | | | |
| | MAT > 5°C | 0,005 | - | - | 0,000 | - | - | | | |
| Ca | MAT 0 - 3°C | 0,005 | 0,103 | - | 0,196 | 0,000 | - | | | |
| Ca | MAT 3 - 5°C | 0,632 | 0,084 | 0,084 | 0,160 | 0,055 | 0,051 | | | |
| | MAT > 5°C | 0,001 | - | - | 0,000 | - | - | | | |
| В | MAT 0 - 3°C | 0,000 | 0,566 | - | 0,066 | 0,000 | - | | | |
| | MAT 3 - 5°C | 0,026 | 0,011 | 0,005 | 0,015 | 0,000 | 0,199 | | | |
| | MAT > 5°C | 0,510 | - | - | 0,006 | - | - | | | |
| Na | MAT 0 - 3°C | 0,970 | 0,510 | - | 0,982 | 0,000 | - | | | |
| ING | MAT 3 - 5°C | 0,970 | 0,510 | 0,970 | 0,982 | 0,007 | 0,982 | | | |
| | MAT > 5°C | 0,034 | - | - | 0,845 | - | - | | | |
| Mn | MAT 0 - 3°C | 0,825 | 0,034 | - | 0,985 | 0,662 | - | | | |
| IVIII | MAT 3 - 5°C | 0,034 | 0,781 | 0,034 | 0,008 | 0,845 | 0,008 | | | |
| | MAT > 5°C | 0,000 | - | - | 0,325 | - | - | | | |
| Fo | MAT 0 - 3°C | 0,001 | 0,007 | - | 0,096 | 0,000 | - | | | |
| Te | MAT 3 - 5°C | 0,021 | 0,004 | 0,554 | 0,324 | 0,096 | 0,190 | | | |
| | MAT > 5°C | 0,290 | - | - | 0,000 | - | - | | | |
| Cu | MAT 0 - 3°C | 0,810 | 0,290 | - | 0,150 | 0,000 | - | | | |
| Cu | MAT 3 - 5°C | 0,810 | 0,490 | 0,810 | 0,050 | 0,000 | 0,220 | | | |
| | MAT > 5°C | 0,002 | - | - | 0,000 | - | - | | | |
| Zn | MAT 0 - 3°C | 0,012 | 0,049 | - | 0,960 | 0,000 | - | | | |
| 211 | MAT 3 - 5°C | 0,002 | 0,382 | 0,250 | 0,550 | 0,000 | 0,680 | | | |
| | MAT > 5°C | 0,940 | - | - | 0,000 | - | - | | | |
| Ν | MAT 0 - 3°C | 0,250 | 0,480 | - | 0,059 | 0,000 | - | | | |
| N | MAT 3 - 5°C | 0,780 | 0,840 | 0,480 | 0,166 | 0,003 | 0,688 | | | |
| | MAT > 5°C | 0,801 | - | - | 0,710 | - | - | | | |
| C | MAT 0 - 3°C | 0,571 | 0,005 | - | 0,710 | 0,710 | - | | | |
| L L | MAT 3 - 5°C | 0,983 | 0,508 | 0,571 | 0,830 | 0,830 | 0,710 | | | |

| korzoń (globa | Szw | ecja | Finlandia | a i Polska | Finla | India |
|----------------|-------|------|-----------|------------|-------|-------|
| KUI Zell/gleba | rho | р | rho | р | rho | р |
| azot | 0,21 | 0,46 | 0,13 | 0,66 | 0,35 | 0,38 |
| węgiel | 0,20 | 0,47 | -0,39 | 0,18 | -0.19 | 0,65 |
| fosfor | -0,04 | 0,90 | 0,5 | 0,08 | 0,19 | 0,65 |
| potas | 0,39 | 0,16 | 0,19 | 0,52 | -0,61 | 0,1 |
| magnez | -0,29 | 0,30 | -0,37 | 0,20 | 0,35 | 0,38 |
| wapń | -0,23 | 0,40 | -0,67 | 0,01 | 0,02 | 0,95 |
| sód | -0,18 | 0,51 | 0,66 | 0,01 | 0,09 | 0,82 |
| miedź | 0,41 | 0,13 | -0,15 | 0,60 | 0,19 | 0,65 |
| żelazo | 0,69 | 0,00 | -0,30 | 0,30 | -0,04 | 0,91 |

Tabela 4.1.5 Wartość wskaźnika korelacji Spearmana (rho) oraz p dla porównania średniego stężeniapierwiastków w korzeniu I rzędu do ich stężenia w glebie

Tabela 4.1.6 Współczynnik korelacji Spearmana pomiędzy MAT, a średnią zawartością pierwiastków wglebie i korzeniach I rzędu w próbach pobranych z Finlandii i Polski

| analizowany układ | rho | р |
|-------------------------------|--------------|----------|
| azot w glebie/MAT | -0,202349124 | 0,528235 |
| węgiel w glebie/MAT | -0,231039282 | 0,469998 |
| fosfor w glebie/MAT | -0,130919304 | 0,685066 |
| potas w glebie/MAT | -0,734245297 | 0,006546 |
| magnez w glebie/MAT | -0,698618637 | 0,011489 |
| wapń w glebie/MAT | -0,594194296 | 0,041613 |
| sód w glebie/MAT | -0,722141841 | 0,007997 |
| miedź w glebie/MAT | -0,423554907 | 0,170047 |
| żelazo w glebie/MAT | -0,703794395 | 0,010639 |
| mangan w glebie/MAT | -0,064122912 | 0,843059 |
| cynk w glebie/MAT | -0,366460804 | 0,241342 |
| azot w korzeniach I rz./MAT | 0,709549126 | 0,009749 |
| węgiel w korzeniach I rz./MAT | 0,231546786 | 0,468996 |
| fosfor w korzeniach I rz./MAT | -0,324053531 | 0,304147 |
| potas w korzeniach I rz./MAT | -0,653134146 | 0,021284 |
| magnez w korzeniach I rz./MAT | 0,781046565 | 0,002708 |
| wapń w korzeniach I rz./MAT | 0,758915357 | 0,004209 |
| sód w korzeniach I rz./MAT | -0,616096485 | 0,03291 |
| bor w korzeniach I rz./MAT | 0,919954741 | 2,26E-05 |
| miedź w korzeniach I rz./MAT | 0,792795938 | 0,002099 |
| żelazo w korzeniach I rz./MAT | 0,472663376 | 0,120719 |
| mangan w korzeniach I rz./MAT | 0,236893037 | 0,458497 |
| cynk w korzeniach I rz./MAT | 0,733600551 | 0,006618 |

| pierwiastek [mg/kg] | rho | р |
|---------------------|--------|-------|
| azot | 0,580 | 0,048 |
| węgiel | 0,685 | 0,014 |
| fosfor | -0,027 | 0,937 |
| potas | 0,536 | 0,089 |
| magnez | 0,874 | 0,000 |
| wapń | 0,909 | 0,000 |
| sód | -0,371 | 0,236 |
| bor | 0,811 | 0,001 |
| miedź | 0,860 | 0,000 |
| żelazo | 0,776 | 0,003 |
| mangan | 0,706 | 0,010 |
| cynk | 0,643 | 0,024 |

Tabela 4.1.7 Współczynnik korelacji Spearmana pomiędzy średnią zawartością pierwiastków w
korzeniach I rzędu oraz VII rzędu w próbach pobranych z Finlandii i Polski

Tabela 4.1.8 Wartości p otrzymane dla testu Wilcoxona porównującego stężenia pierwiastków [mg/kg] w korzeniach I rzędu ze stężeniem pierwiastków [mg/kg] w korzeniach VII rzędu uzyskanych z Finlandii i Polski. Pogrubioną czcionką wyróżniono pierwiastki różniące się istotnie (p < 0,05)

| MAT: pierw.: [mg/kg] | < 0°C | 0 - 3°C | 3 - 5°C | > 5°C |
|-------------------------|----------|----------|---------|----------|
| azot | 0,32 | 0,16 | 0,12 | < 0,0001 |
| węgiel | 0,98 | 0,38 | 0,74 | 0,27 |
| fosfor | 0,59 | 0,62 | 0,52 | 0,31 |
| potas | 0,0085 | 0,059 | 0,018 | 0,24 |
| magnez | 0,00092 | 0,096 | 0,0013 | 0,033 |
| wapń | < 0,0001 | 0,74 | 0,0047 | < 0,0001 |
| sód | < 0,0001 | < 0,0001 | 0,067 | < 0,0001 |
| bor | 0,56 | 0,21 | 0,0097 | < 0,0001 |
| miedź | < 0,0001 | < 0,0001 | 0,1 | < 0,0001 |
| żelazo | 0,057 | 0,23 | 0,82 | < 0,0001 |
| mangan | 0,00037 | 0,00013 | 0,024 | 0,56 |
| cynk | < 0,0001 | 0,0027 | 0,82 | 0,009 |

| | ID | MAT [°C] | SRL | SRA | RTD | - | - | - |
|-----------|------------|----------|-------|--------|-------|---------|---------|---------|
| | S 1 | 6,89 | 38,39 | 310,07 | 0,52 | - | - | - |
| | S2 | 5,87 | 33,33 | 302,69 | 0,47 | - | - | - |
| | S 3 | 5,06 | 36,81 | 338,64 | 0,42 | - | - | - |
| | S4 | 3,74 | 32,67 | 313,70 | 0,42 | - | - | - |
| | S5 | 3,44 | 32,59 | 352,28 | 0,34 | - | - | - |
| | S 6 | 3,42 | 26,75 | 354,88 | 0,27 | - | - | - |
| | S 7 | 2,88 | 27,68 | 339,12 | 0,31 | - | - | - |
| Szwania | S 8 | 2,56 | 26,02 | 324,42 | 0,31 | - | - | - |
| Szwecja | S9 | 1,10 | 34,48 | 373,39 | 0,31 | - | - | - |
| | S10 | 0,45 | 28,68 | 331,85 | 0,34 | - | - | - |
| | S11 | 0,08 | 25,91 | 306,70 | 0,36 | - | - | - |
| | S12 | -0,55 | 37,29 | 383,90 | 0,31 | - | - | - |
| | S13 | -0,93 | 31,08 | 360,72 | 0,29 | - | - | - |
| | S14 | -1,27 | 37,38 | 365,81 | 0,35 | - | - | - |
| | S15 | -1,69 | 28,07 | 351,32 | 0,28 | - | - | - |
| | S16 | 4,18 | 21,33 | 319,04 | 0,27 | - | - | - |
| | ID | MAT [°C] | SRL I | SRA I | RTD I | SRL VII | SRA VII | RTD VII |
| | F1 | 2,33 | 26,22 | 297,79 | 0,37 | 2,11 | 80,35 | 0,36 |
| | F2 | 2,14 | 26,58 | 298,31 | 0,39 | 1,81 | 78,01 | 0,34 |
| | F3 | 1,60 | 29,76 | 279,22 | 0,49 | 2,44 | 93,90 | 0,33 |
| Finlandia | F4 | 0,25 | 22,63 | 249,80 | 0,48 | 1,54 | 71,28 | 0,36 |
| Finanuia | F5 | 0,56 | 22,66 | 250,02 | 0,48 | 2,38 | 93,63 | 0,32 |
| | F6 | -0,63 | 20,86 | 209,15 | 0,60 | 2,35 | 87,65 | 0,37 |
| | F7 | -1,47 | 26,20 | 236,55 | 0,59 | 2,11 | 88,48 | 0,33 |
| | F8 | 0,56 | 21,25 | 220,28 | 0,57 | 3,34 | 107,47 | 0,34 |
| | P1 | 8,35 | 36,42 | 325,51 | 0,49 | 8,79 | 167,71 | 0,39 |
| Polska | P2 | 7,75 | 31,02 | 290,27 | 0,46 | 7,98 | 162,69 | 0,35 |
| I UISKA | P3 | 7,11 | 33,97 | 291,81 | 0,51 | 7,83 | 173,54 | 0,33 |
| | P6 | 6,26 | 39,08 | 297,31 | 0,56 | 9,52 | 180,33 | 0,36 |

Tabela 4.1.9 Średnie wartość współczynników SRL (m × g⁻¹), SRA (cm² × g⁻¹), RTD (g/cm³) korzeni absorpcyjnych (I rzędu) pobranych w Szwecji oraz absorpcyjnych (I rzędu) i transportowych (VII rzędu) korzeni pobranych ze stanowisk w Finlandii i Polsce

| 12çuu) 20 52w00ji, u 02yillikulli sit | | | | | |
|---------------------------------------|-------|------|--|---|--|
| | rho | р | | | |
| MAT/SRL | 0,09 | 0,73 | | 1 | |
| pH (KCl)/SRL | -0,21 | 0,45 | | 1 | |
| N w glebie/SRL | 0,27 | 0,33 | | | |
| C w glebie/SRL | 0,32 | 0,24 | | (| |
| P w glebie/SRL | 0,21 | 0,44 | | | |
| K w glebie/SRL | -0,49 | 0,07 | | • | |
| Mg w glebie/SRL | -0,13 | 0,64 | | | |
| Ca w glebie/SRL | 0,08 | 0,78 | | (| |
| Na w glebie/SRL | 0,03 | 0,93 | | | |
| Cu w glebie/SRL | 0,02 | 0,94 | | (| |
| Fe w glebie/SRL | 0,28 | 0,31 | | | |
| Mn w glebie/SRL | 0,33 | 0,23 | | | |
| Zn w glebie/SRL | 0,24 | 0,38 | | 1 | |
| N/SRL | -0,67 | 0,00 | | | |
| C/SRL | -0,19 | 0,48 | | (| |
| P/SRL | -0,22 | 0,41 | | | |
| K/SRL | -0,41 | 0,11 | | | |
| Mg/SRL | 0,47 | 0,06 | | | |
| Ca/SRL | 0,35 | 0,19 | | (| |
| Na/SRL | 0,44 | 0,08 | | | |
| B/SRL | -0,02 | 0,93 | | | |
| Cu/SRL | 0,07 | 0,79 | | (| |
| Fe/SRL | 0,33 | 0,21 | |] | |
| Mn/SRL | -0,57 | 0,02 | | | |
| Zn/SRL | 0,35 | 0,18 | | 1 | |
| SRL/SRL | 1,00 | N/A | | ļ | |
| SRA/SRL | 0,31 | 0,24 | | ļ | |
| RTD/SRL | 0,60 | 0,01 | | | |
| | | | | | |

 Tabela 4.1.10 Współczynnik korelacji Spearmana pomiędzy wskaźnikami opisującymi właściwości morfologiczne korzeni absorpcyjnych (I rzędu) ze Szwecji, a czynnikami środowiskowymi i stężeniem pierwiastków w korzeniach I rzędu

| | rho | р |
|-----------------|-------|------|
| MAT/SRA | -0,60 | 0,01 |
| pH (KCl)/SRA | -0,24 | 0,40 |
| N w glebie/SRA | -0,51 | 0,05 |
| C w glebie/SRA | -0,44 | 0,10 |
| P w glebie/SRA | -0,06 | 0,82 |
| K w glebie/SRA | 0,15 | 0,59 |
| Mg w glebie/SRA | 0,44 | 0,10 |
| Ca w glebie/SRA | 0,49 | 0,06 |
| Na w glebie/SRA | 0,47 | 0,08 |
| Cu w glebie/SRA | -0,28 | 0,30 |
| Fe w glebie/SRA | 0,37 | 0,18 |
| Mn w glebie/SRA | 0,40 | 0,14 |
| Zn w glebie/SRA | -0,25 | 0,37 |
| N/SRA | -0,20 | 0,46 |
| C/SRA | -0,40 | 0,12 |
| P/SRA | -0,20 | 0,47 |
| K/SRA | -0,17 | 0,52 |
| Mg/SRA | -0,17 | 0,54 |
| Ca/SRA | -0,22 | 0,41 |
| Na/SRA | -0,23 | 0,39 |
| B/SRA | -0,54 | 0,03 |
| Cu/SRA | -0,68 | 0,00 |
| Fe/SRA | 0,37 | 0,15 |
| Mn/SRA | 0,09 | 0,74 |
| Zn/SRA | -0,47 | 0,06 |
| SRL/SRA | 0,31 | 0,24 |
| SRA/SRA | 1,00 | N/A |
| RTD/SRA | -0,57 | 0,02 |

| | rho | р |
|-----------------|-------|------|
| MAT/RTD | 0,61 | 0,01 |
| pH (KCl)/RTD | 0,02 | 0,94 |
| N w glebie/RTD | 0,65 | 0,01 |
| C w glebie/RTD | 0,62 | 0,01 |
| P w glebie/RTD | 0,24 | 0,39 |
| K w glebie/RTD | -0,46 | 0,09 |
| Mg w glebie/RTD | -0,48 | 0,07 |
| Ca w glebie/RTD | -0,37 | 0,17 |
| Na w glebie/RTD | -0,41 | 0,13 |
| Cu w glebie/RTD | 0,25 | 0,38 |
| Fe w glebie/RTD | -0,12 | 0,67 |
| Mn w glebie/RTD | -0,11 | 0,69 |
| Zn w glebie/RTD | 0,41 | 0,12 |
| N/RTD | -0,40 | 0,12 |
| C/RTD | 0,22 | 0,42 |
| P/RTD | -0,04 | 0,90 |
| K/RTD | -0,19 | 0,48 |
| Mg/RTD | 0,58 | 0,02 |
| Ca/RTD | 0,51 | 0,05 |
| Na/RTD | 0,57 | 0,02 |
| B/RTD | 0,43 | 0,09 |
| Cu/RTD | 0,63 | 0,01 |
| Fe/RTD | -0,08 | 0,76 |
| Mn/RTD | -0,59 | 0,02 |
| Zn/RTD | 0,72 | 0,00 |
| SRL/RTD | 0,60 | 0,01 |
| SRA/RTD | -0,57 | 0,02 |
| RTD/RTD | 1,00 | N/A |

| | 1 Innunon | |
|-----------------|-----------|------|
| | rho | p |
| MAT/SRL | 0,85 | 0 |
| pH/SRL | 0,26 | 0,42 |
| N w glebie/SRL | 0,07 | 0,82 |
| C w glebie/SRL | 0,01 | 0,99 |
| P w glebie/SRL | -0,06 | 0,86 |
| K w glebie/SRL | -0,41 | 0,18 |
| Mg w glebie/SRL | -0,35 | 0,27 |
| Ca w glebie/SRL | -0,49 | 0,11 |
| Na w glebie/SRL | -0,67 | 0,02 |
| Cu w glebie/SRL | -0,14 | 0,67 |
| Fe w glebie/SRL | -0,5 | 0,1 |
| Mn w glebie/SRL | 0,3 | 0,34 |
| Zn w glebie/SRL | 0,06 | 0,86 |
| N/SRL | 0,71 | 0,01 |
| C/SRL | -0,07 | 0,83 |
| P/SRL | -0,47 | 0,13 |
| K/SRL | -0,77 | 0 |
| Mg/SRL | 0,89 | 0 |
| Ca/SRL | 0,95 | 0 |
| Na/SRL | -0,7 | 0,01 |
| B/SRL | 0,91 | 0 |
| Cu/SRL | 0,67 | 0,02 |
| Fe/SRL | 0,54 | 0,07 |
| Mn/SRL | 0,42 | 0,17 |
| Zn/SRL | 0,75 | 0,01 |
| N VII/SRL | 0,39 | 0,21 |
| C VII/SRL | -0,05 | 0,88 |
| P VII/SRL | 0,29 | 0,38 |
| K VII/SRL | -0,45 | 0,17 |
| Mg VII/SRL | 0,84 | 0,00 |
| Ca VII/SRL | 0,90 | 0,00 |
| Na VII/SRL | 0,55 | 0,06 |
| B VII/SRL | 0,94 | 0,00 |
| Cu VII/SRL | 0,76 | 0,00 |
| Fe VII/SRL | 0,77 | 0,00 |
| Mn VII/SRL | 0,34 | 0,27 |
| Zn VII/SRL | 0,83 | 0,00 |
| Al VII/SRL | 0,72 | 0,01 |
| Cr VII/SRL | 0,09 | 0,77 |
| SRA/SRL | 0,8 | 0 |
| RTD/SRL | 0 | 0.9 |

| Tabela 4.1.11 Współczynnik kore | lacji Spearmana pomiędzy w | vskaźnikami opisującymi | i właściwości morfolog | giczne korzeni absorpcyjnych z |
|---------------------------------|---------------------------------|-------------------------|--------------------------|--------------------------------|
| Finlar | ıdii i Polski, a stężeniem pier | rwiastków w glebie oraz | z korzeniach I i VII rzę | du |

| | rho | р |
|-----------------|-------|------|
| MAT/SRA | 0,8 | 0 |
| pH/SRA | 0,27 | 0,4 |
| N w glebie/SRA | 0,04 | 0,9 |
| C w glebie/SRA | 0,01 | 0,98 |
| P w glebie/SRA | 0,26 | 0,41 |
| K w glebie/SRA | -0,45 | 0,15 |
| Mg w glebie/SRA | -0,4 | 0,2 |
| Ca w glebie/SRA | -0,39 | 0,21 |
| Na w glebie/SRA | -0,55 | 0,06 |
| Cu w glebie/SRA | -0,16 | 0,62 |
| Fe w glebie/SRA | -0,48 | 0,12 |
| Mn w glebie/SRA | 0,05 | 0,87 |
| Zn w glebie/SRA | -0,04 | 0,89 |
| N/SRA | 0,41 | 0,19 |
| C/SRA | -0,05 | 0,87 |
| P/SRA | -0,4 | 0,2 |
| K/SRA | -0,67 | 0,02 |
| Mg/SRA | 0,77 | 0 |
| Ca/SRA | 0,73 | 0,01 |
| Na/SRA | -0,46 | 0,13 |
| B/SRA | 0,73 | 0,01 |
| Cu/SRA | 0,4 | 0,2 |
| Fe/SRA | 0,33 | 0,29 |
| Mn/SRA | 0,31 | 0,33 |
| Zn/SRA | 0,5 | 0,09 |
| N VII/SRA | 0,26 | 0,41 |
| C VII/SRA | -0,29 | 0,35 |
| P VII/SRA | 0,37 | 0,27 |
| K VII/SRA | -0,30 | 0,36 |
| Mg VII/SRA | 0,86 | 0,00 |
| Ca VII/SRA | 0,65 | 0,02 |
| Na VII/SRA | 0,20 | 0,54 |
| B VII/SRA | 0,74 | 0,01 |
| Cu VII/SRA | 0,47 | 0,12 |
| Fe VII/SRA | 0,38 | 0,22 |
| Mn VII/SRA | 0,24 | 0,45 |
| Zn VII/SRA | 0,62 | 0,03 |
| Al. VII/SRA | 0,33 | 0,29 |
| Cr VII/SRA | -0,26 | 0,41 |
| SRL/SRA | 0,8 | 0 |
| RTD/SRA | -0,6 | 0,03 |
| | - | - |

| | rho | р |
|-----------------|-------|------|
| MAT/RTD | -0,22 | 0,49 |
| pH/RTD | -0,09 | 0,77 |
| N w glebie/RTD | -0,03 | 0,93 |
| C w glebie/RTD | -0,04 | 0,91 |
| P w glebie/RTD | -0,51 | 0,09 |
| K w glebie/RTD | 0,18 | 0,57 |
| Mg w glebie/RTD | 0,2 | 0,53 |
| Ca w glebie/RTD | 0,01 | 0,97 |
| Na w glebie/RTD | 0,06 | 0,84 |
| Cu w glebie/RTD | 0,09 | 0,77 |
| Fe w glebie/RTD | 0,12 | 0,7 |
| Mn w glebie/RTD | 0,21 | 0,52 |
| Zn w glebie/RTD | 0,1 | 0,77 |
| N/RTD | 0,14 | 0,66 |
| C/RTD | 0,08 | 0,8 |
| P/RTD | -0,01 | 0,97 |
| K/RTD | 0,13 | 0,69 |
| Mg/RTD | -0,14 | 0,67 |
| Ca/RTD | -0,01 | 0,97 |
| Na/RTD | -0,03 | 0,93 |
| B/RTD | -0,07 | 0,83 |
| Cu/RTD | 0,15 | 0,65 |
| Fe/RTD | 0,3 | 0,34 |
| Mn/RTD | -0,1 | 0,76 |
| Zn/RTD | 0,1 | 0,75 |
| N VII/RTD | 0,05 | 0,87 |
| C VII/RTD | 0,47 | 0,12 |
| P VII/RTD | -0,33 | 0,33 |
| K VII/RTD | 0,03 | 0,94 |
| Mg VII/RTD | -0,34 | 0,28 |
| Ca VII/RTD | 0,05 | 0,87 |
| Na VII/RTD | 0,44 | 0,16 |
| B VII/RTD | -0,06 | 0,85 |
| Cu VII/RTD | 0,17 | 0,60 |
| Fe VII/RTD | 0,34 | 0,27 |
| Mn VII/RTD | -0,08 | 0,81 |
| Zn VII/RTD | 0,00 | 1,00 |
| Al. VII/RTD | 0,35 | 0,27 |
| Cr VII/RTD | 0,49 | 0,11 |
| SRL/RTD | 0 | 0,9 |
| SRA/RTD | -0,6 | 0,03 |

| | liczebność | średnia | odchylenie standardowe | mediana | rozstęp ćwiartkowy |
|--------------------|------------|---------|---------------------------|---------|-----------------------|
| $MAT < 0^{\circ}C$ | 147 | 32 | 8,75 | 33,0 | 13,2 |
| MAT 0 - 3°C | 408 | 33,1 | 9,88 | 33,6 | 10,8 |
| MAT 3 - 5°C | 97 | 31,2 | 9,97 | 32,3 | 11,4 |
| $MAT > 5^{\circ}C$ | 139 | 18,1 | 8,7 | 16,5 | 11,1 |

