MARTYNA DOMINIAK, MARLENA LEMBICZ

Zakład Taksonomii Roślin
Wydział Biologii
Uniwersytet im. Adama Mickiewicza w Poznaniu
Umultowska 89, 61-614 Poznań
E-mail: martyna.dominiak@amu.edu.pl

SIECI GRZYBOWE – STRUKTURA, FUNKCJE I WYKORZYSTANIE PRZEZ CZŁOWIEKA

WPROWADZENIE

Lata 60. i 70. XX w. to czas, który istotnie wpłynął na współczesną jakość naszego życia. Zaczynając dzień od kawy, sprawdzenia poczty elektronicznej i przeglądu najświeższych informacji „w sieci”, robimy nieświadomy ukłon w kierunku wynalazku minionego wieku, który do Polski trafił w latach 90. Internet zrewolucjonizował nasze życie, komunikację międzyludzką i sposób przekazu informacji. Z dumą mówimy o „globalnej wiosce”, sieci łączącej wszystkie punkty na Ziemi, tak jakbyśmy to my, ludzie, byli najdoskonalszymi twórcami i pomysłodawcami. Zapominamy, że zawsze o krok przed nami jest natura. Miliony lat ewolucji sprawiły, że świetnie działające sieci komunikacyjne tworzą rośliny klonalne (np. DE KROON i VAN GROENENDAEL 1997, STUEFER i współaut. 2004, DOMINIAK i współaut. 2014) i organizmy prostsze oraz ciągle niedoceniane – grzyby (STAMETS 2005).

GRZYBNIA – BUDOWA I JEJ ROZROST

Szacuje się, że na świecie występuje około 1,5 miliona gatunków grzybów, z czego obecnie znanych jest około 10% (HAWKSWORTH 1991). Organizmy te występują we wszystkich strefach klimatycznych, głównie zasiedlając lądy. Charakterystyczny kapelusz, osadzony na trzonie, który występuje u wielu znanych grzybów, m.in. u borowika szlachetnego (*Boletus edulis* Bull.), muchomora czerwonego [*Amanita muscaria* (L.) Lam.] czy pieczarki łąkowej (*Agaricus campestris*), to

owocnik, będący jedynie niewielką częścią ciała grzyba. Właściwy organizm stanowi, zwykle podziemna, grzybnia (łac. *mycelium*). Powstaje ona w wyniku rozgałęziania, krzyżowania się i anastomoz (zespалania, łączenia się) strzępek. Pojedyncza wielojądrowa strzępka (łac. *hypha*) ma budowę typową dla komórki eukariotycznej, posiada nitkowaty kształt i rurkowatą strukturę. Otoczona jest sztywną, wielowarstwową, półprzepuszczalną ścianą zbudowaną z β -glukanu, chityny, białek i polifosforanów. Aż 90% żywej strzępki to woda, na pozostałą część składają się: białka, węglowodany, tłuszcze i sole mineralne. Prawie połowę suchej masy strzępek stanowi węgiel (główny składnik m.in. plazmy, enzymów), oprócz niego występują azot, tlen, wodór, siarka i fosfor (RUIZ-HERRERA 1991, BUJAKIEWICZ i współaut. 2007, MOORE i współaut. 2011). Wiele grzybów na powierzchni strzępek wytwarza kryształy kwasu szczawiowego. Kwas szczawiowy, reagując z różnymi minerałami, tworzy szczawiany, np. w połączeniu z wapniem powstają kryształy szczawianu wapnia. Krystalizacja minerałów może być związana z regulacją stężeń jonów pierwiastków w obrębie grzybni (WHITNEY 1989). W strzępkach grzybów (z wyjątkiem *Mucoromycotina*) są ściany poprzeczne, czyli septy, które dzielą grzybnię na fragmenty. Dzięki temu strzępka, będąca pojedynczą, rozgałęzioną komórką, posiada mechanizmy pewnej izolacji segmentów (np. poprzez ciała Woronina). Przemieszczanie się cytoplazmy wraz z organellami (jądrami, mitochondriami, rybosomami) jest możliwe dzięki występowaniu w septach specjalnych

Słowa kluczowe: sieci grzybowe, translokacja długodystansowa, mikoryza

otworów, porów. To zapewnia łączność protoplastu wegetatywnej grzybni, jednocześnie wyróżniając grzyby spośród innych organizmów (RUIZ-HERRERA 1991, BUJAKIEWICZ i współaut. 2007, MOORE i współaut. 2011).