Tabela. 4.1.12 Wyniki testu Wilcoxona porównującego średnią szerokość mufki [μm] ECM wokół korzeni I rzędu pobranych w różnych strefach temperaturowych, wyniki istotne statystycznie (p < 0,0001)

| | | dane p | rzed normaliza | acją | dane po norma | lizacji ilości odczytów |
|----------------|-------|----------|----------------|------|---------------|-------------------------|
| powierzchnia | ID | końcówki | liczba | OTUs | liczba | liczba rodzajów |
| | ~ . | ECM | odczytów | | odczytów | grzybów ECM |
| | Sz,1 | 400 | 123 | 38 | 538 | 8 |
| S1 | Sz,2 | 32 | 2072 | 101 | 794 | 12 |
| Ovraryd | Sz,3 | 645 | 282 | 43 | 301 | 8 |
| | Sz,4 | 633 | 496 | 41 | 655 | 7 |
| | Sz,5 | 946 | 826 | 56 | 675 | 10 |
| S3 | Sz,6 | 1215 | 33 | 20 | 457 | 3 |
| Kilsbergen | Sz,7 | 190 | 1789 | 121 | 1711 | 10 |
| | Sz,8 | 1030 | 552 | 62 | 1531 | 9 |
| | Sz,9 | 1683 | 2495 | 62 | 13843 | 11 |
| S4 | Sz,10 | 977 | 1245 | 56 | 6909 | 12 |
| Spansfabodarna | Sz,11 | 1675 | 1279 | 65 | 3434 | 10 |
| | Sz,12 | 309 | 136 | 52 | 494 | 9 |
| | Sz,13 | 841 | 634 | 65 | 658 | 11 |
| \$5 | Sz,14 | 1102 | 1292 | 63 | 8960 | 10 |
| Furundal | Sz,15 | 1935 | 4364 | 73 | 1901 | 7 |
| i urundar | Sz,16 | 1119 | 750 | 67 | 1735 | 8 |
| | Sz,17 | 1678 | 484 | 65 | 959 | 7 |
| | Sz,18 | 586 | 259 | 68 | 1540 | 11 |
| S 6 | Sz,19 | 1725 | 213 | 52 | 1611 | 10 |
| Nasberg | Sz,20 | 1606 | 408 | 55 | 5658 | 8 |
| | Sz,21 | 1986 | 332 | 61 | 5526 | 12 |
| | Sz,22 | 1361 | 498 | 54 | 5180 | 9 |
| \$7 | Sz,23 | 950 | 611 | 79 | 1240 | 10 |
| Ange | Sz,24 | 940 | 1339 | 72 | 4845 | 8 |
| ringe | Sz,25 | 878 | 42 | 24 | 267 | 10 |
| | Sz,26 | 2061 | 70 | 31 | 195 | 8 |
| | Sz,27 | 1279 | 123 | 43 | 930 | 9 |
| \$8 | Sz,28 | 585 | 77 | 35 | 377 | 7 |
| Mo | Sz,29 | 1752 | 59 | 30 | 613 | 9 |
| WIG | Sz,30 | 455 | 62 | 27 | 286 | 10 |
| | Sz,31 | 790 | 39 | 20 | 649 | 7 |
| | Sz,32 | 1778 | 252 | 54 | 123 | 7 |
| 59 | Sz,33 | 1447 | 312 | 71 | 332 | 10 |
| Gafsele | Sz,34 | 113 | 445 | 94 | 789 | 14 |
| Guisele | Sz,35 | 1978 | 174 | 53 | 628 | 10 |
| | Sz,36 | 306 | 2377 | 62 | 220 | 7 |
| | Sz,37 | 621 | 139 | 29 | 178 | 6 |
| S10 | Sz,38 | 771 | 333 | 79 | 675 | 13 |
| Bratten | Sz,39 | 3726 | 908 | 114 | 1301 | 14 |
| | Sz,40 | 2471 | 168 | 29 | 115 | 8 |
| | Sz,41 | 2263 | 8248 | 107 | 9668 | 12 |
| S12 | Sz,42 | 1013 | 4374 | 129 | 428 | 11 |
| Moskosel | Sz,43 | 920 | 59 | 27 | 224 | 9 |
| | Sz,44 | 446 | 1914 | 84 | 246 | 9 |
| S13 | Sz,45 | 53 | 2361 | 111 | 187 | 9 |

Tabela 4.2.1 Liczba odczytów z uwzględnieniem liczby końcówek ECM, OTU i rodzajów grzybów ECM. Pod nazwami powierzchni umieszczono nazwę najbliższej miejscowośći. Kod kolorystyczny dla stref temperaturowych: MAT > 3°C; MAT 3 - 0°C; MAT < 0°C

| Jokkmokk | Sz.46 | 53 | 2741 | 119 | 254 | 11 |
|----------------------|-------|-----|------|-----|------|----|
| | Sz,47 | 299 | 6129 | 149 | 176 | 10 |
| | Sz,48 | 653 | 9175 | 107 | 143 | 7 |
| | Sz,49 | 222 | 4347 | 81 | 154 | 5 |
| C14 | Sz,50 | 790 | 122 | 40 | 162 | 11 |
| 514 Koslullalulla | Sz,51 | 63 | 5330 | 137 | 166 | 8 |
| Koskuliskulle | Sz,52 | 145 | 4830 | 142 | 271 | 10 |
| | Sz,53 | 193 | 8606 | 99 | 710 | 8 |
| C15 | Sz,54 | 274 | 5072 | 73 | 123 | 4 |
| S15 Iultraciëmui | Sz,55 | 153 | 9401 | 101 | 256 | 3 |
| JUKKaSjarvi | Sz,56 | 627 | 76 | 33 | 333 | 6 |
| | Sz,57 | 777 | 5196 | 109 | 232 | 7 |
| S16 | Sz,58 | 66 | 3699 | 109 | 642 | 11 |
| Abisko | Sz,59 | 64 | 3031 | 118 | 1236 | 14 |
| | Sz,60 | 694 | 3015 | 113 | 2392 | 16 |

| [| un dan t | liogha adagytány | | | | |
|---|----------|------------------|--|--|--|--|
| procentowy przed normalizacją. Wyróżniono rodzaje stanowiące w sumie 84,8% odczytów | | | | | | |
| Tabela 4.2.2 Liczba odczytów sekwencji przypisana do rodzajów grzybów ECM oraz ich udział | | | | | | |
| | | | | | | |

| rodzaj | liczba odczytów | udział [%] |
|------------------|-----------------|------------|
| Amanita | 29 | 0,025 |
| Boletus | 5 | 0,004 |
| Byssoporia | 30 | 0,026 |
| Cenococcum | 399 | 0,344 |
| Chroogomphus | 9 | 0,008 |
| Cortinarius | 16974 | 14,655 |
| Hygrophorus | 155 | 0,134 |
| Lactarius | 9614 | 8,301 |
| Meliniomyces | 3742 | 3,231 |
| Pezoloma | 9 | 0,008 |
| Phellodon | 11 | 0,009 |
| Piloderma | 31078 | 26,833 |
| Pseudotomentella | 580 | 0,501 |
| Rhizopogon | 47 | 0,041 |
| Russula | 23881 | 20,619 |
| Scleroderma | 3432 | 2,963 |
| Serendipita | 27 | 0,023 |
| Suillus | 16804 | 14,509 |
| Thelephora | 2648 | 2,286 |
| Tomentella | 516 | 0,446 |
| Tomentellopsis | 606 | 0,523 |
| Trichophaea | 127 | 0,110 |
| Tylopilus | 2 | 0,002 |
| Tylospora | 5094 | 4,398 |
| Wilcoxina | 2 | 0,002 |
| SUMA | 115821 | 100 |

Tabela 4.2.3 Wykaz zidentyfikowanych rodzajów grzybów ECM oraz należących do nich filotypów w randze gatunku. Informacje dot. typu eksploracji gleby zg. z Lillescov i in. (2011). Kolorem wyróżniono rodzaje grzybów tworzących owocniki typu agarikoidalnego. TE – typ eksploracji: L – na długie odległości; MS – średnie odległości, gładkie; MF – średnie odległości "fringe"; MM – średnie odległości; SH – na krótkie odległości; C – kontaktowa; Gr. – gromada

| gr. | klasa | es Mytilinidales Gloniaceae Cenoc | | | gatunek | numer dostępu | ТЕ | |
|------|-----------------|-----------------------------------|----------------|--------------|--------------------------------|----------------|----|--|
| | Dothideomycetes | Mytilinidales | Gloniaceae | Cenococcum | Cenococcum sp. | SH1639596.08FU | SH | |
| | | | | | Meliniomyces sp. | SH1544242.08FU | | |
| | | | | | Meliniomyces sp. | SH1523765.08FU | | |
| əta | . . | | | | Meliniomyces sp. | SH1544281.08FU | | |
| myca | Leotiomycetes | Helotiales | Helotiaceae | Meliniomyces | Meliniomyces sp. | SH1544269.08FU | | |
| scoi | | | | | Meliniomyces sp. SH1544285.08F | | | |
| V | | | | | Meliniomyces sp. | SH1544273.08FU | | |
| | | | | Wilcoxina | Wilcoxina mikolae | SH1557657.08FU | | |
| | Pezizomycetes | Pezizales | Pyronemataceae | Trichophaea | <i>Trichophaea</i> sp. | SH1557658.08FU | | |
| | | | Amanitaceae | Amanita | Amanita muscaria | SH1553667.08FU | MS | |
| | | | | | Cortinarius angustisporus | SH1545380.08FU | | |
| | | | | | Cortinarius biformis | SH1545234.08FU | | |
| | | | | | Cortinarius brunneus | SH1917140.08FU | | |
| | | | | | Cortinarius causticus | SH1626648.08FU | | |
| ta | | Agaricales | Cortinariaceae | Cortinarius | Cortinarius clarobrunneus | SH1545236.08FU | MF | |
| ıyco | | | | | Cortinarius coleoptera | SH1647023.08FU | | |
| dion | Agaricomycetes | | | | Cortinarius heterodepressus | SH1545233.08FU | | |
| 3asi | | | | | Cortinarius neofurvolaesus | SH1545248.08FU | | |
| Τ | | | | | Cortinarius testaceofolius | SH1545266.08FU | | |
| | | | Hygrophoraceae | Hygrophorus | Hygrophorus sp. | SH1656193.08FU | SH | |
| | | | | | Piloderma bicolor | SH1544890.08FU | | |
| | | Atheliales | Atheliaceae | Piloderma | Piloderma sp. | SH1544811.08FU | MF | |
| | | | | | Piloderma sp. | SH1544820.08FU | | |

| | | | | | Piloderma sphaerosporum | SH1544806.08FU | | | | | | | |
|--|--|---------------|-------------------|--|--------------------------------|---|----|--|--|--|--|--|--|
| | | | | | Tylospora asterophora | SH1571570.08FU | | | | | | | |
| | | | | Tylospora | Tylospora fibrillosa | SH1571571.08FU | SH | | | | | | |
| | | | | | <i>Tylospora</i> sp. | SH1648323.08FU | | | | | | | |
| | | | Boletaceae | Boletus | Boletus edulis | SH1644963.08FU | L | | | | | | |
| | | | Boletaceae | Tylopilus | Tylopilus felleus | SH1562683.08FU | L | | | | | | |
| | | | Gomphidiaceae | Chroogomphus | Chroogomphus rutilus | SH1525299.08FU | | | | | | | |
| | | | | | Scleroderma citrinum | SH1650626.08FU | | | | | | | |
| | | Boletales | Sclerodermataceae | Scleroderma | Scleroderma bovista | SH1650637.08FU | | | | | | | |
| | | | | | Scleroderma bovista | SH1650627.08FU | | | | | | | |
| | | | с :Ш | G .'H | Suillus variegatus | SH1555173.08FU | т | | | | | | |
| | | | Suillaceae | Sullus | Suillus lakei | SH1555183.08FU | | | | | | | |
| | | | Rhizopogonaceae | Rhizopogon | Rhizopogon sp. | | | | | | | | |
| | | | Albatrellaceae | Byssoporia | Byssoporia terrestris | SH1542891.08FU | | | | | | | |
| | | | | T . • | Lactarius glyciosmus | Veroderma bovistaSH1650627.08FUvuillus variegatusSH1555173.08FUSuillus lakeiSH1555183.08FURhizopogon sp.SSoporia terrestrisSsoporia terrestrisSH1542891.08FUEtarius glyciosmusSH1878804.08FUactarius tabidusSH1632945.08FURussula roseipesSH1538844.08FUPelephora terrestrisSH1502189.08FUomentella stuposaSH1502353.08FU | | | | | | | |
| | | Russulales | Russulaceae | Lactarius | Lactarius tabidus | SH1632945.08FU | C | | | | | | |
| | | | | Russula | Russula roseipes | SH1538844.08FU | С | | | | | | |
| | | | | Thelephora | Thelephora terrestris | SH1502189.08FU | | | | | | | |
| | | | | Tomentella | Tomentella stuposa | SH1502353.08FU | MS | | | | | | |
| | | | Thelephoraceae | | Pseudotomentella humicola | SH1648269.08FU | | | | | | | |
| | | Inelephorales | | Pseudotomentella | Pseudotomentella sp. | SH1564332.08FU | MS | | | | | | |
| | | | | | Pseudotomentella rhizopunctata | SH1638687.08FU | | | | | | | |
| | | | Bankeraceae | Phellodon niger | SH1542869.08FU | MM | | | | | | | |
| | | | | LactariusLactarius glyciosmusSH1878804.08FULactariusLactarius tabidusSH1632945.08FURussulaRussula roseipesSH1538844.08FUThelephoraThelephora terrestrisSH1502189.08FUTomentellaTomentella stuposaSH1502353.08FUPseudotomentellaPseudotomentella humicolaSH1648269.08FUPseudotomentellaPseudotomentella sp.SH1564332.08FUPhellodonPhellodon nigerSH1542869.08FUSH1542869.08FUSH1638687.08FUSH1542869.08FUSH1638687.08FU | | | | | | | | | |
| | | Sebacinales | Serendipitaceae | Serendipita | Serendipita sp. | SH1577261.08FU | | | | | | | |
| | | | | | Serendipita sp. | SH1750215.08FU | 1 | | | | | | |

| | | a | e a | | | wska | źnik | - | |
|-------|--------------------|---|---------------------------------------|--------|--------|----------|----------------|----------|-----------------------------|
| próba | powierzchnia | obserwowana liczb gatunków na powierzchni | obserwowana liczb gatunków w próbi | Chao 1 | ACE | Shannona | równomierności | Simpsona | odwrotny indeks Simpsona |
| Sz.1 | | | 8 | 14 | 13,373 | 0,796 | 0,383 | 0,331 | 1,494 |
| Sz.2 | S 1 | 21 | 20 | 22 | 25,949 | 1,471 | 0,491 | 0,636 | 2,751 |
| Sz.3 | (6,89) | 21 | 9 | 9 | 9,527 | 1,283 | 0,584 | 0,635 | 2,743 |
| Sz.4 | | | 6 | 9 | 14,250 | 0,435 | 0,243 | 0,217 | 1,277 |
| Sz.5 | | | 9 | 9 | 9,627 | 0,624 | 0,284 | 0,277 | 1,383 |
| Sz.6 | S 3 | 21 | 3 | 3 | 4,111 | 0,544 | 0,495 | 0,288 | 1,405 |
| Sz.7 | (5,06) | 21 | 17 | 17,333 | 18,071 | 0,917 | 0,324 | 0,375 | 1,600 |
| Sz.8 | | | 13 | 15,5 | 19,621 | 0,963 | 0,375 | 0,465 | 1,869 |
| Sz.9 | | | 11 | 12 | 12,056 | 0,580 | 0,242 | 0,231 | 1,301 |
| Sz.10 | S4 | 20 | 12 | 12,5 | 13,791 | 1,594 | 0,641 | 0,758 | 4,137 |
| Sz.11 | (3,74) | 20 | 13 | 15 | 17,444 | 1,144 | 0,446 | 0,597 | 2,482 |
| Sz.12 | | | 12 | 15,333 | 15,846 | 1,372 | 0,552 | 0,566 | 2,302 |
| Sz.13 | | | 11 | 12,5 | 14,888 | 1,145 | 0,478 | 0,527 | 2,116 |
| Sz.14 | \$5 | | 15 | 15,6 | 17,694 | 0,485 | 0,179 | 0,167 | 1,200 |
| Sz.15 | (3.44) | 22 | 12 | 27 | 28,156 | 0,774 | 0,311 | 0,388 | 1,634 |
| Sz.16 | (3,11) | | 12 | 14 | 16,749 | 0,813 | 0,327 | 0,352 | 1,543 |
| Sz.17 | | | 10 | 12 | 14,000 | 0,884 | 0,384 | 0,418 | 1,719 |
| Sz.18 | | | 12 | 13,5 | 14,434 | 1,602 | 0,645 | 0,715 | 3,511 |
| Sz.19 | S 6 | 22 | 15 | 22,5 | 21,102 | 1,454 | 0,537 | 0,573 | 2,344 |
| Sz.20 | (3,42) | | 10 | 10,5 | 11,188 | 1,208 | 0,525 | 0,559 | 2,269 |
| Sz.21 | | | 13 | 18 | 25,122 | 1,756 | 0,685 | 0,785 | 4,653 |
| Sz.22 | | | 11 | 12 | 12,172 | 0,797 | 0,333 | 0,310 | 1,449 |
| Sz.23 | \$7 | | 14 | 21,5 | 26,576 | 2,090 | 0,792 | 0,840 | 6,269 |
| Sz.24 | (2.89) | 22 | 8 | 8,333 | 9,802 | 1,160 | 0,558 | 0,549 | 2,216 |
| Sz.25 | (2,0)) | | 10 | 20,5 | 30,406 | 1,981 | 0,860 | 0,809 | 5,232 |
| Sz.26 | | | 8 | 8,333 | 9,377 | 1,757 | 0,845 | 0,784 | 4,634 |
| Sz.27 | | | 11 | 14,75 | 26,693 | 1,912 | 0,798 | 0,789 | 4,734 |
| Sz.28 | 58 | | 9 | 10 | 11,520 | 1,952 | 0,888 | 0,829 | 5,832 |
| Sz.29 | (2.57) | 19 | 9 | 9,25 | 10,300 | 1,986 | 0,904 | 0,837 | 6,125 |
| Sz.30 | (_,= , - , - , - , | | 11 | 18,5 | 26,897 | 1,881 | 0,785 | 0,804 | 5,102 |
| Sz.31 | | | 7 | 10 | 11,182 | 1,820 | 0,935 | 0,819 | 5,538 |
| Sz.32 | | | 10 | 10,33 | 11,443 | 1,938 | 0,842 | 0,826 | 5,732 |
| Sz.33 | 50 | | 13 | 14 | 15,738 | 1,772 | 0,691 | 0,766 | 4,269 |
| Sz.34 | (1.11) | 23 | 20 | 23 | 27,972 | 1,884 | 0,629 | 0,765 | 4,257 |
| Sz.35 | (-,) | | 14 | 14,25 | 14,894 | 2,091 | 0,792 | 0,833 | 5,970 |
| Sz.36 | | | 9 | 12 | 12,497 | 0,689 | 0,313 | 0,349 | 1,536 |
| Sz.37 | S10 | 25 | 7 | 8 | 8,231 | 1,182 | 0,608 | 0,552 | 2,230 |
| Sz.38 | (0,46) | 25 | 17 | | 22,420 | 1,975 | 0,697 | 0,793 | 4,823 |

Tabela 4.2.4 Wskaźniki różnorodności α. W nawiasach umieszczono wartość MAT [°C]

| Sz.39 | | | 22 | 31,333 | 32,173 | 1,706 | 0,552 | 0,686 | 3,188 |
|-------|----------------|----|----|--------|--------|-------|-------|-------|-------|
| Sz.40 | | | 7 | 7,333 | 8,593 | 1,272 | 0,653 | 0,587 | 2,420 |
| Sz.57 | | | 13 | 14,5 | 15,160 | 1,557 | 0,607 | 0,687 | 3,197 |
| Sz.58 | S16 | 27 | 15 | 15 | 15,503 | 1,321 | 0,488 | 0,583 | 2,399 |
| Sz.59 | (0,046) | 27 | 22 | 26,2 | 28,769 | 1,046 | 0,339 | 0,431 | 1,756 |
| Sz.60 | | | 20 | 21,2 | 23,568 | 1,012 | 0,338 | 0,391 | 1,642 |
| Sz.41 | | | 14 | 15 | 15,714 | 0,683 | 0,259 | 0,280 | 1,389 |
| Sz.42 | S12 | 22 | 17 | 17 | 17,412 | 1,673 | 0,590 | 0,755 | 4,089 |
| Sz.43 | (-0,55) | 25 | 5 | 5 | 5,541 | 1,382 | 0,859 | 0,717 | 3,531 |
| Sz.44 | | | 14 | 15 | 16,937 | 1,454 | 0,551 | 0,718 | 3,543 |
| Sz.45 | | | 17 | 17,5 | 17,969 | 1,812 | 0,639 | 0,752 | 4,027 |
| Sz.46 | S13 | 20 | 20 | 22 | 24,000 | 1,705 | 0,569 | 0,741 | 3,862 |
| Sz.47 | (-0,93) | 30 | 21 | 22,5 | 23,434 | 1,870 | 0,614 | 0,788 | 4,722 |
| Sz.48 | | | 17 | 17,2 | 18,263 | 0,901 | 0,318 | 0,431 | 1,758 |
| Sz.49 | | | 20 | 27,5 | 27,551 | 0,657 | 0,219 | 0,258 | 1,347 |
| Sz.50 | 014 | | 8 | 18 | 29,563 | 1,114 | 0,536 | 0,594 | 2,465 |
| Sz.51 | 514 | 28 | 19 | 20 | 23,375 | 1,988 | 0,675 | 0,789 | 4,732 |
| Sz.52 | (-1,27) | | 25 | 26,5 | 27,829 | 2,207 | 0,686 | 0,835 | 6,063 |
| Sz.53 | | | 17 | 17,25 | 18,208 | 1,147 | 0,405 | 0,495 | 1,980 |
| Sz.54 | C15 | | 18 | 19,2 | 21,091 | 0,626 | 0,216 | 0,211 | 1,268 |
| Sz.55 | 515 (-1.69) | 21 | 11 | 12,5 | 13,289 | 0,241 | 0,101 | 0,087 | 1,095 |
| Sz.56 | (-1,09) | | 5 | 6 | N/A | 1,267 | 0,787 | 0,694 | 3,267 |

Wskaźniki różnorodności α obliczano dla każdej pobranej próby za pomocą narzędzi pakietu phyloseq. W kalkulacjach zastosowano logarytm naturalny. Przed obliczeniami liczba odczytów dla filotypów w randze gatunku została zsumowana. Obserwowana liczba gatunków dla każdej powierzchni, przedstawia liczbę unikalnych filotypów.

Tabela 4.2.5 Obserwowana liczba rodzajów grzybów ECM tworzących owocniki typu agarikoidalnego i typu innego oraz wyniki testu Kruskala-Wallisa wskazujące na statystycznie istotne różnice ich zawartości w wyznaczonych strefach temperaturowych. W nawiasach umieszczono wartość MAT [°C] Dla stref zastosowano kod kolorystyczny: MAT > 3°C; MAT 3 - 0°C; MAT < 0°C

| | | obserwowana liczba rodzajó | w grzybów ECM w | tost |
|--------------|-------|----------------------------|-----------------|--------------------------|
| powierzchnia | próba | próbie tworzących ow | vocniki typu: | test Kruckala Wallica |
| | | agarikoidalnego | "inne" | IXI USKala- vv allisa |
| | Sz.1 | 3 | 5 | |
| S1 (6 80) | Sz.2 | 4 | 10 | |
| 51 (0,09) | Sz.3 | 3 | 5 | |
| | Sz.4 | 3 | 4 | |
| | Sz.5 | 4 | 6 | |
| \$3 (5.06) | Sz.6 | 2 | 1 | |
| 33 (3,00) | Sz.7 | 4 | 6 | |
| | Sz.8 | 3 | 6 | |
| | Sz.9 | 4 | 7 | |
| SA (3.74) | Sz.10 | 4 | 8 | X ² = 22,3661 |
| 54 (5,74) | Sz.11 | 4 | 6 | N=42 |
| | Sz.12 | 3 | 6 | p < 0,00001 |
| | Sz.13 | 3 | 8 | |
| | Sz.14 | 3 | 7 | |
| S5 (3,44) | Sz.15 | 3 | 5 | |
| | Sz.16 | 3 | 5 | |
| | Sz.17 | 3 | 4 | |
| | Sz.18 | 4 | 7 | |
| \$6 (3.42) | Sz.19 | 3 | 7 | |
| 50 (5,42) | Sz.20 | 3 | 5 | |
| | Sz.21 | 5 | 7 | |
| | Sz.22 | 3 | 6 | |
| | Sz.23 | 4 | 6 | |
| S7 (2,89) | Sz.24 | 3 | 5 | |
| | Sz.25 | 3 | 7 | |
| | Sz.26 | 2 | 6 | |
| | Sz.27 | 3 | 6 | |
| | Sz.28 | 3 | 4 | $X^2 - 14.8656$ |
| S8 (2,57) | Sz.29 | 3 | 6 | N = 46 |
| | Sz.30 | 3 | 7 | p = 0.00012 |
| | Sz.31 | 4 | 3 | p 0,00012 |
| | Sz.32 | 4 | 5 | |
| | Sz.33 | 4 | 6 | |
| S9 (1,11) | Sz.34 | 5 | 9 | |
| | Sz.35 | 3 | 7 | |
| | Sz.36 | 4 | 5 | |
| S10 (0,46) | Sz.37 | 3 | 3 | |

| | Sz.38 | 5 | 8 | |
|-------------|-------|---|---|-------------------------------|
| | Sz.39 | 5 | 9 | |
| | Sz.40 | 4 | 4 | |
| | Sz.57 | 4 | 7 | |
| S1C (0.04C) | Sz.58 | 5 | 9 | |
| 510 (0,040) | Sz.59 | 8 | 8 | |
| | Sz.60 | 8 | 8 | |
| | Sz.41 | 4 | 8 | |
| S12 (0.55) | Sz.42 | 5 | 8 | |
| 512 (-0,55) | Sz.43 | 4 | 5 | |
| | Sz.44 | 4 | 6 | |
| | Sz.45 | 5 | 7 | |
| S12(0.02) | Sz.46 | 6 | 7 | |
| 515 (-0,95) | Sz.47 | 6 | 9 | \mathbf{v}^2 12 419 |
| | Sz.48 | 6 | 9 | $\Lambda^{-}= 12,410$ N-22 |
| | Sz.49 | 4 | 9 | n = 32 n = 0.00043 |
| | Sz.50 | 5 | 6 | p= 0,00045 |
| S14 (-1,27) | Sz.51 | 5 | 8 | |
| | Sz.52 | 6 | 8 | |
| | Sz.53 | 7 | 6 | |
| | Sz.54 | 5 | 7 | |
| S15 (-1,69) | Sz.55 | 5 | 7 | |
| | Sz.56 | 3 | 3 | |

| korelacja | | | | | | | | | | | |
|---------------|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|
| 0,2347 | | | | | | | | | | | |
| 0,2346 | | | | | | | | | | | |
| 0,2286 | | | | | | | | | | | |
| 0,2283 | | | | | | | | | | | |
| 0,2228 | | | | | | | | | | | |
| 0,2228 | | | | | | | | | | | |
| 0,2225 | | | | | | | | | | | |
| 0,2212 | | | | | | | | | | | |
| 0,2197 | | | | | | | | | | | |
| 0,2174 | | | | | | | | | | | |
| Q, MMTR, PEW, | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | |

Tabela 4.2.7 Dziesięć kombinacji zmiennych środowiskowych z maksymalną korelacją rang Spearmanado macierzy podobieństwa biotycznego (Bray-Curtis)

MAP – średnie roczne opady; MAT – średnia roczna temperatura; MGT – średnia temperatura sezonu wegetacyjnego; MTV – średnia temperatura II kwartału; PEW – ewapotranspiracja potencjalna gleby; MGS – średnia długość sezonu wegetacyjnego; PWQ – opady w najcieplejszym kwartale; PCQ – opady w najzimniejszym kwartale; MMTR – średni miesięczny zakres temperatur; stężenie pierwiastków [mg/100g gleby].

| | ouo wisko | wych, które zna | uluzly się v | v modelaen | |
|-----------|-----------------------------|-----------------|-----------------------------------|--|-------------|
| MAP + MG | T + PWQ | + PCQ + Ca + Q | Cd + Fe + H | K + Mn + Zı | n = 0,23474 |
| | Df | SS | \mathbb{R}^2 | F | Pr(>F) |
| MAP | 1 | 1,570 | 0,150 | 11,665 | 0,0001 |
| MGT | 1 | 0,158 | 0,015 | 1,173 | 0,3156 |
| PWQ | 1 | 0,396 | 0,038 | 2,942 | 0,0173 |
| PCQ | 1 | 0,127 | 0,012 | 0,947 | 0,4481 |
| wapń | 1 | 0,675 | 0,064 | 5,012 | 0,0003 |
| kadm | 1 | 0,558 | 0,053 | 4,148 | 0,0012 |
| żelazo | 1 | 0,130 | 0,012 | 0,966 | 0,4388 |
| potas | 1 | 0,121 | 0,012 | 0,896 | 0,4867 |
| mangan | 1 | 0,511 | 0,049 | 3,794 | 0,0031 |
| cynk | 1 | 0,296 | 0,028 | 2,199 | 0,0521 |
| Reszta | 44 | 5,923 | 0,566 | - | - |
| Całość | 54 | 10,466 | 1,000 | - | - |
| MTV + MA | $\mathbf{P} + \mathbf{PWQ}$ | + PCQ + Ca + Ca | C d + Fe + K | K + Mn + Zn | a = 0,23466 |
| | Df | SS | \mathbb{R}^2 | F | Pr(>F) |
| MTV | 1 | 1,408 | 0,135 | 10,465 | 0,0001 |
| MAP | 1 | 0,321 | 0,031 | 2,389 | 0,0397 |
| PWQ | 1 | 0,397 | 0,038 | 2,952 | 0,0148 |
| PCQ | 1 | 0,128 | 0,012 | 0,954 | 0,4528 |
| wapń | 1 | 0,673 | 0,064 | 4,998 | 0,0004 |
| kadm | 1 | 0,557 | 0,053 | 4,138 | 0,0012 |
| żelazo | 1 | 0,130 | 0,012 | 0,968 | 0,4297 |
| potas | 1 | 0,122 | 0,012 | 0,903 | 0,4761 |
| mangan | 1 | 0,513 | 0,049 | 3,810 | 0,0031 |
| cynk | 1 | 0,296 | 0,028 | 2,197 | 0,0542 |
| Reszta | 44 | 5,921 | 0,566 | - | - |
| Całość | 54 | 10,466 | 1,000 | - | - |
| MA | T + MGS | + PWQ + PEW | + Cu + Fe | + Zn = 0,228 | 861 |
| | Df | SS | \mathbb{R}^2 | F | Pr(>F) |
| MAT | 1 | 1,367 | 0,131 | 9,254 | 0,0001 |
| MGS | 1 | 0,191 | 0,018 | 1,293 | 0,2559 |
| PWQ | 1 | 0,387 | 0,037 | 2,623 | 0,026 |
| PEW | 1 | 0,032 | 0,003 | 0,214 | 0,9637 |
| miedź | 1 | 0,194 | 0,019 | 1,315 | 0,2587 |
| żelazo | 1 | 1,086 | 0,104 | 7,348 | 0,0001 |
| cynk | 1 | 0,265 | 0,025 | 1,796 | 0,1085 |
| Reszta | 47 | 6,943 | 0,663 | - | - |
| Całość | 54 | 10,466 | 1,000 | - | - |
| MGS + | - MMTR+ | PWQ + pH (wo | oda) + Fe + | $\mathbf{K} + \mathbf{Z}\mathbf{n} = 0,$ | 22834 |
| | Df | SS | \mathbb{R}^2 | F | Pr(>F) |
| MGS | 1 | 1,261 | 0,120 | 9,575 | 0,0001 |
| MMTR | 1 | 0,268 | 0,026 | 2,039 | 0,0693 |
| PWQ | 1 | 0,405 | 0,039 | 3,077 | 0,0123 |
| pH (woda) | 1 | 1,064 | 0,102 | 8,078 | 0,0001 |
| żelazo | 1 | 0,646 | 0,062 | 4,908 | 0,0005 |
| potas | 1 | 0,317 | 0,030 | 2,408 | 0,0401 |
| cvnk | 1 | 0.317 | 0.030 | 2.411 | 0.0376 |

Tabela 4.2.9 Kombinacja zmiennych środowiskowych o najwyższej wartości korelacji do macierzy podobieństwa biotycznego (Bray-Curtis) wg. procedury korelacji rang BIOENV. Analiza wariancji PERMANOWA zmiennych środowiskowych, które znalazły się w modelach

| Reszta | 47 | 6,188 | 0,591 | - | - |
|-------------|--------|------------------|----------------|--------------|-----------------------|
| Całość | 54 | 10,466 | 1,000 | - | - |
| model z czy | nnikam | i o najwyższym v | współczyn | niku determi | inacji R ² |
| | Df | SS | \mathbb{R}^2 | F | Pr(>F) |
| MAP | 1 | 1,570 | 0,150 | 10,825 | 0,0001 |
| pH (woda) | 1 | 0,845 | 0,080 | 5,829 | 0,0003 |
| żelazo | 1 | 0,6819 | 0,065 | 4,700 | 0,0006 |
| wapń | 1 | 0,1144 | 0,010 | 0,788 | 0,5621 |
| Reszta | 50 | 7,253 | 0,653 | - | - |
| Całość | 54 | 10,465 | 1,000 | _ | - |

Df – stopnie swobody; SS – suma kwadratów; MAP – średnie roczne opady; MAT – średnia roczna temperatura; MGT – średnia temperatura sezonu wegetacyjnego; MTV – średnia temperatura II kwartału; PEW – ewapotranspiracja potencjalna gleby; MGS – średnia długość sezonu wegetacyjnego; PWQ – opady w najcieplejszym kwartale; PCQ – opady w najzimniejszym kwartale; MMTR – średni miesięczny zakres temperatur; pH(woda) – odczyn pH zmieżony w wodzie; stężenie pierwiastków [mg/100g gleby].

| | MAT | MAP | MGS | MGT | MMTR | PWQ | PCQ | N | C | pН | PEW | Al | Ca | Cd | Cr | Cu | Fe | K | Mg | Mn | Р | Zn | ECT |
|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| MAT | 1,00 | 0,93 | 0,97 | 0,95 | -0,44 | 0,60 | 0,89 | 0,35 | 0,31 | -0,03 | 0,08 | -0,09 | -0,83 | -0,25 | -0,47 | -0,04 | -0,42 | -0,10 | -0,84 | -0,30 | -0,29 | 0,73 | 0,33 |
| MAP | 0,93 | 1,00 | 0,94 | 0,94 | -0,29 | 0,77 | 0,95 | 0,35 | 0,29 | 0,09 | 0,05 | -0,05 | -0,88 | -0,20 | -0,44 | 0,01 | -0,48 | 0,01 | -0,84 | -0,43 | -0,35 | 0,69 | 0,40 |
| MGS | 0,97 | 0,94 | 1,00 | 1,00 | -0,33 | 0,63 | 0,91 | 0,34 | 0,30 | 0,00 | 0,05 | -0,09 | -0,81 | -0,23 | -0,45 | 0,00 | -0,38 | -0,11 | -0,80 | -0,28 | -0,23 | 0,71 | 0,34 |
| MGT | 0,95 | 0,94 | 1,00 | 1,00 | -0,33 | 0,63 | 0,91 | 0,31 | 0,28 | 0,00 | 0,04 | -0,09 | -0,80 | -0,24 | -0,45 | -0,01 | -0,36 | -0,10 | -0,79 | -0,27 | -0,22 | 0,71 | 0,35 |
| MMTR | -0,44 | -0,29 | -0,33 | -0,33 | 1,00 | 0,03 | -0,20 | -0,35 | -0,23 | -0,12 | 0,13 | 0,07 | 0,39 | -0,17 | 0,05 | -0,48 | -0,06 | -0,04 | 0,33 | 0,21 | -0,12 | -0,30 | 0,16 |
| PWQ | 0,60 | 0,77 | 0,63 | 0,63 | 0,03 | 1,00 | 0,62 | -0,11 | -0,13 | 0,28 | 0,03 | 0,22 | -0,87 | -0,40 | -0,43 | -0,10 | -0,55 | 0,47 | -0,58 | -0,75 | -0,51 | 0,61 | 0,59 |
| PCQ | 0,89 | 0,95 | 0,91 | 0,91 | -0,20 | 0,62 | 1,00 | 0,40 | 0,37 | -0,12 | 0,15 | -0,05 | -0,73 | -0,16 | -0,30 | -0,06 | -0,39 | -0,12 | -0,76 | -0,27 | -0,18 | 0,66 | 0,34 |
| N | 0,35 | 0,35 | 0,34 | 0,31 | -0,35 | -0,11 | 0,40 | 1,00 | 0,93 | -0,05 | 0,59 | -0,24 | -0,10 | 0,27 | -0,02 | 0,50 | -0,08 | -0,43 | -0,20 | 0,14 | 0,32 | 0,16 | -0,12 |
| С | 0,31 | 0,29 | 0,30 | 0,28 | -0,23 | -0,13 | 0,37 | 0,93 | 1,00 | -0,24 | 0,67 | -0,43 | -0,07 | 0,40 | 0,09 | 0,46 | 0,12 | -0,61 | -0,23 | 0,24 | 0,35 | 0,14 | -0,12 |
| pН | -0,03 | 0,09 | 0,00 | 0,00 | -0,12 | 0,28 | -0,12 | -0,05 | -0,24 | 1,00 | -0,35 | 0,15 | -0,27 | -0,15 | -0,34 | 0,44 | -0,34 | 0,37 | 0,01 | -0,54 | -0,21 | -0,08 | 0,16 |
| PEW | 0,08 | 0,05 | 0,05 | 0,04 | 0,13 | 0,03 | 0,15 | 0,59 | 0,67 | -0,35 | 1,00 | -0,14 | 0,02 | 0,10 | 0,00 | 0,15 | 0,02 | -0,25 | -0,05 | 0,02 | 0,19 | 0,39 | 0,03 |
| Al | -0,09 | -0,05 | -0,09 | -0,09 | 0,07 | 0,22 | -0,05 | -0,24 | -0,43 | 0,15 | -0,14 | 1,00 | -0,06 | -0,65 | 0,00 | -0,15 | -0,50 | 0,85 | 0,30 | -0,39 | 0,17 | 0,03 | 0,22 |
| Ca | -0,83 | -0,88 | -0,81 | -0,80 | 0,39 | -0,87 | -0,73 | -0,10 | -0,07 | -0,27 | 0,02 | -0,06 | 1,00 | 0,38 | 0,48 | -0,01 | 0,58 | -0,26 | 0,77 | 0,67 | 0,46 | -0,69 | -0,48 |
| Cd | -0,25 | -0,20 | -0,23 | -0,24 | -0,17 | -0,40 | -0,16 | 0,27 | 0,40 | -0,15 | 0,10 | -0,65 | 0,38 | 1,00 | 0,62 | 0,43 | 0,83 | -0,57 | 0,22 | 0,37 | 0,36 | -0,17 | -0,47 |
| Cr | -0,47 | -0,44 | -0,45 | -0,45 | 0,05 | -0,43 | -0,30 | -0,02 | 0,09 | -0,34 | 0,00 | 0,00 | 0,48 | 0,62 | 1,00 | 0,27 | 0,72 | -0,04 | 0,63 | 0,26 | 0,76 | -0,26 | -0,37 |
| Cu | -0,04 | 0,01 | 0,00 | -0,01 | -0,48 | -0,10 | -0,06 | 0,50 | 0,46 | 0,44 | 0,15 | -0,15 | -0,01 | 0,43 | 0,27 | 1,00 | 0,28 | -0,06 | 0,09 | -0,30 | 0,49 | -0,16 | -0,16 |
| Fe | -0,42 | -0,48 | -0,38 | -0,36 | -0,06 | -0,55 | -0,39 | -0,08 | 0,12 | -0,34 | 0,02 | -0,50 | 0,58 | 0,83 | 0,72 | 0,28 | 1,00 | -0,47 | 0,42 | 0,45 | 0,50 | -0,26 | -0,48 |
| K | -0,10 | 0,01 | -0,11 | -0,10 | -0,04 | 0,47 | -0,12 | -0,43 | -0,61 | 0,37 | -0,25 | 0,85 | -0,26 | -0,57 | -0,04 | -0,06 | -0,47 | 1,00 | 0,22 | -0,65 | -0,06 | 0,12 | 0,30 |
| Mg | -0,84 | -0,84 | -0,80 | -0,79 | 0,33 | -0,58 | -0,76 | -0,20 | -0,23 | 0,01 | -0,05 | 0,30 | 0,77 | 0,22 | 0,63 | 0,09 | 0,42 | 0,22 | 1,00 | 0,36 | 0,63 | -0,49 | -0,33 |
| Mn | -0,30 | -0,43 | -0,28 | -0,27 | 0,21 | -0,75 | -0,27 | 0,14 | 0,24 | -0,54 | 0,02 | -0,39 | 0,67 | 0,37 | 0,26 | -0,30 | 0,45 | -0,65 | 0,36 | 1,00 | 0,29 | -0,39 | -0,42 |
| Р | -0,29 | -0,35 | -0,23 | -0,22 | -0,12 | -0,51 | -0,18 | 0,32 | 0,35 | -0,21 | 0,19 | 0,17 | 0,46 | 0,36 | 0,76 | 0,49 | 0,50 | -0,06 | 0,63 | 0,29 | 1,00 | -0,23 | -0,30 |
| Zn | 0,73 | 0,69 | 0,71 | 0,71 | -0,30 | 0,61 | 0,66 | 0,16 | 0,14 | -0,08 | 0,39 | 0,03 | -0,69 | -0,17 | -0,26 | -0,16 | -0,26 | 0,12 | -0,49 | -0,39 | -0,23 | 1,00 | 0,25 |
| ECT | 0,33 | 0,40 | 0,34 | 0,35 | 0,16 | 0,59 | 0,34 | -0,12 | -0,12 | 0,16 | 0,03 | 0,22 | -0,48 | -0,47 | -0,37 | -0,16 | -0,48 | 0,30 | -0,33 | -0,42 | -0,30 | 0,25 | 1,00 |

Tabela 4.2.10 Współczynnik korelacji Spearmana pomiędzy zmiennymi środowiskowymi opisującymi cechy klimatu, ilością końcówek ECM oraz

stężeniem pierwiastków w glebie na powierzchniach badawczych w Szwecji

MAT – średnia roczna temperatura; MAP – średnie roczne opady; MGS – średnia długość sezonu wegetacyjnego; MGT – średnia temperatura sezonu wegetacyjnego; MMTR – średni miesięczny zakres temperatur; PWQ – opady w najcieplejszym kwartale; PCQ – opady w najzimniejszym kwartale; pH – odczyn gleby; PEW – ewapotranspiracja potencjalna gleby; ECM – ilość końówek ektomykoryzowych; stężenie pierwiastków [mg/100g gleby]

| - | 1 | | · · · · · · · · · · · · · · · · · · · | | | | | , | | | * | | | C | | | | | | | | | 5 |
|------|------|------|---------------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| | MAT | MAP | MGS | MGT | MMTR | PWQ | PCQ | Ν | С | pН | PEW | Al | Ca | Cd | Cr | Cu | Fe | K | Mg | Mn | Р | Zn | ECT |
| MAT | NA | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,01 | 0,02 | 0,82 | 0,54 | 0,52 | 0,00 | 0,07 | 0,00 | 0,77 | 0,00 | 0,48 | 0,00 | 0,02 | 0,03 | 0,00 | 0,01 |
| MAP | 0,00 | NA | 0,00 | 0,00 | 0,02 | 0,00 | 0,00 | 0,01 | 0,03 | 0,51 | 0,72 | 0,71 | 0,00 | 0,14 | 0,00 | 0,93 | 0,00 | 0,95 | 0,00 | 0,00 | 0,01 | 0,00 | 0,00 |
| MGS | 0,00 | 0,00 | NA | 0,00 | 0,01 | 0,00 | 0,00 | 0,01 | 0,02 | 0,99 | 0,69 | 0,49 | 0,00 | 0,09 | 0,00 | 0,98 | 0,00 | 0,43 | 0,00 | 0,04 | 0,08 | 0,00 | 0,01 |
| MGT | 0,00 | 0,00 | 0,00 | NA | 0,01 | 0,00 | 0,00 | 0,02 | 0,04 | 1,00 | 0,79 | 0,52 | 0,00 | 0,08 | 0,00 | 0,94 | 0,01 | 0,46 | 0,00 | 0,04 | 0,11 | 0,00 | 0,01 |
| MMTR | 0,00 | 0,02 | 0,01 | 0,01 | NA | 0,80 | 0,12 | 0,01 | 0,09 | 0,36 | 0,33 | 0,58 | 0,00 | 0,22 | 0,69 | 0,00 | 0,66 | 0,75 | 0,01 | 0,12 | 0,37 | 0,03 | 0,21 |
| PWQ | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,80 | NA | 0,00 | 0,42 | 0,35 | 0,03 | 0,83 | 0,11 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,48 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| PCQ | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,12 | 0,00 | NA | 0,00 | 0,01 | 0,39 | 0,28 | 0,69 | 0,00 | 0,24 | 0,03 | 0,64 | 0,00 | 0,39 | 0,00 | 0,05 | 0,18 | 0,00 | 0,01 |
| Ν | 0,01 | 0,01 | 0,01 | 0,02 | 0,01 | 0,42 | 0,00 | NA | 0,00 | 0,72 | 0,00 | 0,07 | 0,44 | 0,04 | 0,86 | 0,00 | 0,57 | 0,00 | 0,14 | 0,29 | 0,02 | 0,23 | 0,37 |
| С | 0,02 | 0,03 | 0,02 | 0,04 | 0,09 | 0,35 | 0,01 | 0,00 | NA | 0,07 | 0,00 | 0,00 | 0,63 | 0,00 | 0,51 | 0,00 | 0,39 | 0,00 | 0,09 | 0,08 | 0,01 | 0,30 | 0,38 |
| pН | 0,82 | 0,51 | 0,99 | 1,00 | 0,36 | 0,03 | 0,39 | 0,72 | 0,07 | NA | 0,01 | 0,28 | 0,04 | 0,27 | 0,01 | 0,00 | 0,01 | 0,00 | 0,92 | 0,00 | 0,13 | 0,56 | 0,23 |
| PEW | 0,54 | 0,72 | 0,69 | 0,79 | 0,33 | 0,83 | 0,28 | 0,00 | 0,00 | 0,01 | NA | 0,30 | 0,90 | 0,47 | 0,98 | 0,29 | 0,88 | 0,06 | 0,72 | 0,85 | 0,16 | 0,00 | 0,84 |
| Al | 0,52 | 0,71 | 0,49 | 0,52 | 0,58 | 0,11 | 0,69 | 0,07 | 0,00 | 0,28 | 0,30 | NA | 0,65 | 0,00 | 0,99 | 0,28 | 0,00 | 0,00 | 0,03 | 0,00 | 0,20 | 0,84 | 0,10 |
| Ca | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,44 | 0,63 | 0,04 | 0,90 | 0,65 | NA | 0,00 | 0,00 | 0,92 | 0,00 | 0,05 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| Cd | 0,07 | 0,14 | 0,09 | 0,08 | 0,22 | 0,00 | 0,24 | 0,04 | 0,00 | 0,27 | 0,47 | 0,00 | 0,00 | NA | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,10 | 0,01 | 0,01 | 0,20 | 0,00 |
| Cr | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,69 | 0,00 | 0,03 | 0,86 | 0,51 | 0,01 | 0,98 | 0,99 | 0,00 | 0,00 | NA | 0,05 | 0,00 | 0,75 | 0,00 | 0,05 | 0,00 | 0,05 | 0,01 |
| Cu | 0,77 | 0,93 | 0,98 | 0,94 | 0,00 | 0,48 | 0,64 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,29 | 0,28 | 0,92 | 0,00 | 0,05 | NA | 0,03 | 0,65 | 0,50 | 0,02 | 0,00 | 0,23 | 0,25 |
| Fe | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,01 | 0,66 | 0,00 | 0,00 | 0,57 | 0,39 | 0,01 | 0,88 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,03 | NA | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,06 | 0,00 |
| Κ | 0,48 | 0,95 | 0,43 | 0,46 | 0,75 | 0,00 | 0,39 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,06 | 0,00 | 0,05 | 0,00 | 0,75 | 0,65 | 0,00 | NA | 0,10 | 0,00 | 0,67 | 0,36 | 0,02 |
| Mg | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,01 | 0,00 | 0,00 | 0,14 | 0,09 | 0,92 | 0,72 | 0,03 | 0,00 | 0,10 | 0,00 | 0,50 | 0,00 | 0,10 | NA | 0,01 | 0,00 | 0,00 | 0,01 |
| Mn | 0,02 | 0,00 | 0,04 | 0,04 | 0,12 | 0,00 | 0,05 | 0,29 | 0,08 | 0,00 | 0,85 | 0,00 | 0,00 | 0,01 | 0,05 | 0,02 | 0,00 | 0,00 | 0,01 | NA | 0,03 | 0,00 | 0,00 |
| Р | 0,03 | 0,01 | 0,08 | 0,11 | 0,37 | 0,00 | 0,18 | 0,02 | 0,01 | 0,13 | 0,16 | 0,20 | 0,00 | 0,01 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,67 | 0,00 | 0,03 | NA | 0,09 | 0,02 |
| Zn | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,03 | 0,00 | 0,00 | 0,23 | 0,30 | 0,56 | 0,00 | 0,84 | 0,00 | 0,20 | 0,05 | 0,23 | 0,06 | 0,36 | 0,00 | 0,00 | 0,09 | NA | 0,06 |
| ECT | 0,01 | 0,00 | 0,01 | 0,01 | 0,21 | 0,00 | 0,01 | 0,37 | 0,38 | 0,23 | 0,84 | 0,10 | 0,00 | 0,00 | 0,01 | 0,25 | 0,00 | 0,02 | 0,01 | 0,00 | 0,02 | 0,06 | NA |

Tabela 4.2.11 Poziom istotności statystycznej (p) dla wartości współczynnika korelacji Spearmana (tabela 4.2.10) pomiędzy zmiennymi środowiskowymi (klimat, ilością końcówek ECM) oraz stężeniem pierwiastków w glebie na powierzchniach badawczych w Szwecji