Przez lata w mykologii powtarzano twierdzenie mówiące, że strzępki wydłużają się wyłącznie w części szczytowej (wzrost apikalny) (CHRISTENSEN i współaut. 2008). Następnie rozgałęziają się, co umożliwia grzybni penetrację heterogenicznego środowiska w poszukiwaniu fragmentów bogatych w zasoby. Co dzieje się w przypadku, gdy pojawi się bariera uniemożliwiająca chwilowe wydłużanie się strzępek w danym rejonie? Obserwacje rosnących międzykomórkowo endofitów *Epichloë* i *Neotyphodium* pokazały, że mechanizm wzrostu może być bardziej złożony (CHRISTENSEN i współaut. 2008). Zaproponowano nowy model wzrostu – wzrost interkalarny. Zachodzi on poprzez miejscowe zwiększenie średnicy strzępki, gdzie następnie dochodzi do rozciągnięcia i wydłużenia włókien, więc w efekcie wzrasta długość strzępki (CHRISTENSEN i współaut. 2008). Dzięki temu, w miejscach o ograniczonej możliwości przesuwania się, strzępka nadal rośnie, a w dogodnym momencie wydłuża się, tym samym zajmując wolną przestrzeń. Poza tym, nowe modele kolonizacji endofitów z rodziny Clavicipitaceae pokazały, że dzięki zwiększaniu średnicy strzępki, grzyb rośnie synchronicznie z gospodarzem, więc nie ma trudności z jego kolonizacją (CHRISTENSEN i współaut. 2008). Strzępki *Epichloë* i *Neotyphodium* preferują charakterystyczne ustawienie równoległe do osi podłużnej liści (Ryc. 1). W związku z tym pojawiły się wąt-

Ryc. 1. Strzępki *Epichloë typhina* rosnące wzdłuż osi podłużnej liści mannicy odstającej *Puccinellia distans* (fot. K. Górzyńska).

Strzępki te występują w przestrzeniach międzykomórkowych w nadziemnych częściach rośliny.

pliwości dotyczące tego, jak grzyb radzi sobie z kolonizacją, pnać się w górę rośliny bez pomocy, np. w postaci przytwierdzenia się do ścian komórkowych gospodarza. Z jednej strony, brak przytwierdzenia się umożliwiłby nieustanne przesuwanie się wzdłuż komórek liści, a więc również nieustanny rozwój i kolonizację. Z drugiej, powstające rozgałęzienia boczne, penetrujące między komórki gospodarza, radzą sobie z ciągłym przesuwaniem się ku górze wraz z rozwijającymi się tkankami liści. Jak to możliwe? W rosnącym liściu traw występują dwie charakterystyczne strefy: merystatyczna i ekspansji. Badania pokazały, że w strefie ekspansji strzępki grzyba przytwierdzają się do ścian komórek gospodarza. W tym celu rozciągają się lub spłaszczają. Zaobserwowano, że przegrody w strzępkach nie zawsze są ustawione pod kątem 90°. Ustawienie ukośne jest dowodem asymetrycznego wydłużania się przeciwnych ścian, kiedy z powodu przytwierdzenia do podłoża strzępka z jednej strony została poddana rozciąganiu (CHRISTENSEN i współaut. 2008). Budowa strzępek jest silnie związana z wiekiem tkanek otaczających, czyli pozostaje pod wpływem gospodarza. W trawach o aktywnym wroście strefy ekspansji strzępki mają prostą ultrastrukturę: są wypełnione cytoplazmą zawierającą przede wszystkim rybosomy, mitochondria i jądra. W dojrzałych tkankach liści i/lub tkankach o grubych ścianach komórkowych cytoplazma wzbogaca się m.in. o krople lipidowe czy krystaloidy. Ponadto, strzępki w starszych liściach mogą mieć grubsze ściany i przegrody, w porównaniu ze strzępkami w liściach młodych, co wskazuje, że synteza ścian nie ogranicza się, jak u innych gatunków, tylko do części wierzchołkowych, ale również zachodzi lokalnie (CHRISTENSEN i współaut. 2008).