MAT – średnia roczna temperatura; MAP – średnie roczne opady; MGS – średnia długość sezonu wegetacyjnego; MGT – średnia temperatura sezonu wegetacyjnego; MMTR – średni miesięczny zakres temperatur; PWQ – opady w najcieplejszym kwartale; PCQ – opady w najzimniejszym kwartale; pH – odczyn gleby; PEW – ewapotranspiracja potencjalna gleby; ECM – ilość końcówek ektomykoryzowych; stężenie pierwiastków [mg/100g gleby]

| | MAT | MAP | MGS | MGT | MMTR | PWQ | PCQ | Ν | С | pН | PEW | Al | Ca | Cd | Cr | Cu | Fe | Κ | Mg | Mn | Р | Zn | ECT |
|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| MAT | - | 0,93 | 0,97 | 0,95 | -0,44 | 0,60 | 0,89 | 0,35 | 0,31 | - | - | - | -0,83 | - | -0,47 | - | -0,42 | - | -0,84 | -0,30 | -0,29 | 0,73 | 0,33 |
| MAP | 0,93 | - | 0,94 | 0,94 | -0,29 | 0,77 | 0,95 | 0,35 | 0,29 | - | - | - | -0,88 | - | -0,44 | - | -0,48 | - | -0,84 | -0,43 | -0,35 | 0,69 | 0,40 |
| MGS | 0,97 | 0,94 | - | 1,00 | -0,33 | 0,63 | 0,91 | 0,34 | 0,30 | - | - | - | -0,81 | - | -0,45 | - | -0,38 | - | -0,80 | -0,28 | - | 0,71 | 0,34 |
| MGT | 0,95 | 0,94 | 1,00 | - | -0,33 | 0,63 | 0,91 | 0,31 | 0,28 | - | - | - | -0,80 | - | -0,45 | - | -0,36 | - | -0,79 | -0,27 | - | 0,71 | 0,35 |
| MMTR | -0,44 | -0,29 | -0,33 | -0,33 | - | - | - | -0,35 | - | - | - | - | 0,39 | - | - | -0,48 | - | - | 0,33 | - | - | -0,30 | - |
| PWQ | 0,60 | 0,77 | 0,63 | 0,63 | - | - | 0,62 | - | - | 0,28 | - | - | -0,87 | -0,40 | -0,43 | - | -0,55 | 0,47 | -0,58 | -0,75 | -0,51 | 0,61 | 0,59 |
| PCQ | 0,89 | 0,95 | 0,91 | 0,91 | - | 0,62 | - | 0,40 | 0,37 | - | - | - | -0,73 | - | -0,30 | - | -0,39 | - | -0,76 | -0,27 | - | 0,66 | 0,34 |
| Ν | 0,35 | 0,35 | 0,34 | 0,31 | -0,35 | - | 0,40 | - | 0,93 | - | 0,59 | - | - | 0,27 | - | 0,50 | - | -0,43 | - | - | 0,32 | - | - |
| С | 0,31 | 0,29 | 0,30 | 0,28 | - | - | 0,37 | 0,93 | - | - | 0,67 | -0,43 | - | 0,40 | - | 0,46 | - | -0,61 | - | - | 0,35 | - | - |
| pН | - | - | - | - | - | 0,28 | - | - | - | - | -0,35 | - | -0,27 | - | -0,34 | 0,44 | -0,34 | 0,37 | - | -0,54 | - | - | - |
| PEW | - | - | - | - | - | - | - | 0,59 | 0,67 | -0,35 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 0,39 | - |
| Al | - | - | - | - | - | - | - | - | -0,43 | - | - | - | - | -0,65 | - | - | -0,50 | 0,85 | 0,30 | -0,39 | - | - | - |
| Ca | -0,83 | -0,88 | -0,81 | -0,80 | 0,39 | -0,87 | -0,73 | - | - | -0,27 | - | - | - | 0,38 | 0,48 | - | 0,58 | - | 0,77 | 0,67 | 0,46 | -0,69 | -0,48 |
| Cd | - | - | - | - | - | -0,40 | - | 0,27 | 0,40 | - | - | -0,65 | 0,38 | - | 0,62 | 0,43 | 0,83 | -0,57 | - | 0,37 | 0,36 | - | -0,47 |
| Cr | -0,47 | -0,44 | -0,45 | -0,45 | - | -0,43 | -0,30 | - | - | -0,34 | - | - | 0,48 | 0,62 | - | 0,27 | 0,72 | - | 0,63 | 0,26 | 0,76 | - | -0,37 |
| Cu | - | - | - | - | -0,48 | - | - | 0,50 | 0,46 | 0,44 | - | - | - | 0,43 | 0,27 | - | 0,28 | - | - | -0,30 | 0,49 | - | - |
| Fe | -0,42 | -0,48 | -0,38 | -0,36 | - | -0,55 | -0,39 | - | - | -0,34 | - | -0,50 | 0,58 | 0,83 | 0,72 | 0,28 | - | -0,47 | 0,42 | 0,45 | 0,50 | - | -0,48 |
| К | - | - | - | - | - | 0,47 | - | -0,43 | -0,61 | 0,37 | - | 0,85 | - | -0,57 | - | - | -0,47 | - | - | -0,65 | - | - | 0,30 |
| Mg | -0,84 | -0,84 | -0,80 | -0,79 | 0,33 | -0,58 | -0,76 | - | - | - | - | 0,30 | 0,77 | - | 0,63 | - | 0,42 | - | - | 0,36 | 0,63 | -0,49 | -0,33 |
| Mn | -0,30 | -0,43 | -0,28 | -0,27 | - | -0,75 | -0,27 | - | - | -0,54 | - | -0,39 | 0,67 | 0,37 | 0,26 | -0,30 | 0,45 | -0,65 | 0,36 | - | 0,29 | -0,39 | -0,42 |
| Р | -0,29 | -0,35 | - | - | - | -0,51 | - | 0,32 | 0,35 | - | - | - | 0,46 | 0,36 | 0,76 | 0,49 | 0,50 | - | 0,63 | 0,29 | - | - | -0,30 |
| Zn | 0,73 | 0,69 | 0,71 | 0,71 | -0,30 | 0,61 | 0,66 | - | - | - | 0,39 | - | -0,69 | - | - | - | - | - | -0,49 | -0,39 | - | - | - |
| ECT | 0,33 | 0,40 | 0,34 | 0,35 | - | 0,59 | 0,34 | - | - | - | - | - | -0,48 | -0,47 | -0,37 | - | -0,48 | 0,30 | -0,33 | -0,42 | -0,30 | - | - |

Tabela 4.2.12 Współczynnik korelacji Spearmana pomiędzy zmiennymi środowiskowymi (cechy klimatu, ilością końćówek ECM) oraz stężeniem pierwiastków w glebie na powierzchniach badawczych w Szwecji (p < 0,05)

MAT – średnia roczna temperatura; MAP – średnie roczne opady; MGS – średnia długość sezonu wegetacyjnego; MGT – średnia temperatura sezonu wegetacyjnego; MMTR – średni miesięczny zakres temperatur; PWQ – opady w najcieplejszym kwartale; PCQ – opady w najzimniejszym kwartale; pH – odczyn gleby PEW – ewapotranspiracja potencjalna gleby; ECM – ilość końcówek ektomykoryzowych; stężenie pierwiastków [mg/100g gleby]

| | (| | í de la ta | · · · · · · · · · · | - | |
|------------------|-----------------|--------------------|-------------------------|---------------------|-------------|--------|
| . . | sredni udział w | odchylenie | srednia | srednia | skumulowany | |
| rodzaj | ogólnej | standardowe | liczebność w | liczebność w | wpływ [%] | р |
| | odmienności | | grupie | grupie | 10 () | |
| | 1 | $MAT > 3^{\circ}C$ | C vs. MAT 0 - 3 | °C | | 1 |
| Suillus | 0,15044 | 0,10823 | 0,39740 | 0,13764 | 0,233 | 0,0099 |
| Russula | 0,12747 | 0,11901 | 0,04950 | 0,28677 | 0,431 | 0,0099 |
| Piloderma | 0,09639 | 0,09324 | 0,08230 | 0,24283 | 0,580 | 0,9505 |
| Tylospora | 0,09226 | 0,11623 | 0,16570 | 0,10425 | 0,723 | 0,0792 |
| Cortinarius | 0,08645 | 0,10270 | 0,19360 | 0,06931 | 0,858 | 0,3267 |
| Meliniomyces | 0,03609 | 0,03854 | 0,07030 | 0,07703 | 0,913 | 0,2772 |
| Pseudotomentella | 0,01155 | 0,02868 | 0,02300 | 0,00471 | 0,931 | 0,0594 |
| Scleroderma | 0,01124 | 0,03127 | 0,00130 | 0,02192 | 0,949 | 0,8416 |
| Tomentella | 0,00943 | 0,02110 | 0,00070 | 0,01882 | 0,963 | 0,1188 |
| Cenococcum | 0,00938 | 0,01379 | 0,00120 | 0,01895 | 0,978 | 0,0099 |
| Tomentellopsis | 0,00520 | 0,00719 | 0,00950 | 0,00314 | 0,986 | 0,7327 |
| Thelephora | 0,00430 | 0,00741 | 0,00160 | 0,00819 | 0,993 | 1,0000 |
| Lactarius | 0,00262 | 0,00552 | 0,00100 | 0,00500 | 0,997 | 1,0000 |
| Serendipita | 0,00055 | 0,00119 | 0,00080 | 0,00042 | 0,998 | 0,1089 |
| Byssoporia | 0,00052 | 0,00198 | 0,00100 | 0,00000 | 0,998 | 0,2871 |
| Pezoloma | 0,00051 | 0,00129 | 0,00080 | 0,00034 | 0,999 | 0,2376 |
| Hygrophorus | 0,00028 | 0,00074 | 0,00010 | 0,00045 | 1,000 | 0,9802 |
| Trichophaea | 0,00019 | 0,00065 | 0,00030 | 0,00010 | 1,000 | 0,7327 |
| Rhizopogon | 0,00006 | 0,00026 | 0,00000 | 0,00012 | 1,000 | 0,9703 |
| Wilcoxina | 0,00000 | 0,00000 | 0,00000 | 0,00000 | 1,000 | 0,6832 |
| | | MAT > 3°C | C vs. MAT < 0° | °C | | |
| Piloderma | 0,15877 | 0,07884 | 0,08230 | 0,38930 | 0,238 | 0,0099 |
| Suillus | 0,14363 | 0,10509 | 0,39740 | 0,14460 | 0,453 | 0,0099 |
| Cortinarius | 0,09499 | 0,09085 | 0,19360 | 0,14940 | 0,595 | 0,1683 |
| Tylospora | 0,08048 | 0,11844 | 0,16570 | 0.00870 | 0,716 | 0,4158 |
| Russula | 0,07370 | 0,09698 | 0,04950 | 0,14680 | 0,826 | 0,9703 |
| Meliniomyces | 0,03216 | 0,04192 | 0.07030 | 0,02530 | 0,874 | 0,5149 |
| Lactarius | 0,02550 | 0,04125 | 0,00100 | 0.05130 | 0,912 | 0,0099 |
| Scleroderma | 0.01848 | 0.03814 | 0.00130 | 0.03680 | 0.940 | 0.3960 |
| Thelephora | 0.01305 | 0.02326 | 0.00160 | 0.02610 | 0.960 | 0.0297 |
| Pseudotomentella | 0.01149 | 0.02930 | 0.02300 | 0.00000 | 0.977 | 0.2475 |
| Tomentellopsis | 0.00700 | 0.00979 | 0.00950 | 0.00850 | 0.987 | 0.1287 |
| Tomentella | 0.00226 | 0.00541 | 0.00070 | 0.00400 | 0.991 | 0.9703 |
| Cenococcum | 0.00215 | 0.00253 | 0.00120 | 0.00410 | 0.994 | 1.0000 |
| Hygrophorus | 0.00119 | 0.00282 | 0.00010 | 0.00230 | 0.996 | 0.0891 |
| Rhizonogon | 0.00081 | 0.00226 | 0.00000 | 0.00160 | 0.997 | 0.0693 |
| Trichonhaea | 0.00072 | 0.00225 | 0.00030 | 0.00120 | 0.998 | 0.1386 |
| Byssoporia | 0.00052 | 0.00198 | 0.00100 | 0.00000 | 0.999 | 0.3267 |
| Serendipita | 0,00038 | 0,00094 | 0,00080 | 0,00000 | 0,999 | 0,5446 |

Tabela 4.2.13 Wyniki analizy SIMPER. Pogrubioną czcionką wyróżniono taksony, których skumulowanywpływ na obserwowane różnice pomiędzy wyznaczonymi strefami wynosi > 70%

| Pezoloma | 0,00038 | 0,00117 | 0,00080 | 0,00000 | 1,000 | 0,5248 |
|------------------|---------|------------|-----------------|---------|-------|--------|
| Wilcoxina | 0,00001 | 0,00003 | 0,00000 | 0,00000 | 1,000 | 0,0099 |
| | | MAT 0 - 3° | C vs. $MAT < 0$ | | | |
| Russula | 0,13346 | 0,11540 | 0,28677 | 0,14680 | 0,236 | 0,0198 |
| Piloderma | 0,12699 | 0,07881 | 0,24283 | 0,38930 | 0,460 | 0,0297 |
| Cortinarius | 0,06723 | 0,05734 | 0,06931 | 0,14940 | 0,579 | 0,8812 |
| Suillus | 0,06120 | 0,05104 | 0,13764 | 0,14460 | 0,687 | 1,0000 |
| Tylospora | 0,05030 | 0,08147 | 0,10425 | 0,00870 | 0,776 | 0,9703 |
| Meliniomyces | 0,03143 | 0,02695 | 0,07703 | 0,02530 | 0,832 | 0,6733 |
| Lactarius | 0,02554 | 0,04044 | 0,00500 | 0,05130 | 0,877 | 0,0099 |
| Scleroderma | 0,02531 | 0,04344 | 0,02192 | 0,03680 | 0,922 | 0,0396 |
| Thelephora | 0,01422 | 0,02225 | 0,00819 | 0,02610 | 0,947 | 0,0099 |
| Tomentella | 0,01037 | 0,02072 | 0,01882 | 0,00400 | 0,965 | 0,0990 |
| Cenococcum | 0,00924 | 0,01325 | 0,01895 | 0,00410 | 0,981 | 0,0198 |
| Tomentellopsis | 0,00500 | 0,00903 | 0,00314 | 0,00850 | 0,990 | 0,7030 |
| Pseudotomentella | 0,00236 | 0,00384 | 0,00471 | 0,00000 | 0,994 | 1,0000 |
| Hygrophorus | 0,00128 | 0,00280 | 0,00045 | 0,00230 | 0,997 | 0,0297 |
| Rhizopogon | 0,00085 | 0,00224 | 0,00012 | 0,00160 | 0,998 | 0,0099 |
| Trichophaea | 0,00064 | 0,00222 | 0,00010 | 0,00120 | 0,999 | 0,3663 |
| Serendipita | 0,00021 | 0,00090 | 0,00042 | 0,00000 | 1,000 | 0,8713 |
| Pezoloma | 0,00017 | 0,00071 | 0,00034 | 0,00000 | 1,000 | 0,9505 |
| Wilcoxina | 0,00001 | 0,00003 | 0,00000 | 0,00000 | 1,000 | 0,0099 |
| Byssoporia | 0,00000 | 0,00000 | 0,00000 | 0,00000 | 1,000 | 0,9307 |

| | N | C | | kationy v [cmol | vymienne × kg ⁻¹] | | K ₂ O | P2O5 | MgO | | wilgotacóć | zawartość | |
|------|-------|-------------|------------------|--------------------|----------------------------------|------------------|--------------------|--------------------|--------------------|-----|------------|------------------|--|
| ID | [%] | Corg [%] | Ca ²⁺ | Mg ²⁺ | Na⁺ | \mathbf{K}^{+} | [mg/100g gleby] | [mg/100g gleby] | [mg/100g gleby] | pН | [%] | próchnicy [%] | |
| p1r2 | 0,455 | 6,793 | 2,224 | 0,568 | 0,088 | 0,228 | 10,48 | 3 | 9,11 | 3 | 10,06 | 11,7 | |
| p2r2 | 0,305 | 4,515 | 1,984 | 0,4 | 0,036 | 0,162 | 7,2 | 2,14 | 8,75 | 3,4 | 12,53 | 7,8 | |
| p3r2 | 0,413 | 5,303 | 0,458 | 0,222 | 0,048 | 0,176 | 9,64 | 3,18 | 6,31 | 3,1 | 18,79 | 9,1 | |
| p4r2 | 0,305 | 4,083 | 0,242 | 0,28 | 0,052 | 0,25 | 8,34 | 1,76 | 4,09 | 2,9 | 12,52 | 7 | |
| p5r2 | 0,565 | 14,521 | 2,688 | 0,724 | 0,16 | 0,424 | 20,47 | 3,45 | 12,31 | 2,9 | 8,74 | 25 | |

Tabela 4.3.1 Analiza próbek gleby oraz pomiarów wilgotności na powierzchni badawczej na obszarze Rezerwatu Dolina Pięciu Jezior

Tabela 4.3.2 Zawartość węgla, azotu i węglowodanów w korzeniach oraz cech morfologicznych korzeni drobnych Fagus sylvatica

| ID | powt. | masa naważki [g] | węgiel (C) | azot (N) | C/N [%] | $\frac{SRL}{[m \times g]}$ | $\frac{SRA}{[cm^2 \times g]}$ | RTD [g/cm ³] | sucha masa [g] | glukoza [%] | skrobia [%] |
|------|-------|---------------------|---------------|-------------|------------|----------------------------|-------------------------------|-----------------------------|-------------------|----------------|----------------|
| p1r2 | Α | 4,94 | 45,96 | 2,1 | 25,47 | 20,03 | 220,44 | 0,52 | 0,1914 | 1,33678 | 0,45249 |
| p1r2 | В | 4,83 | 47,8 | 1,91 | 29,183 | 33,62 | 264,9 | 0,6 | 0,0848 | 0,69947 | 0,40629 |
| p1r2 | С | 4,76 | 47,07 | 2,57 | 21,329 | 30,28 | 291,28 | 0,45 | 0,087 | 1,9339 | 0,44242 |
| p2r2 | Α | 4,49 | 45,69 | 2,24 | 23,75 | 19,03 | 276,33 | 0,31 | 0,1247 | 2,15418 | 0,39827 |
| p2r2 | В | 4,46 | 46,89 | 2,09 | 26,211 | 26,9 | 316,36 | 0,34 | 0,1829 | 1,76106 | 0,45807 |
| p2r2 | С | 4,3 | 45,74 | 1,99 | 26,854 | 28,4 | 336,46 | 0,32 | 0,2018 | 1,74729 | 0,46133 |
| p3r2 | Α | 4,17 | 46,9 | 1,51 | 36,192 | 23,8 | 282,67 | 0,37 | 0,1213 | 1,89667 | 0,46207 |
| p3r2 | В | 4,51 | 46,96 | 1,88 | 29,076 | 36,35 | 398,88 | 0,29 | 0,0943 | 5,39704 | 0,42602 |
| p3r2 | С | 4,29 | 46,7 | 1,68 | 32,43 | 19,95 | 264,99 | 0,36 | 0,2116 | 1,80008 | 0,52261 |
| p4r2 | Α | 4,59 | 48,74 | 1,38 | 41,093 | 18,1 | 194,89 | 0,6 | 0,2344 | 2,75072 | 0,48278 |
| p4r2 | В | 4,99 | 48,98 | 1,43 | 39,997 | 29,87 | 279,65 | 0,48 | 0,1275 | 3,97815 | 0,55387 |
| p4r2 | С | 4,21 | 48,72 | 1,54 | 36,795 | 26,95 | 273,62 | 0,45 | 0,1376 | 2,53943 | 0,55229 |
| p5r2 | Α | 4,09 | 46,65 | 1,88 | 28,916 | 31,48 | 337,43 | 0,35 | 0,1301 | 1,92019 | 0,68751 |
| p5r2 | В | 4,22 | 46,47 | 1,59 | 34,054 | 37,04 | 384,41 | 0,32 | 0,0877 | 2,20846 | 0,64825 |
| p5r2 | С | 4,33 | 49,37 | 1,39 | 41,387 | 74,51 | 494,78 | 0,38 | 0,0465 | 2,07959 | 0,67715 |

| | Poziom | Transekt | ECM | pH w KCl | Corg | Z. próch. | Nog | P.O | K.O | MgO | C_{2}^{2+} | Ma ²⁺ | No ⁺ | К ⁺ С | C korzeń | N korzeń | SRL | SRA | RTD | wilgotność | glukoza | skrobia |
|---------------------------|-----------|----------|-------|-----------|--------|-----------|-------|-------|--------------------------------|-------|--------------|------------------|-----------------|-------------------------|----------|------------|---------|--------------|------------|------------|---------|---------|
| | I OZIOIII | mansext | LCM | pii w Rei | C org. | [%] | 1105. | 1 205 | R ₂ O | MgO | Ca | Mg | INA | ĸ | C KOIZCH | IV KOIZeli | [m x g] | $[cm^2 x g]$ | $[g/cm^3]$ | gleby | [%] | [%] |
| Poziom | 1,00 | 0,00 | 0,73 | -0,67 | 0,10 | 0,10 | 0,21 | 0,30 | 0,30 | 0,00 | 0,00 | 0,10 | 0,40 | 0,70 | 0,60 | -0,90 | 0,30 | 0,40 | -0,10 | -0,30 | 0,70 | 1,00 |
| Transekt | 0,00 | 1,00 | -0,08 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| ECM | 0,73 | -0,08 | 1,00 | -0,51 | -0,32 | -0,32 | -0,20 | -0,13 | -0,07 | -0,40 | -0,40 | -0,24 | 0,10 | 0,45 | 0,56 | -0,84 | -0,07 | -0,03 | -0,03 | -0,01 | 0,79 | 0,73 |
| pH w KCl | -0,67 | 0,00 | -0,51 | 1,00 | -0,21 | -0,21 | -0,39 | -0,10 | -0,56 | -0,10 | -0,10 | -0,36 | -0,82 | -0,97 | -0,97 | 0,67 | -0,56 | 0,10 | -0,67 | 0,72 | -0,41 | -0,67 |
| C org. | 0,10 | 0,00 | -0,32 | -0,21 | 1,00 | 1,00 | 0,97 | 0,90 | 0,90 | 0,90 | 0,90 | 0,70 | 0,70 | 0,40 | 0,00 | 0,30 | 0,90 | 0,70 | 0,20 | -0,60 | -0,50 | 0,10 |
| Z. próch. [%] | 0,10 | 0,00 | -0,32 | -0,21 | 1,00 | 1,00 | 0,97 | 0,90 | 0,90 | 0,90 | 0,90 | 0,70 | 0,70 | 0,40 | 0,00 | 0,30 | 0,90 | 0,70 | 0,20 | -0,60 | -0,50 | 0,10 |
| N og. | 0,21 | 0,00 | -0,20 | -0,39 | 0,97 | 0,97 | 1,00 | 0,87 | 0,97 | 0,82 | 0,82 | 0,67 | 0,82 | 0,56 | 0,21 | 0,15 | 0,97 | 0,62 | 0,36 | -0,67 | -0,36 | 0,21 |
| P_2O_5 | 0,30 | 0,00 | -0,13 | -0,10 | 0,90 | 0,90 | 0,87 | 1,00 | 0,80 | 0,70 | 0,70 | 0,40 | 0,50 | 0,30 | -0,10 | 0,10 | 0,80 | 0,90 | -0,10 | -0,30 | -0,20 | 0,30 |
| K ₂ O | 0,30 | 0,00 | -0,07 | -0,56 | 0,90 | 0,90 | 0,97 | 0,80 | 1,00 | 0,70 | 0,70 | 0,60 | 0,90 | 0,70 | 0,40 | 0,00 | 1,00 | 0,50 | 0,50 | -0,70 | -0,20 | 0,30 |
| MgO | 0,00 | 0,00 | -0,40 | -0,10 | 0,90 | 0,90 | 0,82 | 0,70 | 0,70 | 1,00 | 1,00 | 0,90 | 0,60 | 0,30 | -0,10 | 0,40 | 0,70 | 0,60 | 0,10 | -0,70 | -0,70 | 0,00 |
| Ca ²⁺ | 0,00 | 0,00 | -0,40 | -0,10 | 0,90 | 0,90 | 0,82 | 0,70 | 0,70 | 1,00 | 1,00 | 0,90 | 0,60 | 0,30 | -0,10 | 0,40 | 0,70 | 0,60 | 0,10 | -0,70 | -0,70 | 0,00 |
| Mg ²⁺ | 0,10 | 0,00 | -0,24 | -0,36 | 0,70 | 0,70 | 0,67 | 0,40 | 0,60 | 0,90 | 0,90 | 1,00 | 0,70 | 0,50 | 0,20 | 0,20 | 0,60 | 0,30 | 0,30 | -0,90 | -0,60 | 0,10 |
| Na ⁺ | 0,40 | 0,00 | 0,10 | -0,82 | 0,70 | 0,70 | 0,82 | 0,50 | 0,90 | 0,60 | 0,60 | 0,70 | 1,00 | 0,90 | 0,70 | -0,20 | 0,90 | 0,20 | 0,70 | -0,90 | -0,10 | 0,40 |
| \mathbf{K}^+ | 0,70 | 0,00 | 0,45 | -0,97 | 0,40 | 0,40 | 0,56 | 0,30 | 0,70 | 0,30 | 0,30 | 0,50 | 0,90 | 1,00 | 0,90 | -0,60 | 0,70 | 0,10 | 0,60 | -0,80 | 0,30 | 0,70 |
| C korzeń | 0,60 | 0,00 | 0,56 | -0,97 | 0,00 | 0,00 | 0,21 | -0,10 | 0,40 | -0,10 | -0,10 | 0,20 | 0,70 | 0,90 | 1,00 | -0,70 | 0,40 | -0,30 | 0,70 | -0,60 | 0,50 | 0,60 |
| N korzeń | -0,90 | 0,00 | -0,84 | 0,67 | 0,30 | 0,30 | 0,15 | 0,10 | 0,00 | 0,40 | 0,40 | 0,20 | -0,20 | -0,60 | -0,70 | 1,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,10 | -0,90 | -0,90 |
| SRL [m x g] | 0,30 | 0,00 | -0,07 | -0,56 | 0,90 | 0,90 | 0,97 | 0,80 | 1,00 | 0,70 | 0,70 | 0,60 | 0,90 | 0,70 | 0,40 | 0,00 | 1,00 | 0,50 | 0,50 | -0,70 | -0,20 | 0,30 |
| SRA [cm ² x g] | 0,40 | 0,00 | -0,03 | 0,10 | 0,70 | 0,70 | 0,62 | 0,90 | 0,50 | 0,60 | 0,60 | 0,30 | 0,20 | 0,10 | -0,30 | 0,00 | 0,50 | 1,00 | -0,50 | -0,10 | -0,10 | 0,40 |
| RTD [g/cm ³] | -0,10 | 0,00 | -0,03 | -0,67 | 0,20 | 0,20 | 0,36 | -0,10 | 0,50 | 0,10 | 0,10 | 0,30 | 0,70 | 0,60 | 0,70 | 0,00 | 0,50 | -0,50 | 1,00 | -0,60 | -0,10 | -0,10 |
| wilgotność gleby | -0,30 | 0,00 | -0,01 | 0,72 | -0,60 | -0,60 | -0,67 | -0,30 | -0,70 | -0,70 | -0,70 | -0,90 | -0,90 | -0,80 | -0,60 | 0,10 | -0,70 | -0,10 | -0,60 | 1,00 | 0,30 | -0,30 |
| glukoza [%] | 0,70 | 0,00 | 0,79 | -0,41 | -0,50 | -0,50 | -0,36 | -0,20 | -0,20 | -0,70 | -0,70 | -0,60 | -0,10 | 0,30 | 0,50 | -0,90 | -0,20 | -0,10 | -0,10 | 0,30 | 1,00 | 0,70 |
| skrobia [%] | 1,00 | 0,00 | 0,73 | -0,67 | 0,10 | 0,10 | 0,21 | 0,30 | 0,30 | 0,00 | 0,00 | 0,10 | 0,40 | 0,70 | 0,60 | -0,90 | 0,30 | 0,40 | -0,10 | -0,30 | 0,70 | 1,00 |

Tabela 4.3.3 Współczynnik korelacji Spearmana pomiędzy zmiennymi środowiskowymi opisującymi właściwości fizyko-chemiczne gleby na powierzchni badawczej na obszarze Rezerwatu Dolina Pięciu Jezior, a ilością końcówek ECM oraz stężeniem węglowodanów w korzeniach buka

| | D | T1. | ECM | | C | Z. próch. | NT | ЪO | VO | MO | G 2+ | 2+ | NT + | T7 + | C 1 / | NT 1 / | SRL | SRA | RTD | wilgotność | glukoza | skrobia |
|---------------------------|--------|----------|------|----------|----------|-----------|-------|----------|--------------------------|------|------|-----------------|-------------|-------------|----------|-----------|---------|--------------|----------------------|------------|---------|---------|
| | Poziom | Transekt | ECM | рн w ксі | C org. | [%] | N Og. | P_2O_5 | $\mathbf{K}_2\mathbf{O}$ | MgO | Ca | Mg ⁻ | Na | K | C korzen | IN KOrzen | [m x g] | $[cm^2 x g]$ | [g/cm ³] | gleby | [%] | [%] |
| Poziom | NA | 1,00 | 0,00 | 0,01 | 0,72 | 0,72 | 0,46 | 0,28 | 0,28 | 1,00 | 1,00 | 0,72 | 0,14 | 0,00 | 0,02 | 0,00 | 0,28 | 0,14 | 0,72 | 0,28 | 0,00 | 0,00 |
| Transekt | 1,00 | NA | 0,79 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 |
| ECM | 0,00 | 0,79 | NA | 0,05 | 0,25 | 0,25 | 0,48 | 0,64 | 0,82 | 0,14 | 0,14 | 0,39 | 0,73 | 0,09 | 0,03 | 0,00 | 0,82 | 0,91 | 0,91 | 0,97 | 0,00 | 0,00 |
| pH w KCl | 0,01 | 1,00 | 0,05 | NA | 0,46 | 0,46 | 0,15 | 0,72 | 0,03 | 0,72 | 0,72 | 0,19 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,01 | 0,03 | 0,72 | 0,01 | 0,00 | 0,13 | 0,01 |
| C org. | 0,72 | 1,00 | 0,25 | 0,46 | NA | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,14 | 1,00 | 0,28 | 0,00 | 0,00 | 0,47 | 0,02 | 0,06 | 0,72 |
| Z. próch. [%] | 0,72 | 1,00 | 0,25 | 0,46 | 0,00 | NA | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,14 | 1,00 | 0,28 | 0,00 | 0,00 | 0,47 | 0,02 | 0,06 | 0,72 |
| N og. | 0,46 | 1,00 | 0,48 | 0,15 | 0,00 | 0,00 | NA | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,01 | 0,00 | 0,03 | 0,46 | 0,58 | 0,00 | 0,01 | 0,19 | 0,01 | 0,19 | 0,46 |
| P_2O_5 | 0,28 | 1,00 | 0,64 | 0,72 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | NA | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,14 | 0,06 | 0,28 | 0,72 | 0,72 | 0,00 | 0,00 | 0,72 | 0,28 | 0,47 | 0,28 |
| K ₂ O | 0,28 | 1,00 | 0,82 | 0,03 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | NA | 0,00 | 0,00 | 0,02 | 0,00 | 0,00 | 0,14 | 1,00 | 0,00 | 0,06 | 0,06 | 0,00 | 0,47 | 0,28 |
| MgO | 1,00 | 1,00 | 0,14 | 0,72 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | NA | 0,00 | 0,00 | 0,02 | 0,28 | 0,72 | 0,14 | 0,00 | 0,02 | 0,72 | 0,00 | 0,00 | 1,00 |
| Ca ²⁺ | 1,00 | 1,00 | 0,14 | 0,72 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | NA | 0,00 | 0,02 | 0,28 | 0,72 | 0,14 | 0,00 | 0,02 | 0,72 | 0,00 | 0,00 | 1,00 |
| Mg^{2+} | 0,72 | 1,00 | 0,39 | 0,19 | 0,00 | 0,00 | 0,01 | 0,14 | 0,02 | 0,00 | 0,00 | NA | 0,00 | 0,06 | 0,47 | 0,47 | 0,02 | 0,28 | 0,28 | 0,00 | 0,02 | 0,72 |
| Na ⁺ | 0,14 | 1,00 | 0,73 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,06 | 0,00 | 0,02 | 0,02 | 0,00 | NA | 0,00 | 0,00 | 0,47 | 0,00 | 0,47 | 0,00 | 0,00 | 0,72 | 0,14 |
| \mathbf{K}^+ | 0,00 | 1,00 | 0,09 | 0,00 | 0,14 | 0,14 | 0,03 | 0,28 | 0,00 | 0,28 | 0,28 | 0,06 | 0,00 | NA | 0,00 | 0,02 | 0,00 | 0,72 | 0,02 | 0,00 | 0,28 | 0,00 |
| C korzeń | 0,02 | 1,00 | 0,03 | 0,00 | 1,00 | 1,00 | 0,46 | 0,72 | 0,14 | 0,72 | 0,72 | 0,47 | 0,00 | 0,00 | NA | 0,00 | 0,14 | 0,28 | 0,00 | 0,02 | 0,06 | 0,02 |
| N korzeń | 0,00 | 1,00 | 0,00 | 0,01 | 0,28 | 0,28 | 0,58 | 0,72 | 1,00 | 0,14 | 0,14 | 0,47 | 0,47 | 0,02 | 0,00 | NA | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 0,72 | 0,00 | 0,00 |
| SRL [m x g] | 0,28 | 1,00 | 0,82 | 0,03 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,02 | 0,00 | 0,00 | 0,14 | 1,00 | NA | 0,06 | 0,06 | 0,00 | 0,47 | 0,28 |
| SRA [cm ² x g] | 0,14 | 1,00 | 0,91 | 0,72 | 0,00 | 0,00 | 0,01 | 0,00 | 0,06 | 0,02 | 0,02 | 0,28 | 0,47 | 0,72 | 0,28 | 1,00 | 0,06 | NA | 0,06 | 0,72 | 0,72 | 0,14 |
| RTD [g/cm ³] | 0,72 | 1,00 | 0,91 | 0,01 | 0,47 | 0,47 | 0,19 | 0,72 | 0,06 | 0,72 | 0,72 | 0,28 | 0,00 | 0,02 | 0,00 | 1,00 | 0,06 | 0,06 | NA | 0,02 | 0,72 | 0,72 |
| wilgotność gleby | 0,28 | 1,00 | 0,97 | 0,00 | 0,02 | 0,02 | 0,01 | 0,28 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,02 | 0,72 | 0,00 | 0,72 | 0,02 | NA | 0,28 | 0,28 |
| glukoza [%] | 0,00 | 1,00 | 0,00 | 0,13 | 0,06 | 0,06 | 0,19 | 0,47 | 0,47 | 0,00 | 0,00 | 0,02 | 0,72 | 0,28 | 0,06 | 0,00 | 0,47 | 0,72 | 0,72 | 0,28 | NA | 0,00 |
| skrobia [%] | 0,00 | 1,00 | 0,00 | 0,01 | 0,72 | 0,72 | 0,46 | 0,28 | 0,28 | 1,00 | 1,00 | 0,72 | 0,14 | 0,00 | 0,02 | 0,00 | 0,28 | 0,14 | 0,72 | 0,28 | 0,00 | NA |

Tabela 4.3.4 Wartości p odpowiadające poziomom istotności korelacji współczynnika korelacji Spearmana przedstawionego w tabeli 4.3.3

| | Poziom | Transekt | ECM | pH w KCl | C org. | Z. próch. [%] | N og. | P ₂ O ₅ | K ₂ O | MgO | Ca ²⁺ | Mg ²⁺ | Na ⁺ | \mathbf{K}^+ | C korzeń | N korzeń | SRL [m x g] | SRA [cm ² x g] | RTD [g/cm ³] | wilgotność gleby | glukoza [%] | skrobia [%] |
|---------------------------|--------|----------|-------|----------|--------|------------------|-------|-------------------------------|------------------|-------|------------------|------------------|-----------------|----------------|----------|----------|----------------|------------------------------|-----------------------------|---------------------|----------------|----------------|
| Poziom | - | - | 0,73 | -0,67 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 0,70 | 0,60 | -0,90 | - | - | - | - | 0,70 | 1,00 |
| Transekt | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | - | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| ECM | 0,73 | - | - | -0,51 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 0,56 | -0,84 | - | - | - | - | 0,79 | 0,73 |
| pH w KCl | -0,67 | - | -0,51 | - | - | - | - | - | -0,56 | - | - | - | -0,82 | -0,97 | -0,97 | 0,67 | -0,56 | - | -0,67 | 0,72 | - | -0,67 |
| C org. | - | - | - | - | - | 1,00 | 0,97 | 0,90 | 0,90 | 0,90 | 0,90 | 0,70 | 0,70 | - | - | - | 0,90 | 0,70 | - | -0,60 | - | - |
| Z. próch. [%] | - | - | - | - | 1,00 | - | 0,97 | 0,90 | 0,90 | 0,90 | 0,90 | 0,70 | 0,70 | - | - | - | 0,90 | 0,70 | - | -0,60 | - | - |
| N og. | - | - | - | - | 0,97 | 0,97 | - | 0,87 | 0,97 | 0,82 | 0,82 | 0,67 | 0,82 | 0,56 | - | - | 0,97 | 0,62 | - | -0,67 | - | - |
| P_2O_5 | - | - | - | - | 0,90 | 0,90 | 0,87 | - | 0,80 | 0,70 | 0,70 | - | - | - | - | - | 0,80 | 0,90 | - | - | - | - |
| K ₂ O | - | - | - | -0,56 | 0,90 | 0,90 | 0,97 | 0,80 | - | 0,70 | 0,70 | 0,60 | 0,90 | 0,70 | - | - | 1,00 | - | - | -0,70 | - | - |
| MgO | - | - | - | - | 0,90 | 0,90 | 0,82 | 0,70 | 0,70 | - | 1,00 | 0,90 | 0,60 | - | - | - | 0,70 | 0,60 | - | -0,70 | -0,70 | - |
| Ca ²⁺ | - | - | - | - | 0,90 | 0,90 | 0,82 | 0,70 | 0,70 | 1,00 | - | 0,90 | 0,60 | - | - | - | 0,70 | 0,60 | - | -0,70 | -0,70 | - |
| Mg ²⁺ | - | - | - | - | 0,70 | 0,70 | 0,67 | - | 0,60 | 0,90 | 0,90 | - | 0,70 | - | - | - | 0,60 | - | - | -0,90 | -0,60 | - |
| Na ⁺ | - | - | - | -0,82 | 0,70 | 0,70 | 0,82 | - | 0,90 | 0,60 | 0,60 | 0,70 | - | 0,90 | 0,70 | - | 0,90 | - | 0,70 | -0,90 | - | - |
| K ⁺ | 0,70 | - | - | -0,97 | - | - | 0,56 | - | 0,70 | - | - | - | 0,90 | - | 0,90 | -0,60 | 0,70 | - | 0,60 | -0,80 | - | 0,70 |
| C korzeń | 0,60 | - | 0,56 | -0,97 | - | - | - | - | - | - | - | - | 0,70 | 0,90 | - | -0,70 | - | - | 0,70 | -0,60 | - | 0,60 |
| N korzeń | -0,90 | - | -0,84 | 0,67 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | -0,60 | -0,70 | - | - | - | - | - | -0,90 | -0,90 |
| SRL [m x g] | - | - | - | -0,56 | 0,90 | 0,90 | 0,97 | 0,80 | 1,00 | 0,70 | 0,70 | 0,60 | 0,90 | 0,70 | - | - | - | - | - | -0,70 | - | - |
| SRA [cm ² x g] | - | - | - | - | 0,70 | 0,70 | 0,62 | 0,90 | - | 0,60 | 0,60 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| RTD [g/cm ³] | - | - | - | -0,67 | - | - | - | - | - | - | - | - | 0,70 | 0,60 | 0,70 | - | - | - | - | -0,60 | - | - |
| wilgotność gleby | - | - | - | 0,72 | -0,60 | -0,60 | -0,67 | - | -0,70 | -0,70 | -0,70 | -0,90 | -0,90 | -0,80 | -0,60 | - | -0,70 | - | -0,60 | - | - | - |
| glukoza [%] | 0,70 | - | 0,79 | - | - | - | - | - | - | -0,70 | -0,70 | -0,60 | - | - | - | -0,90 | - | - | - | - | - | 0,70 |
| skrobia [%] | 1,00 | - | 0,73 | -0,67 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 0,70 | 0,60 | -0,90 | - | - | - | - | 0,70 | - |

Tabela 4.3.5 Wartości korelacji Spearmana, wskazano wartości istotne statystycznie (p < 0,05)

| I TRANSEKT | | | | | | | | | | | |
|------------|--------------------------------|---------------|-----------------|----------|--------------|--|--|--|--|--|--|
| morfotyp | genotyp | numer dostępu | końcówki ECM | pokrycie | identyczność | | | | | | |
| 1-1_A | Cenococcum sp. | MK027208.1 | 106 | 98% | 94.65% | | | | | | |
| 1-1_B | Cortinarius tabularis | KX302277.1 | 36 | 99% | 98.92% | | | | | | |
| 1-1_C | Cortinarius tabularis | KX302277.1 | 52 | 100% | 98.39% | | | | | | |
| 1-1_D | Lactarius subdulcis | MN959786.1 | 172 | 100% | 92.46% | | | | | | |
| 1-1_E | Tomentella sublilacina | MT278224.1 | 8 | 100% | 99.58% | | | | | | |
| 2-1_1 | Sp. NN-2.1a | - | 486 | - | - | | | | | | |
| 2-1_2 | <i>Tomentella</i> sp. typ 1 | KM576628.1 | 78 | 100% | 98.76% | | | | | | |
| 2-1_3 | Pachyphlodes melanoxanthus | KU955310.1 | 393 | 99% | 95.80% | | | | | | |
| 2-1_4 | Cenococcum sp. | KR019783.1 | 77 | 100% | 98.21% | | | | | | |
| 2-1_5 | Lactarius tabidus | KX095059.1 | 150 | 100% | 100.00% | | | | | | |
| 3-1_A | Xerocomus pruinatus | MN959798.1 | 88 | 100% | 99.61% | | | | | | |
| 3-1_B | Laccaria amethystina | MT644868.1 | 50 | 100% | 100.00% | | | | | | |
| 3-1_C | Laccaria amethystina | MT644868.1 | 4 | 100% | 100.00% | | | | | | |
| 3-1_D | Xerocomus pruinatus | MN959798.1 | 11 | 100% | 93.98% | | | | | | |
| 3-1_E | Cenococcum sp. | MW793983.1 | 203 | 100% | 93.98% | | | | | | |
| 3-1_EE | Tomentella sp. typ ramossisima | JX625362.1 | 1500 | 100% | 97.74% | | | | | | |
| 4-1_A | Tomentellopsis echinospora | MH310781.1 | 270 | 100% | 99.60% | | | | | | |
| 4-1_B | Russula mairei | MN947352.1 | 300 | 100% | 100.00% | | | | | | |
| 4-1_C | Cenococcum sp. | MK027208.1 | 800 | 99% | 98.71% | | | | | | |
| 4-1_D | Tomentella sp. typ 2 | MK069503.1 | 1470 | 67% | 94.69% | | | | | | |
| 4-1_E | Russula mairei | MN947352.1 | 22 | 100% | 100.00% | | | | | | |
| 5-1-A | Cenococcum sp. | - | 1062 | - | - | | | | | | |
| 5-1-B | Hysterangium thwaitesii | EU784367.1 | 131 | 100% | 100.00% | | | | | | |
| 5-1-C | Lactarius blennius | MN947353.1 | 60 | 96% | 91.51% | | | | | | |
| 5-1-D | <i>Tomentella</i> sp. typ 4 | LT746015.1 | 7 | 80% | 65.41% | | | | | | |
| 5-1-E | Lactarius blennius | MN947353.1 | 284 | 93% | 97.79% | | | | | | |
| 5-1-F | Piloderma sp. | JX907815.1 | 136 | 95% | 95.37% | | | | | | |
| 5-1-G | Tomentella sp. typ 1 | KU711840.1 | 37 | 100% | 98.74% | | | | | | |
| 5-1-H | Melanogaster sp. | MT005931.1 | 1 | 77% | 86.42% | | | | | | |

Tabela 4.3.6 Struktura zbiorowisk grzybów ektomykoryzowych buka w gradiencie zasobności gleby -
genotypy wyszczególnione w próbach pobranych ze zbocza stoku
| III TRANSEKT | | | | | | |
|--------------|---------------------------|---------------|-----------------|----------|--------------|--|
| morfotyp | genotyp | numer dostępu | końcówki ECM | pokrycie | identyczność | |
| 1-3-A | Xerocomus pruinatus | MN947367.1 | 24 | 98% | 96.61% | |
| 1-3-B | Paxillus involutus | MN959789.1 | 41 | 100% | 94.74% | |
| 1-3-C | Cenococcum sp. | KR019783.1 | 166 | 100% | 96.60% | |
| 1-3-D | Sp. NN-1.3d | - | 123 | - | - | |
| 2-3-A | Lactarius tabidus | KX095062.1 | 86 | 100% | 98.84% | |
| 2-3-В | Helotiales sp. | MN959779.1 | 47 | 95% | 86.52% | |
| 2-3-C | Hebeloma velutipes | MN947346.1 | 132 | 99% | 69.45% | |
| 2-3-D | Cenococcum sp. | - | 80 | - | - | |
| 2-3-E | Lactarius theiogalus | MH862189.1 | 17 | 100% | 97.93% | |
| 2-3-F | Xerocomus pruinatus | MN947367.1 | 7 | 95% | 98.13% | |
| 3-3-A | Melanogaster sp. | KM576463.1 | 79 | 100% | 98.74% | |
| 3-3-B | Lactarius blennius | MN947353.1 | 81 | 17% | 90.74% | |
| 3-3-C | Cortinarius alboviolaceus | MH784679.1 | 274 | 77% | 96.68% | |
| 3-3-D | Tomentella ramosissima | MN947361.1 | 82 | 85% | 88.73% | |
| 3-3-E | Sp. NN-3.3e | - | 73 | - | - | |
| 3-3-F | Sp. NN-3.3f | - | 190 | - | - | |
| 3-3-G | Piloderma olivaceum | JQ711809.1 | 21 | 100% | 98.70% | |
| 3-3-Н | Cenococcum geophilum | HQ021904.1 | 650 | 65% | 63.20% | |
| 4-3-A | Tomentella sp. typ 1 | MK285987.1 | 2459 | 80% | 98.36% | |
| 4-3-B | Tomentellopsis sp. | KT275612.1 | 23 | 82% | 98.84% | |
| 4-3-C | Lactarius blennius | MN959785.1 | 67 | 85% | 98.08% | |
| 4-3-D | Lactarius blennius | MN959785.1 | 210 | 88% | 95.77% | |
| 4-3-E | Cortinarius casimiri | MN947386.1 | 39 | 89% | 98.04% | |
| 4-3-F | Lactarius blennius | MN959785.1 | 145 | 100% | 92.54% | |
| 4-3-G | Russula mairei | AM113959.1 | 120 | 99% | 94.36% | |
| 4-3-H | Russula mairei | AM113959.1 | 25 | 99% | 98.08% | |
| 4-3-I | Russula mairei | AM113959.1 | 5 | 70% | 96.30% | |
| 4-3-J | Tomentella stuposa | MF926571.1 | 6 | 99% | 97.98% | |
| 4-3-K | Sp. NN-4.3k | - | 6 | - | - | |
| 5-3-A | Sp. NN-5.3a | - | 69 | - | - | |
| 5-3-B | Amanita citrina | MZ005481.1 | 21 | 100% | 96.92% | |
| 5-3-C | Lactarius blennius | MN947353.1 | 48 | 26% | 76.54% | |
| 5-3-D | Sp. NN-5.3d | - | 32 | - | - | |
| 5-3-E | Tomentella sp. typ 3 | MK069503.1 | 9 | 100% | 98.76% | |
| 5-3-F | Tomentella sp. typ 7 | HQ022280.1 | 75 | 100% | 99.59% | |
| 5-3-G | Thelephoraceae sp. | AF184748.1 | 55 | 100% | 96.61% | |
| 5-3-Н | Thelephoraceae sp. | AF184748.1 | 40 | 100% | 97.59% | |
| 5-3-I | Cenococcum sp. | MK027205.1 | | 76% | 67.83% | |

| IV TRANSEKT | | | | | | |
|-------------|----------------------------|------------------|-----------------|----------|--------------|--|
| morfotyp | genotyp | numer dostępu | końcówki ECM | pokrycie | identyczność | |
| 1-4_A | Melanogaster tuberiformis | AJ555527.1 | 115 | 100% | 99.68% | |
| 1-4_B | Xerocomus pruinatus | MN959798.1 | 200 | 100% | 90.12% | |
| 1-4_C | Tomentella sublilacina | MN047065.1 | 52 | 69% | 99.58% | |
| 1-4_D | Xerocomus pruinatus | MN959798.1 | 90 | 100% | 79.53% | |
| 2-4_A | Tuber puberulum | MN947360.1 | 650 | 100% | 98.12% | |
| 2-4_B | Lactarius theiogalus | MH862189.1 | 210 | 100% | 95.76% | |
| 2-4_C | Xerocomus pruinatus | KC952715.1 | 40 | 70% | 93.75% | |
| 2-4_D | Tomentella sp. typ 6 | KC952694.1 | 35 | 100% | 100.00% | |
| 2-4_F | Tomentella sp. typ 6 | MN683825.1 | 10 | 100% | 91.10% | |
| 3-4_A | Tomentellopsis echinospora | MH310781.1 | 85 | 100% | 99.60% | |
| 3-4_B | Tricholoma ustale | MT622855.1 | 3 | 99% | 97.11% | |
| 3-4_C | Byssocorticium atrovirens | LR694198.1 | 7 | 63% | 99.55% | |
| 3-4_D | Craterellus tubaeformis | AF385633.1 | 8 | 100% | 100.00% | |
| 3-4_E | Cenococcum sp. | - | 200 | - | - | |
| 3-4_F | Tomentella ramosissima | MN947361.1 | 420 | 100% | 99.16% | |
| 3-4_G | Tuber puberulum | MN947360.1 | 7 | 54% | 95.18% | |
| 3-4_H | Russula fellea | MN959791.1 | 3 | 100% | 97.99% | |
| 3-4_I | Sp. NN-3.4i | - | 5 | - | - | |
| 3-4_J | Tomentella sp. typ 5 | KJ831263.1 | 5 | 100% | 100.00% | |
| 3-4_K | Tomentella sp. typ 5 | KJ831263.1 | 9 | 100% | 97.58% | |
| 4-4_A | Tomentellopsis echinospora | MH310781.1 | 45 | 82% | 94.07% | |
| 4-4_B | Tomentella sp. typ 5 | MN947385.1 | 195 | 100% | 98.73% | |
| 4-4_C | Russula peckii | MK131580.1 | 35 | 78% | 100.00% | |
| 4-4_D | Cenococcum sp. | MW028122.1 | 402 | 99% | 92.53% | |
| 4-4_E | Tomentella sp. typ 5 | MN947385.1 | 4000 | 100% | 97.50% | |
| 5-4-B | Humaria hemisphaerica | MZ159485.1 | 1797 | 100% | 97.09% | |
| 5-4-C | Sp. NN-5.4c | - | 118 | - | - | |
| 5-4-D | Cortinarius casimiri | MN947386.1 | 162 | 89% | 93.36% | |
| 5-4-E | Tuber puberulum | MN947360.1 | 64 | 52% | 97.04% | |
| 5-4-F | Tomentella sp. typ 7 | LT746015.1 | 120 | 100% | 99.15% | |
| 5-4-G | Tomentella sp. typ 7 | LT746015.1 | 148 | 100% | 99.15% | |
| 5-4-H | Cenococcum sp. | MK027205.1 | 160 | 50% | 76.61% | |
| 5-4-I | Russula mairei | KT934013.1 | 25 | 78% | 81.71% | |

Fig. 24 Kladogram stworzony za pomocą metody największej wiarygodności (ang. maximum likelihood; MEGA X) oparty o sekwencję fragmentów ITS1, pokazujący relacje pomiędzy poszczególnymi morfotypami należącymi do rodzaju *Tomentella*



| zmienne środowiskowe | korelacja |
|---|-----------|
| | 0,2919 |
| Ca ²⁺ | 0,2756 |
| Mg^{2+} | 0,1931 |
| $Ca^{2+} + Mg^{2+}$ | 0,1931 |
| $P_2O_5 + K_2O$ | 0,1615 |
| P ₂ O ₅ | 0,1605 |
| $N + P_2O_5 + MgO + wilgotność gleby$ | 0,1566 |
| $N + P_2O_5 + Ca^{2+} + wilgotność gleby$ | 0,1566 |
| $N + P_2O_5$ | 0,1543 |
| $C_{org} + P_2O_5$ | 0,1529 |
| $C_{org} + P_2O_5$ ne czynniki: pozycja na stoku, pH w $P_2O_5 K_2O MgO Ca^{2+} Mg^{2+} Na^+ K^+$ | V KO |

Tabela 4.3.7 Kombinacje zmiennych środowiskowych opisujących zależności na obszarze Rezerwatu Dolina Pięciu Jezior o najwyższej wartości korelacji do macierzy podobieństwa biotycznego (Bray-Curtis) wg. procedury korelacji rang BIOENV. Obliczenia wykonano na zbiorze danych zawierających 50 OTUs

próchnicy, N, P₂O₅, K₂O, MgO, Ca²⁺, Mg²⁺, Na⁺, K⁺, wilgotność gleby N - procentowa zawartość azotu ogólnego w glebie; C - procentowa zawartość węgla organicznego w glebie Ca²⁺, Mg²⁺, Na⁺, K⁺ - [cmol × kg⁻¹]; P₂O₅, K₂O, MgO - [mg/100g gleby]; wilgotność gleby - [%]

Tabela 4.3.9 Średni, procentowy udział końcówek mykoryzowych zidentyfikowanych do rodzaju - występujących na poszczególnych piętrach stoku. W nawiasach przedstawiono sumę końcówek mykoryzowych przypisaną do danego rodzaju grzybów ECM. Niezidentyfikowane końcówki przypisano do kategorii Sp. NN. Piętro stoku wg zasady: piętro p1 – znajduje się u szczytu zbocza, piętro p5 – u podnóża

| piętro stoku | n1 | n2 | n3 | n4 | n5 |
|----------------|--------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| rodzaj | hı | p2 | po | p4 | po |
| Amanita | 0% | 0% | 0% | 0% | 0,43% (21) |
| Byssocorticium | 0% | 0% | 0,17% (7) | 0% | 0% |
| Cenococcum | 22,95% (272) | 6,28% (157) | 25,94% (1053) | 11,29% (1202) | 29,26% (1423) |
| Cortinarius | 7,42% (88) | 0% | 6,75% (274) | 0,36% (39) | 3,33% (162) |
| Craterellus | 0% | 0% | 0,19% (8) | 0% | 0% |
| Hebeloma | 0% | 5,28% (132) | 0% | 0% | 0% |
| Helotiales | 0% | 1,88% (47) | 0% | 0% | 0% |
| Humaria | 0% | 0% | 0% | 0% | 36,96% (1797) |
| Hysterangium | 0% | 0% | 0% | 0% | 2,69% (131) |
| Laccaria | 0% | 0% | 1,33% (54) | 0% | 0% |
| Lactarius | 14,51% (172) | 18,53% (463) | 1,99% (81) | 3,96% (422) | 8,06% (392) |
| Melanogaster | 9,70% (115) | 0% | 1,94% (79) | 0% | 0,02% (1) |
| Paxillus | 3,45% (41) | 0% | 0% | 0% | 0% |
| Piloderma | 0% | 0% | 0,51% (21) | 0% | 2,79% (136) |
| Russula | 0% | 0% | 0,07% (3) | 4,76% (507) | 0,51% (25) |
| Sp. NN | 10,37% (123) | 19,45% (486) | 6,60% (268) | 0,05% (6) | 4,50% (219) |
| Thelephoraceae | 0% | 0% | 0% | 0% | 1,95% (95) |
| Tomentella | 5,06% (60) | 4,92% (123) | 49,67% (2016) | 76,38% (8130) | 8,14% (396) |
| Tomentellopsis | 0% | 0% | 2,09% (85) | 3,17% (338) | 0% |
| Tricholoma | 0% | 0% | 0,07% (3) | 0% | 0% |
| Tuber | 0% | 41,75% (1043) | 0,17% (7) | 0% | 1,31% (64) |
| Xerocomus | 26,49% (314) | 1,88% (47) | 2,43% (99) | 0% | 0% |

Fig. 23. Korzenie drobne buka pobrane z różnych pięter na stoku. Skany wykonane za pomocą skanera Epson 7100

Piętro 1







Piętro 2







Piętro 3







Piętro 4







Piętro 5







Rycina 1. Ektomykoryzy Fagus sylvatica

Transekt I poziom 1

Cenococcum sp.