Obserwacje *Epichloë festucae* w życicy trwałej (*Lolium perenne* L.) wykazały, że wzrost endofita w roślinie wymaga tworzenia odpowiednich struktur (BECKER i współaut. 2016). Strzępki znajdujące się bezpośrednio pod skórą (epidermą) wytwarzają expresoria, które umożliwiają penetrację skórki liścia. Endofit nie uszkadza mechanicznie rośliny, lecz wymusza przebudowę blaszki środkowej epidermy, co zmniejsza jej grubość. Zjawisko to potwierdza brak doniesień o naruszeniu ścian komórkowych w skórze. W efekcie grzyb wydostaje się na powierzchnię i rozrasta się w obrębie pochwy i blaszki liściowej (BECKER i współaut. 2016). *Epichloë festucae* może rozrastać się powierzchniowo, kolonizując zarówno górną, jak i spodnią stronę blaszki liściowej. Przedstawione mechanizmy wzrostu wskazują, że gatunek ten można określić jako endo- i epifityczny.

ODPORNOŚĆ SIECI

Nieregularna sieć grzybni jest narażona na zmienne warunki środowiskowe, uszkodzenia mechaniczne i atak ze strony zwierząt. Dlatego tak ważna dla przeżycia jest odporność sieci, którą naukowcy badają dwoma technikami. Pierwsza, to badanie *in silico*, które polega na manipulacji według określonych reguł połączeniami w sieciach cyfrowych. Druga, *in vivo*, dotyczy sprawdzania, jak żywa sieć reaguje na kontakt z różnymi bezkręgowcami. Przetrwanie sieci zależy od preferowanej przez dany gatunek wewnętrznej architektury i od zdolności do tworzenia nowych połączeń w rejonach uszkodzonych (HEATON i współaut. 2012). Co ciekawe, charakterystyczna dla sieci jest także selektywna utrata drobnych i osłabionych połączeń (HEATON i współaut. 2012).

ROLA PODSTAWOWA SIECI: ZDOBYCIE POKARMU

Grzyby, jako organizmy cudzożywne (osmotroficzne), samodzielnie nie wytwarzają niezbędnej do życia energii i materii, ale są w pełni uzależnione od dostępności materiału (organicznego, żywego, martwego) z zewnątrz. Pokarm jest trawiony na zewnątrz ciała przez aktywne enzymy wydzielane do podłoża. Rozłożone związki wnikają w postaci płynnej do organizmu grzyba, gdzie podlegają kolejnym procesom. Grzyby, wykorzystując złożone związki organiczne, uwalniają do środowiska związki proste, które są dostępne dla roślin i zwierząt. Ponadto, w odpowiedzi na pojawienie się nowych czynników w środowisku, mogą produkować enzymy adaptacyjne, które zapewniają im ogromną plastyczność w dostosowaniu się do zmiennych warunków (BUJAKIEWICZ i współaut. 2007). Bezpośredni pobór i rozpowszechnianie związków odżywczych poprzez dyfuzję są wystarczające do lokalnego odżywiania się w środowisku obfitym w zasoby (Ryc. 2). Jeśli w środowisku heteroge-

Ryc. 2. Wokół strzępek znajdują się związki pokarmowe (a), które są trawione na zewnątrz przez wydzielane z grzybni egzoenzymy (b). Rozłożone związki wnikają do strzępek w postaci płynnej (c) i są poddawane kolejnym procesom trawienia przez endoenzymy (rys. M. Dominiak za BUJAKIEWICZ i współaut. 2007).

nicznym tylko fragment grzybni ma bezpośredni dostęp do źródła pokarmu, to pojawia się konieczność translokacji pobranych związków wzdłuż strzępek, czasem nawet na odległość kilku metrów. Translokacja związków odżywczych ma kluczowe znaczenie dla przetrwania grzybni, ponieważ strzępki rosnące w rejonie ubogim w pokarm są wspierane przez te, które znajdują się w zasobniejszej części (BOSWELL i współaut. 2002). Słabo poznany mechanizm transportu na duże odległości próbowano wyjaśnić: udziałem białek motorycznych lub elementów kurczliwych, dyfuzją przez system wakuoli, istnieniem regulowanego gradientu osmotycznego oraz przepływem masowym. W celu weryfikacji twierdzenia, że adwekcja (przepływ masowy) umożliwia translokację, badacze (HEATON i współaut. 2012) wstrzyknęli kropelki oleju do sieci i obserwowali ich ruch. Okazało się, że substancja przepływa przez strzępki z tą samą szybkością, z jaką porusza się cytoplazma i organelle, więc nie występują żadne specyficzne oddziaływania, np. związane z białkami motorycznymi. Natomiast wstrzykiwanie znakowanego węgla czy fosforanów wskazało, że przepływ na określoną odległość w danym czasie nie może być wyjaśniany jedynie przez dyfuzję (HEATON i współaut. 2012). Przyspieszenie przepływu masowego jest efektem zmian ciśnienia wewnątrz strzępki (LEW 2011). Uważa się, że może być on dominującym mechanizmem transportu dalekobieżnego w sieciach o większej powierzchni.

WYKORZYSTANIE SIECI GRZЫBOWEJ PRZEZ ROŚLINY

Od lat mykolodzy i fizjologowie zajmują się związkami grzybów z roślinami (np. TURNAU i współaut. 2001, BADRI i współaut. 2009, CHOFFNES i współaut. 2014, GORZELAK i współaut. 2015). Szeroko badane są mikoryzy arbuskularne, obejmujące około 80% wszystkich znanych roślin naczyniowych (SMITH i READ 2008). Grzyby z gromady Glomeromycota rozmnażają się bezpłciowo przez spory, produkowane na zewnątrz korzenia (lub rzadziej w korze pierwotnej korzenia). Ze spory rozwijają się strzępki grzybni, kolonizujące korzenie. Mikoryza umożliwia korzystanie przez grzyba z węglowodanów rośliny oraz dostarczanie roślinie wody i pierwiastków, np. azotu, fosforu, wapnia czy potasu (GUCWA-PRZEPIÓRA 2012). Takie połączenie grzybni z korzeniami wymaga użycia przez organizmy odpowiednich cząstek sygnałowych. Rośliny wydzielają strigolaktyny należące do hormonów roślinnych, które są sygnałem do zawiązania mikoryzy dla grzybów (BADRI i współaut. 2009). Natomiast

Ryc. 3. Schemat przedstawia komunikację pomiędzy roślinami a innymi organizmami.

Korzenie roślin wydzielają: (1) cukry i aminokwasy, które mają przyciągnąć mikroby (chemotaksja), (2) flawonoidy inicjujące interakcje mikoryzowe z grzybami, (3) kwasy alifatyczne (np. kwas jabłkowy) zwabiające bakterie strefy korzeniowej wspomagające wzrost rośliny (BADRI i współaut. 2009, zmienione).

partner grzybowy, poprzez czynniki *Myc*, aktywuje zespoły genów roślinnych, które umożliwią mu rozwój grzybni i kolonizację korzeni rośliny (GUCWA-PRZEPIÓRA 2012). Częsteczki sygnałowe roślin niosą nie tylko komunikaty dla grzybów, ale również dla innych organizmów (Ryc. 3) (BADRI i współaut. 2009). Dzięki wykorzystaniu sieci mikoryzowej rośliny komunikują się pomiędzy sobą (GORZELAK i współaut. 2015), a nawet ostrzegają przed niebezpieczeństwem (BABIKOVA i współaut. 2013). W przypadku ataku roślinożercy, rośliny wydzielają lotne związki, jak np. salicylan metylu, skutecznie odstraszające owady. Natomiast rośliny połączone za pomocą wspólnej sieci mikoryzowej mogą się „zbroić” jeszcze przed atakiem. Za pośrednictwem grzybów, otrzymują informacje o zaatakowanych sąsiadach i zbliżającym się zagrożeniu, przez co mogą uruchomić wczesne reakcje obronne jeszcze przed atakiem roślinożercy (BABIKOVA i współaut. 2013). Dodatkowo, grzyby chronią roślinę przed patogenami chorobotwórczymi. Badania SONG i współaut. (2010) wykazały, że skolonizowane przez *Glomus mossae* korzenie pomidora chronią go przed *Phytophthora parasitica* (organizm wywołujący zarazę pomidora).