Lactarius subdulcis



Cortinarius tabularis



Tomentella sublilacina



Cenococcum sp.



Tomentella sp.



Sp. 1 NN



Lactarius tabidus



Tuber melanoxanthum



Laccaria amethistina



Xerocomus pruinatus



Tomentella sp.



Cenococcum sp.



Cenococcum sp.



Tomentella sp.





Tomentellopsis echinospora



Transekt I poziom 5



Lactarius blennius



Hysterangium thwaitesii



Melanogaster sp.



Tomentella sp. 5-1-D



Piloderma sp.







Transekt III poziom 1Cenoccocum sp.Paxillus involutus



Xerocomus pruinatus









Cenococcum geophilum



Helotiales sp.



Lactarius theiogalus



Hebeloma velutipes



Lactarius tabudus



Xerocomus pruinatus





Lactarius blennius



Tomentella ramosissima



Sp. NN 3-3 E



Cortinarius alboviolaceus



Melanogaster sp.



Piloderma olivaceum



NN 3-3-F





Russula marei



Tomentella stuposa



Tomentella sp.



Lactarius blennius



Russula sp.



Sp. NN 4-3-K



Tomentellopsis sp.





Lactarius blennius



Tomentella sp. 5-3-E



Sp. NN 5-3-A





Thelephoraceae sp.



Tomentella sp. 5-3-F



Sp. NN 5-3-D



Melanogaster tuberiformis



Xerocomus pruinatus



Tomentella sublilacina



Cenoccocum sp.





Tuber puberulum



Tomentella sp.



Tomentella sp.



Xerocomus pruinatus



Cenococcum sp.



Tomentella sp. A



Tomentellopsis echinospora



Russula peckii



Tomentella sp. B



Cortinarius casimiri



Tomentella sp.



Russula mairei



Cenococcum sp.



Humaria hemisphaerica



Tuber puberulum



Sp. NN



8. Bibliografia

- 1. Abarenkov K, Zirk A, Piirmann T, Pöhönen R, Ivanov F, Nilsson H, Kõljalg U. 2020. UNITE USEARCH/UTAX release for Fungi. Version 04.02.2020. UNITE Community
- 2. Agerer R. 1987. Colour Atlas of Ectomycorrhizae: With Glossary. Einhorn-Verlag
- 3. Agerer R. 2001. Exploration types of ectomycorrhizae. Mycorrhiza, 11:107-114
- 4. Akselsson C, Berg B, Meentemeyer V, Westling O. 2005. Carbon sequestration rates in organic layers of boreal and temperate forest soils Sweden as a case study. Glob. Ecol. Biogeogr., 14:77-84
- 5. Akselsson C, Westling O, Alveteg M, Thelin G, Fransson A-M, Hellsten S. 2008. The influence of N load and harvest intensity on the risk of P limitation in Swedish forest soils. Sci. Total Environ., 404:284-289
- 6. Allen E, Allen M, Helm D, Trappe J, Molina R, Rincon E. 1995. Patterns and regulation of mycorrhizal plant and fungal diversity. Plant Soil, 170:47-62
- 7. Ambroise V, Legay S, Guerriero G, Hausman J-H, Cuypers A, Sergeant K. 2020. The Roots of Plant Frost Hardiness and Tolerance. PCP, 61:3-20
- 8. Amundson R, Berhe A, Hopmans J, Olson C, Sztein A, Sparks D. 2015. Soil and human security in the 21st century. Sci., 48:1261071
- 9. Anderson P, Markham J. 2021. Soil temperature limits nitrogen fixation, photosynthesis, and growth in a boreal actinorhizal shrub. Plant Soil, 468:411-421
- 10. Andrew C. i in. 2018. Continental-scale macrofungal assemblage patterns correlate with climate, soil carbon and nitrogen deposition. J. Biogeogr., 45:1942-1953
- 11. aplikacja.mapadrzew.com https://aplikacja.mapadrzew.com/
- 12. Arduini I, Godbold D, Onnis A. 1995. Influence of copper on root growth and morphology of *Pinus pinea* L. and *Pinus pinaster* Ait. seedlings. Tree Physiol., 15:411-415
- 13. Arnold A. 2007. Understanding the diversity of foliar endophytic fungi: Progress, challenges, and frontiers. Fungal Biol. Rev., 21:51-66
- 14. Artaxo P, Hansson HC, Machado LAT, Rizzo LV. 2022. Tropical forests are crucial in regulating the climate on Earth. PLOS Clim., 1(8): e0000054
- 15. Augusto L, Ranger J, Binkley D, Rothe A. 2002. Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. Ann. For. Sci., 59:233-253
- Bahram M, Põlme S, Kõljalg U, Zarre S, Tedersoo L. 2012. Regional and local patterns of ectomycorrhizal fungal diversity and community structure along an altitudinal gradient in the Hyrcanian forests of northern Iran. New Phytol., 193:465-473
- 17. Balestrini R, Bonfante P. 2014. Cell wall remodeling in mycorrhizal symbiosis: a way towards biotrophism. Front. Plant Sci., 5:237
- Baritz R, Seufert G, Montanarella L, Van Ranst E. 2010. Carbon concentrations and stocks in forest soils of Europe. For. Ecol. Manag., 260:262-277
- 19. Barley K. 1970. The Configuration of the Root System in Relation to Nutrient Uptake. Adv. Agron., 159-201
- 20. Bässler C, Brandl R, Müller J, Krah F, Reinelt A, Halbwachs H. 2021. Global analysis reveals an environmentally driven latitudinal pattern in mushroom size across fungal species. Ecol. Lett., 24:658-667
- Bässler C, Heilmann-Clausen J, Andrew C, Boddy L, Büntgen U, Diez J, Heegaard E, Egli S, Gange A, Halvorsen R, Kauserud H, Kirk P, Krisai-Greilhuber I, Kuyper T, Nordén J, Senn-Irlet B, Krah F-S. 2022. European mushroom assemblages are phylogenetically structured by temperature. Ecography, 2022:e06206
- 22. Batchelor C, Margold M, Krapp M, Murton D, Dalton A, Gibbard P, Stokes C, Murton J, Manica A. 2019. The configuration of Northern Hemisphere ice sheets through the Quaternary. Nat. Comm., 10:1
- 23. Becquer A, Guerrero-Galán C, Eibensteiner J, Houdinet G, Bücking H, Zimmermann S, Garcia K. 2018. The ectomycorrhizal contribution to tree nutrition. Adv. Bot. Res., 86:77-126
- 24. Bengtsson-Palme J, Veldre V, Ryberg M, Hartmann M, Branco S, Wang Z, Godhe A, Bertrand Y, De Wit P, Sanchez M, Ebersberger I, Sanli K, de Souza F, Kristiansson E, Abarenkov K, Eriksson KM, Nilsson RH. 2013.

ITSx: Improved software detection and extraction of ITS1 and ITS2 from ribosomal ITS sequences of fungi and other eukaryotes for use in environmental sequencing. Methods Ecol. Evol., 4:914-919

- 25. Berg B, McClaugherty C, De Santo A, Johnson D. 2001. Humus buildup in boreal forests effects of litter fall and its N concentration. Can. J. For. Res., 31:988-998
- 26. Białobok S. 1990. Buk zwyczajny Fagus sylvatica L. PWN, Warszawa Poznań, ISBN 83-01-07700-X
- 27. Błażejczyk K. 2006. Climate and bioclimate of Poland. Natural and human environment of Poland. A geographical overview. ed. M. Degórski, IGSO Polish Geographical Society, Warszawa, 31-48
- 28. Bödeker I, Clemmensen K, Boer W, Martin F, Olson Å, Lindahl B. 2014. Ectomycorrhizal *Cortinarius* species participate in enzymatic oxidation of humus in northern forest ecosystems. New Phytol., 203:245-56
- 29. Boeraeve M, Honnay O, Mullens N, Vandekerkhove K, De Keersmaeker L, Thomaes A, Jacquemyn H. 2018. The impact of spatial isolation and local habitat conditions on colonization of recent forest stands by ectomycorrhizal fungi. For. Ecol. Manag., 429:84-92
- Boeraeve M, Everts T, Vandekerkhove K, De Keersmaeker L, Van de Kerckhove P, Jacquemyn H. 2020. Partner turnover and changes in ectomycorrhizal fungal communities during the early life stages of European beech (*Fagus sylvatica* L.). Mycorrhiza, 31:43-53
- Bonan G, Shugart H. 1989. Environmental factors and ecological processes in boreal forests. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst., 20:1-28
- 32. Børja I, De Wit H, Steffenrem A, Majdi H. 2008. Stand age and fine root biomass, distribution and morphology in a Norway spruce chronosequence in southeast Norway. Tree Physiol., 28:773-784
- Borowiec S. 1961. Gleby brunatne i bielicowe na terenie Wolińśkiego Parku Narodowego oraz ich powiązania z siedliskowymi typami lasu. SYLWAN nr 7
- 34. Brix H, Dyhr-Jensen K, Lorenzen B. 2002. Root-zone acidity and nitrogen source affects *Typha latifolia* L. growth and uptake kinetics of ammonium and nitrate. J. Exp. Bot., 53:2441-2450
- 35. Broadley M, White P, Hammond J, Zelko I, Lux A. 2007. Zinc in plants. New Phytol., 173:677-702
- Brunner I, Herzog C, Dawes M, Arend M, Sperisen C. 2015. How tree roots respond to drought. Front. Plant Sci., 6:547
- 37. Burton P, Messier C, Weetman G, Prepas E, Adamowicz W, Tittler R. 2003. The current state of boreal forestry and the drive for change. w: Burton P. i in. Towards Sustainable Management of the Boreal Forest, NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada, 1e40
- Bzdyk R, Sikora K, Studnicki M, Aleksandrowicz-Trzcińska M. 2022. Communities of Mycorrhizal Fungi among Seedlings of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) Growing on a Clearcut in Microsites Generated by Different Site-Preparation Methods. Forests, 13:353
- 39. Callesen I, Raulund-Rasmussen K, Westman C, Tau-Strand L. 2007. Nitrogen pools and C V N ratios in welldrained Nordic forest soils related to climate and soil texture. Boreal Environ. Res., 12:681-692
- 40. Cameron E, Schmidt P, Tremblay B, Emelko M, Müller K. 2021. Enhancing diversity analysis by repeatedly rarefying next generation sequencing data describing microbial communities. Sci Rep., 11(1):22302
- 41. Canadian Society of Soil Science. 2020. Soils of Canada
- 42. Chadwick O, Gavenda R, Kelly E, Ziegler K, Olson C, Elliott W, Hendricks D. 2003. The impact of climate on the biogeochemical functioning of volcanic soils. Chem. Geol., 202:195-223
- 43. Chalot M, Brun A. 1998. Physiology of organic nitrogen acquisition by ectomycorrhizal fungi and ectomycorrhizas. FEMS Microbiol. Rev., 22:21-44
- 44. Chapin F, Shaver G, Giblin A, Nadelhoffer K, Laundre J. 1995. Responses of arctic tundra to experimental and observed changes in climate. Ecology, 694-711
- 45. Cheddadi R, Vendramin G, Litt T, Francois L, Kageyama M, Lorentz S, Laurent J-M, Beaulieu J-L, Sadoru L, Jost A, Lunt D. 2006. Imprints of glacial refugia in the modern genetic diversity of *Pinus sylvestris*. Glob. Ecol. Biogeogr., 15:271-282

- 46. Chen D, Bastias B, Taylor A, Cairney J. 2003. Identification of laccase-like genes in ectomycorrhizal basidiomycetes and transcriptional regulation by nitrogen in *Piloderma byssinum*. New Phytol., 157:547-554
- 47. Chen Z, Peng W, Li J, Liao H. 2018. Functional dissection and transport mechanism of magnesium in plants. Semin. Cell Dev. Biol., 74:142-152
- 48. Chen L, Jiang C, Wang X, Feng Q, Liu X, Tang Z, Sun O. 2021. Nutrient trade-offs mediated by ectomycorrhizal strategies in plants: Evidence from an *Abies* species in subalpine forests. Ecol. Evol., 11:5281-5294
- 49. Cheng Y, Liu X, Zeng Z, Liu S, Wang Z, Tang X, He BJ. 2022. Impacts of Water Bodies on Microclimates and Outdoor Thermal Comfort: Implications for Sustainable Rural Revitalization. Front. Environ. Sci., 10:940482
- 50. Chilekampalli R, Ramu S. 2013. Polymicrobial Multi-functional Approach for Enhancement of Crop Productivity. Adv. Appl. Microbiol., 82:53-113
- 51. Chot E, Reddy M. 2022. Role of Ectomycorrhizal Symbiosis Behind the Host Plants Ameliorated Tolerance Against Heavy Metal Stress. Front. Microbiol., 13:855473
- Clark C, Bai Y, Bowman W, Cowles J, Fenn M, Gilliam F, Phoenix G, Siddique I, Stevens C, Sverdrup H, Throop H. 2013. Nitrogen Deposition and Terrestrial Biodiversity. w: Encyclopedia of Biodiversity (2nd Ed.), AP, 519-536
- Clarke K. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. Aust. J. Ecol., 18:117-143
- 54. Clausing S, Polle A. 2020. Mycorrhizal Phosphorus Efficiencies and Microbial Competition Drive Root P Uptake. Front. For. Glob. Change, 3:54
- Clemmensen K, Bahr A, Ovaskainen O, Dahlberg A, Ekblad A, Wallander H, Stenlid J, Finlay RD, Wardle DA, Lindahl BD. 2013. Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. Sci., 339:1615-1618
- 56. Comas L, Eissenstat D. 2004. Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate tree species. Funct. Ecol., 18:388-397
- 57. Connolly B, Orrock, J. 2018. Exogenous application of methyl jasmonate alters *Pinus resinosa* seedling response to simulated frost. Bot., 96:705-710
- 58. Corrales A, Turner B, Tedersoo L, Anslan S, Dalling J. 2017. Nitrogen addition alters ectomycorrhizal fungal communities and soil enzyme activities in a tropical montane forest. Fungal Ecol., 27:14-23
- 59. Courty P-E, Pritsch K, Schloter M, Hartmann A, Garbaye J. 2005. Activity profiling of ectomycorrhiza communities in two forest soils using multiple enzymatic tests. New Phytol., 167:309-319
- 60. Cox F, Barsoum N, Lilleskov E, Bidartondo M. 2010. Nitrogen availability is a primary determinant conifer mycorrhizas across complex environmental gradients. Ecol. Lett., 13:1103-1113
- 61. Cuneo IF, Barriosâ-Masias F, Knipfer T, Uretsky J, Reyes C, Lenain P, i in. 2020. Differences in grapevine rootstock sensitivity and recovery from drought are linked to fine root cortical lacunae and root tip function. New Phytol., 229:272-283
- 62. Curt T, Prevosto B. 2003. Rooting strategy of naturally regenerated beech in Silver birch and Scots pine woodlands. Plant Soil, 255:265-279
- 63. Czerwiński W. 1976. Fizjologia roślin. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa
- 64. Czyżyk K. 2021. Radial Growth Response of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) after Increasing the Availability of Water Resources. Forests, 12:1053
- 65. de Vos B, Cools N, Ilvesniemi H, Vesterdal L, Vanguelova E, Carnicelli S. 2015. Benchmark values for forest soil carbon stocks in Europe: Results from a large scale forest soil survey. Geoderma, 251-252
- 66. de Vries W, Solberg S, Dobbertin M, Sterba H, Laubhann D, van Oijen M, Evans C, Gunderson P, Kros J, Wamelink G, Reins G, Sutton M. 2009. The impact of nitrogen deposition on carbon sequestration by European forests and heathlands. For. Ecol. Manage., 258:1814-1823
- 67. Dechorgnat J, Chi Tam Nguyen , Armengaud P, Jossier M, Diatloff E, Filleur S, Daniel-Vedele F. 2011. From the soil to the seeds: the long journey of nitrate in plants. J. Exp. Bot., 62(4):1349-1359

- 68. Dering M, Kosiński P, Wyka T, Pers-Kamczyc E, Boratyński A, Boratyńska K, Reich P, Romo A, Zadworny M, Żytkowiak R, Oleksyn J. 2017. Tertiary remnants and Holocene colonizers: Genetic structure and phylogeography of Scots pine reveal higher genetic diversity in young boreal than in relict Mediterranean populations and a dual colonization of Fennoscandia. Divers. Distrib., 23:540-555
- 69. Dickie I, Richardson S, Wiser S. 2009. Ectomycorrhizal fungal communities and soil chemistry in harvested and unharvested temperate *Nothofagus rainforests*. Can. J. For. Res., 39:1069-1079
- 70. Dickie I. 2010. Insidious effects of sequencing errors on perceived diversity in molecular surveys. New Phytol., 188:916-918
- 71. Dietz A, Wohner C, Kuenzer C. 2012. European Snow Cover Characteristics between 2000 and 2011 Derived from Improved MODIS Daily Snow Cover Products. Remote Sens., 4:2432-2454
- 72. Dighton J. 2009. Encyclopedia of Microbiology (3rd Ed.), 153-162 ed. Schaechter M. Mycorrhizae, AP
- 73. Ding Y, Leppälammi-Kujansuu J, Helmisaari H-S. 2019. Fine root longevity and below- and aboveground litter production in a boreal *Betula pendula* forest. For. Ecol. Manag., 431:17-25
- 74. Ditzler C, Scheffe K, Monger H. 2017. Soil survey manual, Soil Science Division Staff, USDA Handbook 18. Government Printing Office, Washington, D.C.
- 75. Duarte J, Castelo Branco J, Rodrigues F, Vaz M, Santos Baptista J. 2022. Occupational Exposure to Mineral Dust in Mining and Earthmoving Works: A Scoping Review. Safety, 8:9
- 76. Dumroese R, Terzaghi M, Acevedo M, Lasserre B, Scippa G, Baggett L, Chiantante D, Montagnoli A. 2022. Root system architecture of *Pinus ponderosa* three decades after copper root pruning in a container nursery. New For., 53:983-1001
- 77. Earle S. 2015. Physical Geology. Victoria, ISBN 978-1-989623-71-8
- 78. Egerton-Warburton L, Querejeta J, Allen M, Finkelman S. 2013. Mycorrhizal Fungi, Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences, Elsevier, DOI: 10.1016/B978-0-12-409548-9.05226-X
- 79. Eissenstat D, Wells C, Yanai R, Whitbeck J. 2000. Building roots in a changing environment: implications for root longevity. New Phytol., 147:33-42
- 80. Esberg C. 2005. Inventering av förorenad mark på LKAB's industriområden i Kiruna, Svappavaara och Malmberget. Uppsala: SLU, Div. of Soil Chem. Pedol., ISSN 1102-1381
- Evans L. 1982. Characteristics of some loamy-textured Podzols in northeastern Ontario. Can. J. Soil Sci., 62:281-290
- 82. Thiffault E. 2019. Boreal forests and soils. w: Developments in Soil Science. Elsevier, ISBN 9780444639981
- 83. Fan Q, Wang Z, Chang S, Peng Z, Wanapat M, Bowatte S, Hou F. 2020. Relationship of mineral elements in sheep grazing in the highland agro-ecosystem. Asian Australas. J. Anim. Sci., 33:44-52
- 84. Fei S, Jo I, Guo Q, Wardle D, Fang J, Chen A, Oswald C, Brockerhoff E. 2018. Impacts of climate on the biodiversity-productivity relationship in natural forests. Nat. Comm., 9:5436
- 85. Flores-Moreno H, Treseder K, Cornwell W, Maynard D, Milo A, Abarenkov K, Afkhami M, Aguilar-Trigueros C, Bates S, Bhatnagar J, Busby P, Christian N, Crowther T, Floudas D, Gazis R, Hibbett D, Kennedy P, Lindner D, Nilsson R, Powell J, Schildhauer M, Schilling J, Zanne A. 2019. Fungaltraits aka funfun: a dynamic functional trait database for the world's fungi. Dataset: github.com/traitecoevo/fungaltraits
- 86. Fogel R, Hunt G. 1983. Contribution of mycorrhizae and soil fungi to nutrient cycling in a Douglas-fir ecosystem. Can. J. For. Res., 13
- 87. Food Agric. Organ. (FAO). 2010. Global forest resources assessment. For. pap. 163, FAO, Rzym
- 88. Forde B, Lorenzo H. 2001. The nutritional control of root development. Plant Soil, 232:51-68
- 89. Fransson P, Anderson I, Alexander I. 2007. Ectomycorrhizal fungi in culture respond differently to increased carbon availability. FEMS Microbiol. Ecol., 61:246-257
- 90. Freschet G, Roumet C. 2017. Sampling roots to capture plant and soil functions. Func. Ecol., 31:1506-1518
- 91. Freschet G, Valverde-Barrantes O, Tucker C, Craine J, McCormack M, Violle C, Fort F, Blackwood C, Urban-Mead K, Iversen C, Bonis A, Comas L, Cornelissen J, Dong M, Guo D, Hobbie S, Holdaway R, Kembel S,

Makita N, Onipchenko V, Picon-Cochard C, Reich P, de la Riva E, Smith S, Soudzilovskaia N, Tjoelker M, Wardle D, Roumet C. 2017. Climate, soil and plant functional types as drivers of global fine-root trait variation. J. Ecol., 105:1182-1196

- 92. Freschet G, Roumet C, Comas L, Weemstra M, Bengough A, Rewald B, Bardgett R, De Deyn G, Johnson D, Klimesova J. 2021. Root traits as drivers of plant and ecosystem functioning: current understanding, pitfalls and future research needs. New Phytol., 232:1123-1158
- 93. Frøslev T, Jeppesen T, Læssøe T, Kjøller R. 2007. Molecular phylogenetics and delimitation of species in *Cortinarius* section *Calochroi* (Basidiomycota, Agaricales) in Europe. Mol Phylogenetics Evol., 44:217-227
- 94. Gallart M, Love J, Meason DF, Coker G, Clinton PW, Xue J, i in. 2019. Field-scale variability in site conditions explain phenotypic plasticity in response to nitrogen source in *Pinus radiata* D. Don. Plant Soil, 443:353-368
- 95. Gałka B, Łabaz B. 2014. Skład frakcyjny materii organicznej powierzchniowych poziomów próchnicznych gleb leśnych Gór Stołowych. Sylwan, 158:18-25
- 96. Gartzia-Bengoetxea N, Virto I, Arias-González A, Enrique A, Fernández-Ugalde O, Barré P. 2020. Mineral control of organic carbon storage in acid temperate forest soils in the Basque Country. Geoderma, 358:113998
- 97. Gaul D, Hertel D, Leuschner C. 2008. Effects of experimental soil frost on the fine-root system of mature Norway spruce. J. Plant Nutr. Soil Sci., 171:690-698
- 98. Geiger R, Aron R, Todhunter P. 1995. The climate near the ground. 6th ed. Rowman and Littlefield Publishers, Lanham, MD, USA
- Gelybó G, Tóth E, Farkas C, Horel Á, Kása I, Bakacsi Z. 2018. Potential impacts of climate change on soil properties. Agrochem. Soil Sci., 67:121-141
- 100. Gerendás J, Führs H. 2013. The significance of magnesium for crop quality. Plant Soil, 368:101-128
- 101. Gerke J. 2022. The Central Role of Soil Organic Matter in Soil Fertility and Carbon Storage. Soil Syst., 6:33
- 102. Głowa K, Arocena J, Massicotte H. 2003. Extraction of Potassium and/or Magnesium from Selected Soil Minerals by Piloderma. Geomicrobiol. J., 20:99-111
- 103. Goldberg S, Davis J, Hem J. 1996. The surface chemistry of aluminum oxides and hydroxides. ISBN: 9780138736781
- 104. Gordon W, Jackson R. 2000. Nutrient concentrations in fine roots. Ecol., 81:275-280
- 105. Goździk J. 1987. Osady i struktury peryglacjalne w klasyfikacji stratygraficznej czwartorzędu. Kwartalnik Geologiczny, 31:175-184
- 106. Guo W, Nazim H, Liang Z, Yang D. 2016. Magnesium deficiency in plants: an urgent problem. Crop J., 4:83-91
- 107. Guo W, Ding J, Wang Q, Yin M, Zhu X, Liu Q, Zhang Z, Yin H. 2021. Soil fertility controls ectomycorrhizal mycelial traits in alpine forests receiving nitrogen deposition. Soil Biol. Biochem., 161:108386
- 108. Gweon H, Oliver A, Taylor J, i in. 2015. PIPITS: an automated pipeline for analyses of fungal internal transcribed spacer sequences from the Illumina sequencing platform. Methods Ecol. Evol., 6:973-980
- 109.Han W, Fang J, Reich P, Ian Woodward F, Wang Z. 2011. Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China. Ecol Lett., 14(8):788-796
- 110. Han C-L, Sun Z-X, Shao S, Wang Q-B, Libohova Z, Owens P. 2021. Changes of Soil Organic Carbon after Wildfire in a Boreal Forest Northeast China. Agron., 11:1925
- Hanikenne M, Bouché F. 2023. Iron and zinc homeostasis in plants: a matter of trade-offs. J. Exp. Bot., 74:5426-5430
- 112. Hawkesford M, Horst W, Kichey T, Lambers H, Schjoerring J, Møller I. 2012. Functions of Macronutrients, Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants (3rd Ed.). AP, 135-189, ISBN 9780123849052
- 113. Hay T, Phillips L, Nicholson B, Jones M. 2015. Ectomycorrhizal community structure and function in interior spruce forests of British Columbia under long term fertilization. For. Ecol. Manag., 350:87-95
- 114. Heldt H, Piechulla B. 2011. Polysaccharides are storage and transport forms of carbohydrates produced by photosynthesis. w: Plant Biochemistry DOI: 10.1016/B978-0-12-384986-1.00009-0

- 115. Helmisaari H-S, Ostonen I, Lõhmus K, Derome J, Lindroos A-J, Merilä P, Nöjd P. 2009. Ectomycorrhizal root tips in relation to site and stand characteristics in Norway spruce and Scots pine stands in boreal forests. Tree Physiol., 29:445-456
- 116. Henttonen H, Nöjd P, Suvanto S, Heikkinen J. 2019. Sizeclass structure of the forests of Finland during 1921-2013 a recovery from centuries of exploitation, guided by forest policies. J. Forest Res., 139:279-293
- 117. Hepler P. 2005. Calcium: a central regulator of plant growth and development. Plant Cell, 17:2142-55
- 118. Hibbett D, Matheny P. 2009. The relative ages of ectomycorrhizal mushrooms and their plant hosts estimated using Bayesian relaxed molecular clock analyses. BMC Biol., 7:1-13
- 119. Hillebrand H. 2004. On the Generality of the Latitudinal Diversity Gradient. Am. Nat., 163:192-211
- 120. Hobbie E, Agerer R. 2010. Nitrogen isotopes in ectomycorrhizal sporocarps correspond to belowground exploration types. Plant Soil, 327:71-83
- 121. Hochmuth G. 2011. Iron (Fe) Nutrition of Plants. DOI: doi.org/10.32473/edis-ss555-2011
- 122. Högberg P, Näsholm T, Franklin O, Mona N, Högberg M. 2017. Tamm review: on the nature of the nitrogen limitation to plant growth in fennoscandian boreal forests. Forest Ecol. Manag., 403:161-185
- Horton T, Bruns T. 2001. The molecular revolution in ectomycorrhizal ecology: peeking into the black-box. Mol. Ecol., 10:1855-1871
- 124. Hosseini S, Réthoré E, Pluchon S, Ali N, Billiot B, Yvin J-C. 2019. Calcium Application Enhances Drought Stress Tolerance in Sugar Beet and Promotes Plant Biomass and Beetroot Sucrose Concentration. Int. J. Mol. Sci., 20:3777
- 125. Hu R, Zhao R, Liu L, Li X. 2022. Effect of snow cover on water content, carbon and nutrient availability, and microbial biomass in complexes of biological soil crusts and subcrust soil in the desert. Geoderma, 406:115505
- 126. Huaraca Huasco W, Riutta T, Girardin C, i in. 2021. Fine root dynamics across pantropical rainforest ecosystems. Glob. Chang. Biol., 27(15):3657-3680
- 127. Ishfaq M, Wang Y, Yan M, Wang Z, Wu L, Li C, Li X. 2022. Physiological Essence of Magnesium in Plants and Its Widespread Deficiency in the Farming System of China. Front. Plant Sci., 13:802274
- 128. IUSS Working Group WRB. 2015. World Reference Base for Soil Resources 2014. Update 2015. International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps, World Soil Resources Report No 106. FAO, Rome
- Jackson L, Burger M, Cavagnaro T. 2008. Roots, nitrogen transformations, and ecosystem services. Annu. Rev. Plant Biol., 59:341-63
- 130.Jagodziński A, Kałucka I, 2011. Fine root biomass and morphology in an age-sequence of post-agricultural *Pinus* sylvestris L. stands. Dendrobiology, 66:71-84
- 131. Jarvis S, Woodward S, Alexander I, Taylor A. 2013. Regional scale gradients of climate and nitrogen deposition drive variation in ectomycorrhizal fungal communities associated with native Scots pine. Glob. Change Biol., 19: 1688-1696
- 132. Johansson M, Callaghan T, Bosiö J, Åkerman H, Jackowicz-Korczynski M, Christensen T, 2013. Rapid responses of permafrost and vegetation to experimentally increased snow cover in sub-arctic Sweden, Environ. Res. Lett., 8:035025
- 133. Johnson N, Gehring C. 2007. Mycorrhizas: Symbiotic Mediators of Rhizosphere and Ecosystem Processes. Rhizosphere, 73:100
- 134. Jones D, Nguyen C, Finlay R. 2009. Carbon flow in the rhizosphere: carbon trading at the soil-root interface. Plant Soil, 321:5-33
- 135. Jonsson L, Dahlberg A, Nilsson M.-C, Kårén O, Zackrisson O. 1999. Continuity of ectomycorrhizal fungi in selfregulating boreal *Pinus sylvestris* forests studied by comparing mycobiont diversity on seedlings and mature trees. New Phytol., 142:151-162
- 136. Jonsson E, Troll V, Högdahl K, Harris C, Weis F, Nilsson K, Skelton A. 2013. Magmatic origin of giant 'Kirunatype' apatite-iron-oxide ores in Central Sweden. Sci. Rep., 3:1644

- Kabała C, Waroszewski J, Bogacz A, Łabaz B. 2012. O specyfice bielic górskich. Rocz. gleboznawcze, 63:55-64
- Kafkafi U, Bernstein N. 1996. Root growth under salinity stress. w: Waisel Y i in., Plant Roots: The Hidden Half, Marcel Dekker, Inc., Nowy Jork, 435-451
- 139. Kalliokoski T, Pennanen T, Nygren P, Sievänen R, Helmisaari H-S. 2010. Belowground interspecific competition in mixed boreal forests: fine root and ectomycorrhiza characteristics along stand developmental stage and soil fertility gradients. Plant Soil, 330:73-89
- Karlsson P, Akselsson C, Hellsten S, Karlsson P. 2022. Twenty years of nitrogen deposition to Norway spruce forests in Sweden. Sci. Total Environ., 809:152192
- 141. Keenan R, Reams G, Achard F, de Freitas J, Grainger A, Lindquist E. 2015. Dynamics of global forest area: results from the FAO Global Forest Resources Assessment 2015. For. Ecol. Manage., 352:9-20
- 142. Kelly E, Chadwick O, Hilinski T. 1998. The Effect of Plants on Mineral Weathering. Biogeochemistry, 21-53
- 143. Khormali F, Ayoubi S, Kananro Foomani F, Fatemi A, Hemmati K. 2007. Tea yield and soil properties as affected by slope position and aspect in Lahijan area, Iran. Int. J. Plant Prod., 1:99-111
- 144. Kilpeläinen J, Aphalo P, Lehto T. 2020. Temperature affected the formation of arbuscular mycorrhizas and ectomycorrhizas in *Populus angustifolia* seedlings more than a mild drought. Soil Biol. Biochem., 146:107798
- Kindermann G, McCallum I, Fritz S, Obersteiner M. 2008. A global forest growing stock, biomass and carbon map based on FAO statistics. Silva Fenn., 42:387-396
- 146. Klein H, Gauss M, Tsyro S, Nyíri A, Fagerli H, Wind P. 2020. Transboundary air pollution by sulphur, nitrogen, ozone and particulate matter in 2018. Sweden, MSC-W Data, ISSN 1890-0003
- 147. Kluber L, Carrino-Kyker S, Coyle K, DeForest J, Hewins C, Shaw A, Smemo K, Burke D. 2012. Mycorrhizal response to experimental pH and P manipulation in acidic hardwood forests. PloS one, 7:e48946
- 148. Kohout P, Sýkorová Z, Bahram M, Hadincová V, Albrechtová J, Tedersoo L, Vohník M. 2011. Ericaceous dwarf shrubs affect ectomycorrhizal fungal community of the invasive *Pinus strobus* and native *Pinus sylvestris* in a pot experiment. Mycorrhiza, 21:403-412
- Kõljalg U, Dahlberg A, Taylor A, Larsson E, Hallenberg N, Stenlid J, Larsson K, Fransson P, Kårén O, Jonsson L. 2000. Diversity and abundance of resupinate thelephoroid fungi as ectomycorrhizal symbionts in Swedish boreal forests. Mol. Ecol., 9(12):1985-1996
- 150. Kotoaro K, Mannerkoski H. 1994. Effect of Paludification on the chemical properties of forest soils in eastern Finland. Extended abstracts from a Nordic workshop 6-9 September 1994 Asa, Sweden, Swedish University of Agricultural Sciences
- 151. Krah F, Büntgen U, Schaefer H, i in. 2019. European mushroom assemblages are darker in cold climates. Nat. Comm., 10:2890
- 152. Kramer K, Leinonen I, Loustau D. 2000. The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal, temperate and Mediterranean forests ecosystems: an overview. Int. J. Biometeorol., 44:67-75
- 153. Kuchcik M. 2015. The present and future state of the climate in Poland and Bulgaria. Europa XXI, 29:7-22
- 154. Ladenberger A, Andersson M, Reimann C, Tarvainen T, Filzmoser P, Uhlbäck J, Morris G, Sadeghi M. 2013. Geochemical mapping of agricultural soils and grazing land (GEMAS) in Norway, Finland and Sweden – regional report. SGU-rapport, 2012:17
- 155. Lahti M, Aphalo P, Finér L, Ryyppö A, Lehto T, Mannerkoski H, 2005. Effects of soil temperature on shoot and root growth and nutrient uptake of 5-year-old Norway spruce seedlings. Tree Physiol. 25:115–122
- 156. Leake J. 1996. Nutrient mobilization from organic matter by ericoid and ectomycorrhizal fungi: some recent advances. Proceedings of the Fourth European Symposium on Mycorrhizas, EC, Brussels, 502-507
- 157. Leppälammi-Kujansuu J, Salemaa M, Kleja D, Linder S, Helmisaari H-S. 2014. Fine root turnover and litter production of Norway spruce in a long-term temperature and nutrient manipulation experiment. Plant Soil, 374:73-88

- 158. Leuschner C, Hertel D. 2003. Fine Root Biomass of Temperate Forests in Relation to Soil Acidity and Fertility, Climate, Age and Species. Prog. Bot., 405-438
- 159. Levine C, Hayashi S, Ohmori Y, Kusano M, Kobayashi M, Nishizawa T, Kurimoto I, Kawabata S, Yamori W. 2023. Controlling root zone temperature improves plant growth and pigments in hydroponic lettuce. Ann. Bot., 132:455-470
- 160. Lewis J. 2016. Mycorrhizal Fungi, Evolution and Diversification. Encyclopedia of Evolutionary Biology 3
- 161. Li Q, Cao J, Yu L, Li M, Liao J, Gan L. 2012. Effects on physiological characteristics of honeysuckle (*Lonicera japonica* thunb) and the role of exogenous calcium under drought stress. Plant Omics, 5:1-5
- 162. Li W, Shi Y, Zhu D, Wang W, Liu H, Li J, Shi N, Ma L, Fu S. 2021. Fine root biomass and morphology in a temperate forest are influenced more by the nitrogen treatment approach than the rate. Ecol. Indic., 130
- 163. Li T, Ren J, He W, Wang Y, Wen X, Wang X, Ye M, Chen G, Zhao K, Hou G, Li X, Fan C. 2022. Anatomical structure interpretation of the effect of soil environment on fine root function. Front. Plant Sci., 13:993127
- 164. Liese R, Leuschner C, Meier I. 2019. The effect of drought and season on root lifespan in temperate AM and ECM tree species. J. Ecol., 107:2226-223
- 165. Likulunga E, Clausing S, Krüger J, Lang F, Polle A. 2022. Fine root biomass of European beech trees in different soil layers show different responses to season, climate, and soil nutrients. Front. For. Glob. Change, 5
- 166. Lilleskov E, Parrent J. 2007. Can we develop general predictive models of mycorrhizal fungal community environment relationships? New Phytol., 174:250-256
- 167. Lilleskov E, Kuyper T, Bidartondo M, Hobbie E. 2019. Atmospheric nitrogen deposition impacts on the structure and function of forest mycorrhizal communities: a review. Environ. Pollut., 246:148-162
- 168. Lin J, Jiang W, Liu D. 2003. Accumulation of copper by roots, hypocotyls, cotyledons and leaves of sunflower (*Helianthus annuus* L.). Bioresour. Technol., 86:151-155
- 169. Lindahl B, Ihrmark K, Boberg J, Trumbore S, Högberg P, Stenlid J, Finlay R. 2007. Spatial separation of litter decomposition and mycorrhizal nitrogen uptake in a boreal forest. New Phytol., 173:611-620
- 170. Lindahl B, Nilsson R, Tedersoo L, Abarenkov K, Carlsen T, Kjøller R, Köljjalg U, Pennanen T, Rosendahl S, Stenlid J, Kauserud H. 2013. Fungal community analysis by high-throughput sequencing of amplified markers a user's guide. New Phytol., 199:288-299
- 171. Linder S, Flowerellis J. 1992. Environmental and physiological constraints to forest yield, Responses of Forest Ecosystems to Environmental Changes. Appl. Sci. Publ., 149-164
- 172. Lindholm T, Heikkilä R. 2006. Geobotany of Finnish forests and mires: the Finnish approach w Finland land of mires. The Finnish Environment, 23
- 173. Lindroos A-J, Mäkipää R, Merilä P. 2022. Soil carbon stock changes over 21 years in intensively monitored boreal forest stands in Finland. Ecol. Indic., 144:109551
- Liski J, Westman C. 1997. Carbon Storage in Forest Soil of Finland. 1. Effect of Thermoclimate. Biogeochemistry 36(3):239-260
- 175. Littell J, Peterson D, Tjoelker M. 2008. Douglas-fir growth in mountain ecosystems: Water limits tree growth from stand to region. Ecol. Monogr., 78:349-68
- 176. Liu W, Zhu Y, Smith F, Smith S. 2004. Do phosphorus nutrition and iron plaque alter arsenate (As) uptake by rice seedlings in hydroponic culture? New Phytol., 162:481-488
- 177. Liu J, Qiu L, Ao G, Zheng B, Cheng J. 2019. Effect of clipping on aboveground biomass and nutrients varies with slope position but not with slope aspect in a hilly semiarid restored grassland. Ecol. Eng., 134:47-55
- 178. Liu R, Pan Y, Bao H, Liang S, Jiang Y, Tu H, Nong J, Huang W. 2020. Variations in Soil Physico-Chemical Properties along Slope Position Gradient in Secondary Vegetation of the Hilly Region, Guilin, Southwest China. Sustainability, 12:1303
- 179. Ljungström M, Stjernquist I. 1995. Growth and nutrient dynamics of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings in acid soils. Plant Soil, 176:171-181
- 180. Lõhmus K, Oja T, Lasn R. 1989. Specific root area: a soil characteristic. Plant Soil, 119:245-249

- López M, Männer P, Willmann A, Hampp R, Nehls U. 2007. Increased trehalose biosynthesis in Hartig net hyphae of ectomycorrhizas. New Phytol., 174:389-398
- López-Bucio J, Cruz-Ramírez A, Herrera-Estrella L. 2003. The role of nutrient availability in regulating root architecture. Curr. Opin. Plant Biol., 6:280-287
- Love M, Huber W, Anders S. 2014. Moderated estimation of fold change and dispersion for RNA-seq data with DESeq2. Genome Biol., 15:550
- 184. Lovett G, Goodale C. 2011. A new conceptual model of nitrogen saturation based on experimental nitrogen addition to an oak forest. Ecosyst., 14:615-631
- 185. Lucas S, St-Onge R. 1998. Geology of the Precambrian Superior and Grenville Provinces and Precambrian Fossils in North America, Geology of Canada, No. 7. Geology of North America, Geological Survey of Canada
- 186. Lupi C, Morin H, Deslauriers A, Rossi S, Houle D. 2013. Role of Soil Nitrogen for the Conifers of the Boreal Forest: A Critical Review. Int. J. Plant Soil Sci., 2:155-189
- 187. Magnani F, Mencuccini M, Borghetti M, Berbigier P, Berninger F, Delzon S, Grelle A, Hari P, Jarvis P, Kolari P, Kowalski A, La H. 2007. The human footprint in the carbon cycle of temperate and boreal forests. Nat., 447: 849-851
- 188. Maguire M, Cowan J. 2002. Magnesium chemistry and biochemistry. Biometals, 15:203-210
- Mai C, Schmitt U, Niemz P. 2022. A brief overview on the development of wood research. Holzforschung, 76:102-119
- 190. Maia V, Souza C, Aguiar-Campos N, Fagundes N, Santos A, Paula G, Santos P, Silva W. 2020. Interactions between climate and soil shape tree community assembly and above-ground woody biomass of tropical dry forests. For. Ecol. Manag., 474:118348
- 191. Makita N, Hirano Y, Yamanaka T, Yoshimura K, Kosugi Y. 2012. Ectomycorrhizal-fungal colonization induces physio-morphological changes in *Quercus serrata* leaves and roots. J. Plant Nutr. Soil Sci., 175:900-906
- 192. mapy.geoportal.gov.pl https://mapy.geoportal.gov.pl/imap/Imgp_2.html
- 193. Marcotte A, Anbar A, Majestic B, Herckes P. 2020. Mineral Dust and Iron Solubility: Effects of Composition, Particle Size, and Surface Area. Atmosphere, 11:533
- 194. Marschner H. 2012. Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants. AP, 89:651
- 195. Martin-Guay M-O, Paquette A, Reich P, Messier C. 2019. Implications of contrasted above- and below-ground biomass responses in a diversity experiment with trees. J. Ecol., 108:405-414
- 196. Massicotte H, Peterson R, Melville L. 1989. Hartig Net Structure of Ectomycorrhizae Synthesized between Laccaria bicolor (Tricholomataceae) and Two Hosts: Betula alleghaniensis (Betulaceae) and Pinus resinosa (Pinaceae). Am. J. Bot., 76:1654-166
- 197. MacArthur R, Wilson E. 1967. The Theory of Island Biogeography. Princeton University Press, 224
- 198. McCormack M, Dickie I, Eissenstat D, Fahey T, Fernandez C, Guo D, Helmisaari H-S, Hobbie E, Iversen C, Jackson R, Leppälammi-Kujansuu J, Norby R, Phillips R, Pregitzer K, Pritchard S, Rewald B, Zadworny M. 2015. Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. New Phytol., 207:505-518
- 199. McCormack M, Guo D, Iversen C, Chen W, Eissenstat D, Fernandez C, Li L, Ma C, Ma Z, Poorter H, Reich P, Zadworny M, Zanne A, 2017. Building a better foundation: improving root-trait measurements to understand and model plant and ecosystem processes. New Phytol, 215: 27-37
- 200. McLean M, Huhta V. 2000. Temporal and spatial fluctuations in moisture affect humus microfungal community structure in microcosms. Biol. Fert. Soils, 32:114-119
- 201. McMurdie P, Holmes S. 2013. phyloseq: An R package for reproducible interactive analysis and graphics of microbiome census data. PLoS one, 8:e61217
- 202. McMurdie P, Holmes S. 2014. Waste Not, Want Not: Why Rarefying Microbiome Data Is Inadmissible, PLoS Comput. Biol., 10:e1003531

- 203. Meier S, Alvear M, Borie F, Aguilera P, Ginocchio R, Cornejo P, 2012. Influence of copper on root exudate patterns in some metallophytes and agricultural plants. Ecotoxicol. Environ. Saf., 75:8-15
- 204. Mocek A. 2015. Gleboznawstwo. PWN Warszawa, ISBN: 978-83-01-17994-6
- 205. Moles A, Bonser S, Poore A, Wallis I, Foley W. 2011. Assessing the evidence for latitudinal gradients in plant defence and herbivory. Funct. Ecol., 25:380-388
- 206. Moore T., 1981. Controls on the decomposition of organic matter in subarctic spruce lichen woodland soils. Soil Sci. 131:107–113
- 207. Morgan J, Connolly E. 2013. Plant-Soil Interactions: Nutrient Uptake. Nat. Educ. Know. 4:2
- 208. Morris M, Smith M, Rizzo D, Rejmánek M, Bledsoe C. 2008. Contrasting ectomycorrhizal fungal communities on the roots of co-occurring oaks (*Quercus* spp.) in a California woodland. New Phytol., 178:167-176
- 209. Mucha J, Zadworny M, Helmisaari H-S, Nihlgård B, Repo T, Żytkowiak M, Małek S, Reich PB, Oleksyn J. 2020. Fine root classification matters: Nutrient levels in different functional categories, orders and diameters of roots in boreal *Pinus sylvestris* across a latitudinal gradient. Plant Soil, 447:507-520
- 210. Nahidan S, Nourbakhsh F, Mosaddeghi M. 2014. Variation of soil microbial biomass C and hydrolytic enzyme activities in a rangeland ecosystem: are slope aspect and position effective? Arch. Agron. Soil Sci., 61:797-811
- 211. Nakashima H, Matsuda Y, Hijii N. 2021. An ectomycorrhizal fungus, *Cenococcum geophilum*, in a coastal pine forest has a high tolerance for an insecticide used to control pine wilt disease. Landscape Ecol. Eng., 17:401-409
- 212. Näsholm T, Högberg P, Franklin O, Metcalfe D, Keel S, Campbell C, Hurry V, Linder S, Högberg M. 2013. Are ectomycorrhizal fungi alleviating or aggravating nitrogen limitation of tree growth in boreal forests? New Phytol., 198:214-221
- 213. Naydenov K, Senneville S, Beaulieu J, Tremblay F, Bousquet J. 2007. Glacial vicariance in Eurasia: Mitochondrial DNA evidence from Scots pine for a complex heritage involving genetically distinct refugia at mid- northern latitudes and in Asia Minor. BMC Evol. Biol., 7:233
- 214. ncbi.nlm.nih.gov https://www.ncbi.nlm.nih.gov/
- 215. Nehls U, Grunze N, Willmann M, Reich M, Küster H. 2007. Sugar for my honey: Carbohydrate partitioning in ectomycorrhizal symbiosis. Phytochem., 68:82-91
- 216. Nehls U, Das A, Neb D. 2016. Carbohydrate metabolism in ectomycorrhizal symbiosis. w: Molecular Mycorrhizal Symbiosis, 159-177
- 217. Nguyen NH, Song Z, Bates ST, et al. 2016. FUNGuild: an open annotation tool for parsing fungal community datasets by ecological guild. Fungal Ecol., 20:241-248
- 218. Nikolova P, Bauerle T, Häberle K-H, Blaschke H, Brunner I, Matyssek R. 2020. Fine-Root Traits Reveal Contrasting Ecological Strategies in European Beech and Norway Spruce During Extreme Drought. Front. Plant Sci., 11:1211
- 219. Nkansah G, Ito T. 1995. Comparison of Mineral Absorption and Nutrient Composition of Heat-Tolerant and Non Heat-Tolerant Tomato Plants at Different Root-Zone Temperatures. J. Hortic. Sci., 70:453-460
- 220. Oksanen J, Blanchet F, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Minchin P, O'Hara R, Simpson G, Solymos P, Stevens M, Szoecs E, Wagner H. 2020. vegan: Community Ecology Package, R package version 2.5-7. https://CRAN.R-project.org/package=vegan
- 221. Oritz C, Liski J, Gärdenäs A, Lehtonen A, Lundblad M, Stendahl J, Ågren G, Karltun E. 2013. Soil organic carbon stock changes in Swedish forest soils A comparison of uncertainties and their sources through a national inventory and two simulation models. Ecol. Modell., 251:221-231
- 222. Ostonen I, Lõhmus K, Lasn R. 1999. The role of soil conditions in fine root ecomorphology in Norway spruce (*Picea abies* L.). Plant Soil, 208:283-292
- 223. Ostonen I, Lohmus K, Alama S, Truu J, Kaar E, Vares A. 2006. Morphological adaptations of fine roots in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), silver birch (*Betula pendula* Roth.) and black alder *Alnus glutinosa* (L.) stands in recultivated oil shale mining and semi-coke areas . Oil Shale, 23:187-202