WYKORZYSTANIE WIEDZY O SIECIACH GRZYBOWYCH PRZEZ CZŁOWIEKA

Rozrastające się *mycelium* tworzy skomplikowaną sieć o niezawodnym działaniu. Dzięki pokrywaniu znacznych obszarów, grzybnie mogą być stosowane przy zagospodarowaniu terenów dotkniętych problemem pustynnienia. Wchodząc w związki mikoryzowe z roślinami, strzępki łączą je w samo-

wystarczalne sieci. Sprawiają, że wzrasta ich powierzchnia wchłaniania wody, wydajniej wykorzystywane są zasoby dostępne w ubogim, heterogenicznym środowisku. Dzięki temu znacznie wzrastają szanse przeżycia młodych drzew, które w przyszłości wydadzą obfite plony. Współpraca naukowców zajmujących się różnymi dziedzinami (matematyków, fizyków, bioinformatyków, biologów) dała możliwość usprawnienia sieci komunikacyjnych. Wzorcem dla tworzenia skutecznych układów sieciowych mogą być grzybnie, które były tworzone przez naturę, bez wykorzystania znajomości reguł. Badania z wykorzystaniem saprotroficznego grzyba korownicy aksamitnej (*Phanerochaete velutina*) pokazały, że do projektowania sieci transportowych można wykorzystać jego wzorzec wzrostu. Analiza rozrostu grzybni po 9, 18, 25, 31 i 39 dniach wykazała, że dzięki selektywnym stratom i wzmocnieniom połączeń, mycelium dopasowuje się do otoczenia, by osiągnąć najbardziej pożądane właściwości dla wysoce przepustowego transportu, przy zachowaniu odporności sieci (BEBBER i współaut. 2007). Reguły dotyczące tworzenia połączeń dodatkowych, które są niezbędne w przypadku uszkodzenia głównych ciągów komunikacyjnych u grzybów, mogą dać cenne wskazówki przy usprawnieniu systemów istniejących obecnie oraz przy tworzeniu nowych.

Grzyby mogą być wykorzystywane w produkcji przedmiotów codziennego użytku, takich jak: meble, naczynia, a nawet skórzane paski i torebki. MycoWorks jest jedną z firm specjalizujących się w tzw. „mikoteksturze”. Przedsiębiorstwo zyskało popularność dzięki stworzeniu skóry z mycelium lakownicy żółtawej (*Ganoderma lucidum*). Lakownica żółtawa znana jest ze swych właściwości leczniczych jako grzyb *Reishi*, a jej owocnik stanowi nadrzewna huba. W procesie produkcji skór, do strzępek dodawane są produkty uboczne pochodzenia roślinnego. Grzybnia wzrasta w plastikowych opakowaniach umieszczonych na regałach przez około dwa tygodnie. Pożądane właściwości (np. trwałość, struktura) uzyskuje się poprzez manipulację oświetleniem, wilgotnością i substancjami odżywczymi. Uzyskany materiał jest trwały i uniwersalny (więcej na stronie: <http://www.mycoworks.com>).

WYKORZYSTANIE WŁAŚCIWOŚCI SIECI GRZYBOWYCH NA RZECZ ŚRODOWISKA PRZYRODNICZEGO

Mycelium można wykorzystać w procesie rozkładu odpadów toksycznych w środowiskach zanieczyszczonych – mykoremediacji (SINGH 2006). Strzępki czerpią energię z roz-

kładanych substancji, dzięki czemu szybko się rozrastają. Wzmocniona, np. melaniną, chitynowa ściana zapewnia im odporność na toksyny, zmienne zasolenie i ekstremalne temperatury. Dzięki wysokiej zdolności do wchłaniania, sieć idealnie spełnia swoją rolę w oczyszczaniu zdegradowanej gleby, po czym obumiera, a jej miejsce zajmują inne organizmy.