- 224. Ostonen I, Püttsepp Ü, Biel C, Alberton O, Bakker M, Lõhmus K, Majdi H, Metcalfe D, Olsthoorn A, Pronk A, Vanguelova E, Weih M, Brunner I. 2007a. Specific root length as an indicator of environmental change. Plant Biosyst., 141:426-442
- 225. Ostonen I, Lohmus K, Helmisaari H-S, Truu J, Meel S, 2007b. Fine root morphological adaptations in Scots pine, Norway spruce and silver birch along a latitudinal gradient in boreal forests. Tree Physiol., 27:1627-1634
- 226. Ostonen I, Helmisaari H-S, Borken W, Tedersoo L, Kukumägi M, Bahram M, Lindroos A-J, Nöjd P, Uri V, Merilä P, Asi E, Lõhmus K. 2011. Fine root foraging strategies in Norway spruce forests across a European climate gradient. Glob. Change Biol., 17:3620-3632
- 227. Otsing E, Anslan S, Ambrosio E, Koricheva J, Tedersoo L. 2021. Tree Species Richness and Neighborhood Effects on Ectomycorrhizal Fungal Richness and Community Structure in Boreal Forest. Front. Microbiol., 12:567961
- 228. Palter J. 2015. The Role of the Gulf Stream in European Climate. Annu. Rev. Mar. Sci., 7:113-37
- 229. Pan Y, Birdsey R, Fang J, Houghton R, Kauppi P, Kurz W, Phillips O, Shvidenko A, Lewis S, Canadell J, Ciais P, Jackson R, Pacala S, McGuire A, Piao S, Rautiainen A, Sitch S, Hayes D. 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. Sci., 333:988-993
- 230. Pan Y, Birdsey R, Phillips O, Jackson R. 2013. The structure, distribution, and biomass of the world's forests. Ann. Rev. Ecol. Evol. System., 44:593-622
- 231. Panchal P, Preece C, Peñuelas J, Giri J. 2022. Soil carbon sequestration by root exudates. Trends Plant Sci., 27:8
- 232. Bravo F, Uribe E. 1981. Temperature Dependence of the Concentration Kinetics of Absorption of Phosphate and Potassium in Corn Roots. Plant Physiol., 67:815-819
- 233. Peel M, Finlayson B, Mcmahon T. 2007. Updated World Map of the Koppen-Geiger Climate Classification. Hydrol. Earth Syst. Sci., 11:1633-1644
- 234. Pena R, Offermann C, Simon J, Naumann P, Gessler A, Holst J, Polle A. 2010. Girdling Affects Ectomycorrhizal Fungal (EMF) Diversity and Reveals Functional Differences in EMF Community Composition in a Beech Forest. Appl. Environ. Microbiol., 76:1831-1841
- 235. Penn C, Camberato J. 2019. A Critical Review on Soil Chemical Processes that Control How Soil pH Affects Phosphorus Availability to Plants. Agriculture, 9:120
- 236. Perry T. 1982. Tree Roots: Facts and Fallacies. Arnoldia, 49:2-21
- 237. Plassard C, Bonafos B, Touraine B. 2000. Differential effects of mineral and organic N sources, and of ectomycorrhizal infection by *Hebeloma cylindrosporum*, on growth and N utilization in *Pinus pinaster*. Plant Cell Environ., 23:11
- 238. Plassard C, Louche J, Ali M, Duchemin M, Legname E, Cloutier-Hurteau B. 2011. Diversity in phosphorus mobilisation and uptake in ectomycorrhizal fungi. Ann. For. Sci., 68:33-43
- 239. Podgórska A, Burian M, Gieczewska K, Ostaszewska-Bugajska M, Zebrowski J, Solecka D, Szal B. 2017. Altered Cell Wall Plasticity Can Restrict Plant Growth under Ammonium Nutrition. Front. Plant Sci., 8:1344
- 240. Policelli N, Horton T, Hudon A, Patterson T, Bhatnagar J. 2020. Back to Roots: The Role of Ectomycorrhizal Fungi in Boreal and Temperate Forest Restoration. Front. For. Glob. Chan., 3:97
- 241. Polski Komitet Normalizacyjny. 1998. Polska Norma PN-R-04032: Gleby i utwory mineralne, Pobieranie próbek i oznaczanie składu granulometrycznego, Warszawa
- 242. Pregitzer K, Kubiske M, Yu C, Hendrick R. 1997. Relationships among root branch order, carbon, and nitrogen in four temperate species. Oecologia, 111:302-308
- 243. Pregitzer K, Laskowski M, Burton A, Lessard V, Zak D. 1998. Variation in sugar maple root respiration with root diameter and soil depth. Tree Physiol., 18:665-670
- 244. Pregitzer K, King J, Burton A, Brown S. 2000. Responses of tree fine roots to temperature. New Phytol., 147:105-115
- 245. Pregitzer K, DeForest J, Burton A, Allen M, Ruess R, Hendrick R. 2002. Fine root architecture of nine north American trees. Ecol. Monogr., 72:293-309

- 246. Pregitzer K, King J. 2005. Effects of Soil Temperature on Nutrient Uptake. w: Nutrient Acquisition by Plants, Ecological Studies, 277-310
- Pugnaire F, Luque M. 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. Oikos, 93:42-49
- 248. Pyhäjärvi T, Salmela M, Savolainen O. 2008. Colonization routes of *Pinus sylvestris* inferred from distribution of mitochondrial DNA varia-tion. Tree Genet. Genom., 4:247-254
- 249. Ragonezi C, Zavattieri M. 2018. Histological Studies of Mycorrhized Roots and Mycorrhizal-Like-Structures in Pine Roots. Methods Protoc., 1:34
- 250. Ran L, Altschul E, Hedin R, Nakles D, Dzombak D. 2014. Sequestration Enhancement of Metals in Soils by Addition of Iron Oxides Recovered from Coal Mine Drainage Sites. Soil Sediment Contam., 23:374-388
- 251. Read D. 1991. Mycorrhizas in ecosystems. Experientia, 47:376-391
- 252. Read D, Perez-Moreno J. 2003. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems-journey towards relevance? New Phytol., 157:475-492
- 253. Reich P, Oleksyn J. 2004. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. PNAS, 101:11001-11006
- 254. Rineau F, Stas J, Nguyen N, Kuyper T, Carleer R, Vangronsveld J, Colpaert J, Kennedy P. 2016. Ectomycorrhizal Fungal Protein Degradation Ability Predicted by Soil Organic Nitrogen Availability. Appl. Environ. Microbiol., 82:1391-1400
- 255. Rousseau J, Sylvia D, Fox A. 1994. Contribution of ectomycorrhiza to the potential nutrient-absorbing surface of pine. New Phytol., 128:639-644
- 256. Rudawska M, Leski T, Stasińska M. 2011. Species and functional diversity of ectomycorrhizal fungal communities on Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees on three different sites. Ann. For. Sci., 68:5-15
- 257. Ryyppö A, Repo T, Vapaavuori E. 2008. Development of freezing tolerance in roots and shoots of Scots pine seedlings at nonfreezing temperatures. Can. J. For. Res., 28:557-565
- 258. Saengow C, Wongsapsakul N, Chaum S, Tisarum R, Tulyananda T, Nimpaiboon A, Pichakum A, Yooyongwech S, 2021. High temperature enhanced zinc and water content in inflorescences and shoot tips of longan (*Dimocarpus longan* Lour.). Acta Hortic., 1312:151-156
- 259. Salmond J, Tadaki M, Vardoulakis S, Arbuthnott K, Coutts A, Demuzere M, Dirks K, Heaviside C, Lim S, Macintyre H, McInnes R, Wheeler B. 2016. Health and climate related ecosystem services provided by street trees in the urban environment. Environ. health, 15:S36
- 260. Sanborn P, Lamontagne L, Hendershot W. 2011. Podzolic soils of Canada: Genesis, distribution, and classification. Can. J. Soil Sci., 91:843-880
- 261. Sánchez-García M, Ryberg M, Kalsoom Khan F, Varga T, Nagy L, Hibbett D, 2020. Fruiting body form, not nutritional mode, is the major driver of diversification in mushroom-forming fungi. Biol. Sci., 117(51):32528-32534
- 262. Sardans J, Penuelas J. 2014. Climate and taxonomy underlie different elemental concentrations and stoichiometries of forest species: the optimum "biogeochemical niche". Plant Ecology, 215(4):441-455
- 263. Sardans J, Penuelas J. 2015. Potassium: a neglected nutrient in global change. Glob. Ecol. Biogeogr., 24:261-275
- 264. Schaetzl R, Isard S. 1996. Regional-scale relation ships between climate and strength of podzolization in the Great Lakes region, North America. Catena, 28:47-68
- 265.Schlentner R, Van Cleve K. 1985. Relationships between CO2 evolution from soil, substrate temperature, and substrate moisture in four mature forest types in interior Alaska. Can. J. For. Res., 15:97–106
- 266. Schlesinger W. 1997. Biogeochemistry: An Analysis of Global Change, 2nd ed, AP, ISBN 0 12 625155 X
- 267. Singh B, Singh G. 2004. Influence of soil water regime on nutrient mobility and uptake by *Dalbergia sissoo* seedlings. Trop. Ecol., 45:337-340
- 268. Singh S. 2018. Understanding the role of slope aspect in shaping the vegetation attributes and soil properties in Montane ecosystems. Trop. Ecol., 59:417-430

- 269.Sistla S, Schimel J. 2012. Stoichiometric flexibility as a regulator of carbon and nutrient cycling in terrestrial ecosystems under change. New Phytol., 196(1):68-78
- 270. Sistla S, Moore J, Simpson R, Gough L, Shaver G, Schimel J. 2013. Long-term warming restructures Arctic tundra without changing net soil carbon storage. Nature, *497*(7451):615-618
- 271. Six J, Conant R, Paul E, Paustian K. 2002. Stabilization mechanisms of soil organic matter: Implications for Csaturation of soils. Plant Soil, 241:155-176
- 272. Smith S, Read D. 2008. Mycorrhizal Symbiosis, AP, ISBN. 978-0-12-370526-6
- 273. Solantie R. 2000. Snow depth on January 15th and March 15th in Finland 1919-98, and its implications for soil frost and forest ecology. Meteorological publications, 42:1-176
- 274. Solantie R. 2006. Climate of Finland and its effect on mires w Finland-land of mires. Finnish Environment, 23
- 275. Song W, Liu X-Y, Hu C-C, Chen G-Y, Liu X-J, Walters W, Michalski G, Liu C-Q. 2021. Important contributions of non-fossil fuel nitrogen oxides emissions. Nat. Comm., 12:1
- 276. Spaargaren O, Deckers J. 2005. Factors of soil formation. Climate, Encyclopedia of Soils in the Environment, 512-520
- 277. Spohn M, Stendahl J. 2022. Carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry of organic matter in Swedish forest soils and its relationship with climate, tree species, and soil texture. Biogeosciences, 19:2171-2186
- 278. Sponseller R, Gundale M, Futter M, Ring E, Nordin A, Näsholm T, Laudon H. 2016. Nitrogen dynamics in managed boreal forests: recent advances and future research directions. Ambio, 45:175-187
- 279. Spychaj-Fabisiak E, Murawska B, Janowiak J. 1999. Badania nad wymywaniem wapnia i magnezu z gleb przemywanych symulowanym kwaśnym deszczem w warunkach doświadczeń laboratoryjnyuch. Zesz. Probl. Postęp. Nauk Rol., 467:547-553
- 280. Stams A, Lutke Schipholt I, Marnette E, Beemsterboer B, Woittiez J. 1990. Conversion of ¹⁵N-ammonium in forest soils. Plant Soil, 125:129-134
- 281. Sterkenburg E, Bahr A, Durling M, Clemmensen K, Lindahl B. 2015. Changes in fungal communities along a boreal forest soil fertility gradient. New Phytol., 207:1145-1158
- 282. Stuart E, Plett K. 2020. Digging Deeper: In Search of the Mechanisms of Carbon and Nitrogen Exchange in Ectomycorrhizal Symbioses. Front. Plant Sci. 10:1658
- 283. Sugiyama Y, Matsuoka S, Osono T. 2021. The ectomycorrhizal fungal communities react differently to climatic, edaphic and spatial variables depending on their host species. J. Biogeogr., 48:10
- 284. Sun K, Sun R, Li Y, Ji H, Jia B, Xu Z. 2023. Plant economic strategies in two contrasting forests. BMC Plant Biol., 23:366
- 285. Sun Y, Gu J, Zhuang H, Wang Z. 2010. Effects of ectomycorrhizal colonization and nitrogen fertilization on morphology of root tips in a *Larix gmelinii* plantation in northeastern China. Ecol. Res., 25:295-302
- 286. Suseela V, Tharayil N, Orr G, Hu D. 2020. Chemical plasticity in the fine root construct of *Quercus* spp. varies with root order and drought. New Phytol., 228:1835-1851
- 287. Swify S, Mažeika R, Volungevičius J. 2023. Mineral Nitrogen Release Patterns in Various Soil and Texture Types and the Impact of Urea and Coated Urea Potassium Humate on Barley Biomass. Soil Syst., 7(4):102
- 288. Taggart R, Cross A. 2009. Global greenhouse to icehouse and back again: the origin and future of the boreal forest biome. Glob. Planet Chang., 65:115-121
- 289. Tang Z, Xu W, Zhou G i in. 2018. Patterns of plant carbon, nitrogen, and phosphorus concentration in relation to productivity in China's terrestrial ecosystem. PNAS, 115(16):4033-4038
- 290. Tedersoo L, May T, Smith M. 2009. Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: global diversity, distribution, and evolution of phylogenetic lineages. Mycorrhiza, 20:217-263
- 291. Tedersoo L, Naadel T, Bahram M, Pritsch K, Buegger F, Leal M, Kõljalg U, Põldmaa K. 2012. Enzymatic activities and stable isotope patterns of ectomycorrhizal fungi in relation to phylogeny and exploration types in an afrotropical rain forest. New Phytol., 195:832e843

- 292. Tedersoo L, Smith M. 2013. Lineages of ectomycorrhizal fungi revisited: Foraging strategies and novel lineages revealed by sequences from belowground. Fungal Biol. Rev., 27:83-99
- 293. Tedersoo L, i in. 2014. Global diversity and geography of soil fungi. Sci., 346:6213
- 294. Tian D, Reich P, Chen H, Xiang Y, Luo Y, Shen Y, Meng C, Han W, Niu S. 2019. Global changes alter plant multi-element stoichiometric coupling. New Phytol., 221:807-817
- 295. Tikhonova E, Tikhonov G, Shevchenko N, Knyazeva S, Plotnikova A, Lukina N, Shashkov M. 2017. Tree diversity patterns along the latitudinal gradient in the northwestern Russia. For. Ecosyst., 4:27
- 296. Tikkanen M. 2006. Unsettled weather and climate of Finland w Finland land of mires. Lindholm T, Heikkilä R. The Finnish Environment, 23
- 297. Tiller K, Merry R. 1981. Copper pollution of agricultural soils. w: Copper in soils and plants. Loneragan J, Robson A, Graham R. ed. AP, 119-137
- 298. Timling I, Dahlberg A, Walker D, Gardes M, Charcosset J, Welker J, Taylor D. 2012. Distribution and drivers of ectomycorrhizal fungal communities across the North American Arctic. Ecosphere, 3(11):111
- 299. Timonen S, Sen R. 1998. Heterogeneity of fungal and plant enzyme expression in intact Scots pine-Suillus bovinus and -Paxillus involutus mycorrhizospheres developed in natural forest humus, New Phytol., 138:355-366
- 300. Toju H, Tanabe A, Yamamoto S, Sato H. 2012. High-coverage ITS primers for the DNA-based identification of ascomycetes and basidiomycetes in environmental samples, PloS one, 7:e40863
- 301. Token S, Jiang L, Zhang L, Lv G. 2022. Effects of plant diversity on primary productivity and community stability along soil water and salinity gradients. Glob Ecol. Conserv., 36:e02095
- 302. Tonkin J, Bogan M, Bonada N, Rios-Touma B, Lytle D. 2017. Seasonality and predictability shape temporal species diversity. Ecology, 98:1201-1216
- 303. Totsche K, Amelung W, Gerzabek M, Guggenberger G, Klumpp E, Knief C, Lehndorff E, Mikutta R, Peth S, Prechtel A, Ray N, Kögel-Knabner I. 2018. Microaggregates in soils. J. Plant Nutr. Soil Sci., 181:104-136
- 304. Tőzsér D, Horváth R, Simon E, Magura T. 2023. Heavy metal uptake by plant parts of *Populus* species: a metaanalysis. Environ. Sci. Pollut. Res., 30:69416-69430
- 305. Trentin E, Cesco S, Pii Y, Valentinuzzi F, Celletti S, Feil S, Zuluaga M, Ferreira P, Ricachenevsky F, Stefanello L, De Conti L, Brunetto G, Mimmo T. 2022. Plant species and pH dependent responses to copper toxicity. Environ. Exp. Bot., 162:104791
- 306. Tsui C-C, Chen Z-S, Hsieh C-F. 2004. Relationships between soil properties and slope position in a lowland rain forest of southern Taiwan. Geoderma, 123:131-142
- 307. Turetsky M, Mack M, Harden J, Manies. 2005. Spatial patterning of soil carbon storage across boreal landscapes. Lovett G, Jones C. ed, Ecosystem Function in Heterogeneous Landscapes, Springer, Nowy Jork, 229-255
- 308. Uggla H, Uggla Z. 1979. Gleboznawstwo leśne. PWRiL, Warszawa
- 309. unite.ut.ee/repository.php
- Utrillas M, Alegre L, Simon E. 1995. Seasonal changes in production and nutrient content of *Cynodon dactylon* (L.) Pers. subjected to water deficits. Plant Soil, 175:153-157
- 311. Vaishlya O, Karbysheva K, Sarsekova D, Aidarkhanova G. 2018. Ecological Aspects of *Pinus sibirica*. Earth Environ. Sci., 224:012049
- 312. Van Cleve K, Yarie J. 1986. "Interaction of temperature, moisture and soil chemistry in controlling nutrient cycling and ecosystem development in the taiga of Alaska". Forest ecosystems in the Alaskan taiga: a synthesis of structure and function. New York, NY: Springer New York, 1986. 160-189.
- 313. van der Heijden M, Martin F, Selosse M-A, Sanders I. 2015. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. New Phytol., 205:1406-1423
- van Tichelen K, Colpaert J, Vangronsveld J. 2002. Ectomycorrhizal protection of *Pinus sylvestris* against copper toxicity. New Phytol., 150:203-213

- 315. Vesterdal L, Clarke N, Sigurdsson B, Gundersen P, 2013. Do tree species influence soil carbon stocks in temperate and boreal forests? For. Ecol. Manag., 309:4-18,
- 316. Větrovský T, Kohout P, Kopecký M, i in. 2019. A meta-analysis of global fungal distribution reveals climatedriven patterns. Nat. Comm., 10:5142
- 317. visibleearth.nasa.gov
- 318. Vogt K, Vogt D, Palmiotto P, Boon P, O'Hara J, Asbjornsen H. 1996. Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. Plant Soil, 187:159-219
- 319. Wallander H, Johansson L, Pallon J. 2002. PIXE analysis to estimate the elemental composition of ectomycorrhizal rhizomorphs grown in contact with different minerals in forest soil. FEMS Microbiol. Ecol., 39:147-156
- 320. Wang X, Deng S, Zhou Y, Long J, Ding D, Du H, Lei M, Chen C, Tie B. 2021. Application of different foliar iron fertilizers for enhancing the growth and antioxidant capacity of rice and minimizing cadmium accumulation. Environ. Sci. Pollut. Res. Int., 28:7828-7839
- 321. Wang J, Han S, Wang C, Li MH. 2022. Long-term nitrogen-addition-induced shifts in the ectomycorrhizal fungal community are associated with changes in fine root traits and soil properties in a mixed *Pinus koraiensis* forest. Eur. J. Soil Biol., 112:103431
- 322. Weaver B. 1990. Geochemistry of highly-undersaturated ocean island basalt suites from the South Atlantic Ocean: Fernando de Noronha and Trindade islands. Contrib. Mineral. Petrol., 105:502-515
- 323. Weemstra M, Mommer L, Visser E, van Ruijven J, Kuyper T, Mohren G, Sterck F. 2016. Towards a multidimensional root trait framework: a tree root review. New Phytol., 211:1159-1169
- 324. Weihed P, Eilu P, Larsen R, Stendal H, Tontti M. 2008. Metallic mineral deposits in the Nordic countries. Episodes, 31:125-132
- 325. Wilk K. 1965. Studia nad frakcjonowaniem związków próchnicznych w glebach o różnym użytkowaniu rolniczym. Post. Nauk Roln., 2:92
- 326. Witzell J, Martín J. 2008. Phenolic metabolites in the resistance of northern forest trees to pathogens past experiences and future prospects. Can. J. For. Res., 38:2711-2727
- 327. Wojewoda W, Ławrynowicz M. 2006. Czerwona lista grzybów wielkoowocnikowych w Polsce. w: Mirek Z, i in. Czerwona lista roślin i grzybów Polski. Instytut Botaniki im. W. Szafera PAN. Kraków
- 328. Woodward F, Lomas M, Kelly C. 2004. Global climate and the distribution of plant biomes. Philos. Trans. R. Soc., 359:1465-76
- 329. Wtorow P, Drozdow N. 1981. Biogeografia kontynentów. PWN str. 257, ISBN 83-01-02854-8
- 330. Wubet T, Christ S, Schöning I, Boch S, Gawlich M, Schnabel B, Fischer M, Buscot F. 2012. Differences in Soil Fungal Communities between European Beech (*Fagus sylvatica* L.) Dominated Forests Are Related to Soil and Understory Vegetation. PLoS one, 7:e47500
- 331. www.lasy.gov.pl. Lasy polskie 2017. The state forests information centre, Warszawa. ISBN 978-83-65659-23-1
- 332. www.usgs.gov/special-topics/water-science-school/science/water, 2023
- 333. www.worldclim.org
- 334. Xu B, Yu S. 2013a. Root iron plaque formation and characteristics under N₂ flushing and its effects on translocation of Zn and Cd in paddy rice seedlings (*Oryza sativa*). Ann. Bot. 111:1189-1195
- 335. Xu L, Myneni R, Chapin F, Callaghan T, Pinzon J, Tucker C, Zhu Z, Bi J, Ciais P, Tømmervik H, Euskirchen E, Forbes B, Pioa S, Anderson B, Ganguly S, Nemani R, Goetz S, Beck P, Bunn A, Cao C, Stroeve J. 2013b. Temperature and vegetation seasonality diminishment over northern lands. Nat. Clim. Change 3:581-586
- 336. Yuan Z, Chen H, Reich P. 2011. Global-scale latitudinal patterns of plant fine-root nitrogen and phosphorus. Nat. Comm., 2:344
- 337. Zadworny M, McCormack M, Rawlik K, Jagodziński A. 2015. Seasonal variation in chemistry, but not morphology, in roots of *Quercus robur* growing in different soil types. Tree Physiol., 35:644-652
- 338. Zadworny M, McCormack M, Mucha J, Reich P, Oleksyn J. 2016. Scots pine fine roots adjust along a 2000-km latitudinal climatic gradient. New Phytol., 212: 389-399
- 339. Zadworny M, McCormack M, Żytkowiak R, Karolewski P, Mucha J, Oleksyn J. 2017. Patterns of structural and defense investments in fine roots of Scots pine (*Pinus sylvestris* L,) across strong temperature and latitudinal gradient in Europe. Glob. Change Biol., 23:1218-1231
- 340. Zaitsev G, Dubrovina O, Shainurov R. 2020. Iron and manganese migration in "soil-plant" system in Scots pine stands in conditions of contamination by the steel plant's emissions. Sci. Rep., 10:11025
- 341. Zak D, Holmes W, MacDonald N, Pregitzer K. 1999. Soil temperature, matric potential, and the kinetics of microbial respiration and nitrogen mineralization. Soil Sci. Soc. Am. J., 63:575-584
- 342. Zang U, Goisser M, Meyer N, Häberle K-H, Borken W. 2021. Chemical and morphological response of beech saplings (*Fagus sylvatica* L.) to an experimental soil drought gradient. For. Ecol. Manag., 498:119569.
- 343. Zavišić A, Nassal P, Yang N, Heuck C, Spohn M, Marhan S, Pena R, Kandeler E, Polle A. 2016. Phosphorus availabilities in beech (*Fagus sylvatica* L.) forests impose habitat filtering on ectomycorrhizal communities and impact tree nutrition. Soil Biol. Biochem., 98:127-137
- 344. Zhang C, Ge Y, Yao H, Chen X, Hu M. 2012. Iron oxidation-reduction and its impacts on cadmium bioavailability in paddy soils: A review. Front. Environ. Sci. Eng., 6:509-517
- 345. Zhang J, Li P. 2019. Response of plant functional traits to climate change. IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci., 300 032078
- 346. Zhang D, Dai Y, Wang L, Chen L. 2020. Influence of Living and Dead Roots of Gansu Poplar on Water Infiltration and Distribution in Soil. Appl. Sci., 10:3593
- 347. Zhang Q, Wang Z, Yao Y, Kong W, Zhao Z, Shao M, Wei X. 2021. Effects of slope morphology and position on soil nutrients after deforestation in the hilly loess region of China. Agric. Ecosyst. Environ., 321:107615
- 348. Zhang M, Sayer E, Zhang W, Ye J, Yuan Z, Lin F, Hao Z, Fang S, Mao Z, Ren J, Wang X. 2022a. Seasonal Influence of Biodiversity on Soil Respiration in a Temperate Forest. Plants, 11:3391
- 349. Zhang Q, Huang D, Xu C, Zhu H, Feng R-W, Zhu Q. 2022b. Fe fortification limits rice Cd accumulation by promoting root cell wall chelation and reducing the mobility of Cd in xylem. Ecotoxicol. Environ. Saf., 240:113700
- 350.Zhao N, Yu G, He N i in. 2016. Coordinated pattern of multi-element variability in leaves and roots across Chinese forest biomes. Glob. Ecol. and Biogeogr., 25(3):359-367
- 351. Zhu H, Zhao J, Gong L. 2021. The morphological and chemical properties of fine roots respond to nitrogen addition in a temperate Schrenk's spruce (*Picea schrenkiana*) forest. Sci. Rep., 11:3839
- 352. Zong K, Huang J, Nara K, Chen Y, Shen Z, Lian C. 2015. Inoculation of ectomycorrhizal fungi contributes to the survival of tree seedlings in a copper mine tailing. J. For. Res., 20:493-500
- 353. Zou J, Wang M, Jiang W, Liu D. 2006. Chromium accumulation and its effects on other mineral elements in *Amaranthus viridis* L. Acta Biol. Cracov., Ser. Bot., 48:7-12