Grzyby mogą być z powodzeniem wykorzystywane jako filtry biologiczne. Potwierdza to fakt, że w bieżącym roku w VTT Technical Research Centre of Finland odnotowano 80% odzysk złota z odpadów elektronicznych (więcej na stronie: www.vttresearch.com) poprzez akumulowanie go w grzybni. Pianki i opakowania wykonane z tworzyw sztucznych (głównie polistyrenu) rozkładają się przez miliony lat. Amerykańska firma Ecovative Design, zajmująca się tworzeniem biomateriałów przyjaznych dla środowiska, pracuje obecnie nad stworzeniem opakowań, które szybko ulegną biodegradacji, a budujące je związki zostaną z powrotem włączone w zasoby ekosystemu. W tym celu odpady organiczne, np. łodygi i łuski kukurydzy, miesza się z grzybnią i poddaje inkubacji przez około 48 godzin. Po zmieleniu, mieszanka jest umieszczana w formach na 3 dni, a następnie wypalana w piecu. Uzyskany materiał jest obrabiany (cięcie, dopasowanie do pakowanych elementów). Rozkład zużytych opakowań trwa tylko kilka miesięcy. Być może grzybnię będzie można stosować w materiałach do izolacji pomieszczeń, jako materiał o wyższej odporności na ogień od obecnie wykorzystywanych pianek izolacyjnych, co zwiększy prawdopodobieństwo wydobycia się, np. z płonącego domu (więcej na stronie: www.ecovatedesign.com).

ZAKOŃCZENIE

Znaczenie grzybów w przyrodzie i gospodarce oddają słowa wybitnego amerykańskiego biologa profesora Edwarda O. Wilsona: „(...) The world depends on fungi, because they are major players in the cycling of materials and energy around the world” (Świat zależy od grzybów, ponieważ to one spełniają rolę głównych graczy w obiegu materii i energii na całym świecie). Dodając do tego dane liczbowe sugerujące, że około 90% gatunków grzybów, a co za tym idzie ich właściwości, wciąż nie zostało odkrytych, możemy jedynie przypuszczać, jak wielką rolę mogą odgrywać.

Streszczenie

Grzyby to organizmy występujące we wszystkich strefach klimatycznych, zasiedlające głównie lądy. Dzięki dopasowującym się do warunków środowiska mechanizmom wzrostu, tworzą podziemne sieci, zajmujące

znaczłą powierzchnię. W obrębie sieci rosnącej w heterogenicznym środowisku zachodzi transport związków odżywczych przez translokację długodystansową. Translokacja ma kluczowe znaczenie dla przetrwania grzybni, ponieważ strzępki rosnące w rejonie ubogim w pokarm są wspierane przez znajdujące się w części zasobniejszej. Grzyby mogą wchodzić w interakcje z innymi organizmami. Wykorzystując czynniki *Myc* aktywują zespoły genów roślinnych, co umożliwia rozwój grzybni, kolonizację korzeni rośliny, a w efekcie prowadzi do zawiązania mikoryzy. Sieci mikoryzowe wykorzystywane są przez rośliny do komunikacji i ostrzegania się przed niebezpieczeństwem. Natomiast ludzie wykorzystują właściwości sieci grzybowych m.in. do planowania przebiegu sieci komunikacyjnych, mykoremediacji czy produkcji opakowań biodegradowalnych. Przyjmując, że na świecie występuje ok. 1,5 miliona gatunków grzybów, z czego znanych jest jedynie ok. 10%, możemy przypuszczać, jak wiele ich niezwykłych właściwości pozostaje do odkrycia.

LITERATURA

- BABKOVA Z., GILBERT L., BRUCE T. J. A., BIRKETT M., CAULFIELD J. C., WOODCOCK C., PICKETT J. A., JOHNSON D., 2013. *Underground signals carried through common mycelial networks warn neighbouring plants of aphid attack*. Ecol. Lett. 16, 835-843.
- BADRI D. V., WEIR T. L., VAN DER LELIE D., VIVANCO J. M., 2009. *Rhizosphere chemical dialogues: Plant-microbe interactions*. Curr. Opin. Biotechnol. 20, 642-650.
- BEBBER D. P., HYNES J., DARRAH P. R., BODDY L., FICKER M. D., 2007. *Biological solutions to transport network design*. Proc. Royal Soc. B 274, 2307-2315.
- BECKER M., BECKER Y., GREEN K., SCOTT B., 2016. *The endophytic symbiont Epichloë festucae establishes an epiphyllous net on the surface of Lolium perenne leaves by development of an expressorium, an appressorium-like leaf exit structure*. New Phytol. 211, 240-254.
- BOSWELL G. P., JACOBS H., DAVIDSON F. A., GADD G. M., RITZ K., 2002. *Functional consequences of nutrient translocation in mycelial fungi*. J. Theor. Biol. 217, 459-477.
- BUJAKIEWICZ A., LISIEWSKA M., NITA J., 2007. *Mikologia. Przewodnik do ćwiczeń terenowych i laboratoryjnych*. Bogucki, Wydawnictwo Naukowe, Poznań.
- CHOFFNES E. R., OLSEN L. A., MACK A., 2014. *Microbial ecology in states of health and disease: workshop summary*. The National Academies Press, Washington.
- CHRISTENSEN M. J., BENNETT R. J., ANSARI H. A., KOGA H., JOHNSON R. D., BRYAN G. T., SIMPSON W. R., KOOLAARD J. P., NICKLESS E. M., VOISEY C. R., 2008. *Epichloë endophytes grow by intercalary hyphal extension in elongating grass leaves*. Fungal Genet. Biol. 45, 84-93.
- DE KROON H., VAN GROENENDAEL J., 1997. *The ecology and evolution of clonal plants*. Backhuys Publishers, Leiden.
- DOMINIAK M., PISZCZAŁKA P., LEMBICZ M., 2014. *Roślinny internet*. Wiedza i Życie 48, 36-37.
- GORZELAK M. A., ASAY A. K., PICKLES B. J., SIMARD S. W., 2015. *Inter-plant communication through mycorrhizal networks mediates complex adaptive behaviour in plant communities*. AoB Plants 7, doi: 10.1093/aobpla/plv050.
- GUCWA-PRZEPIÓRA E., 2012. *Udział mikoryzy arbustowej w procesach fitoremediacji – mikoryzoremediacja*. Wiad. Botan. 56, 5-19.

- HAWKSWORTH D. L., 1991. *The fungal dimension of biodiversity: magnitude, significance, and conservation*. Mycol. Res. 95, 641-655.
- HEATON L., OBARA B., GRAU V., JONES N., NAKAGAKI T., BODDY L., FRICKER M. D., 2012. *Analysis of fungal networks*. Fungal Biol. Rev. 26, 12-29.
- LEW R. R., 2011. *How does a hypha grow? The biophysics of pressurized growth in fungi*. Nat. Rev. Microbiol. 9, 509-518.
- MOORE D., ROBSON G. D., TRINCI A. P. J., 2011. *21st Century guidebook to fungi*. Cambridge University Press, New York.
- RUIZ HERRERA J., 1991. *Fungal cell wall: structure, synthesis and assembly*. CRC Press, Florida.
- SINGH H., 2006. *Mycoremediation: Fungal bioremediation*. John Wiley & Sons, New Jersey.
- SMITH S. E., READ D. J., 2008. *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press, London.
- SONG Y. Y., ZENG R. S., XU J. F., LI J., SHEN X., YIHDEGO W. G., 2010. *Interplant communication of tomato plants through underground common mycorrhizal networks*. PLoS One 5, e13324.
- STAMETS P., 2005. *Mycelium Running. How mushrooms can help save the world?* Teen Speed Press, Berkley.
- STUEFER J. F., GÓMEZ S., VAN MÖLKEN T., 2004. *Clonal integration beyond resource sharing: implications for defence signalling and disease transmission in clonal plant networks*. Evol. Ecol. 18, 647-667.
- TURNAU K., BERGER A., LOWE A., HAMPP R., CHALOT M., P. DIZENGREMEL P., KOTTKE I., 2001. *Carbon dioxide concentration and nitrogen input interact with the formation of glycogen and of N-containing vacuolar bodies in Amanita muscaria-Picea abies mycorrhizas*. Tree Physiol. 21, 93-99.
- WHITNEY K. D., 1989. *Systems of biomineralization in the fungi. [W:] Origin, evolution, and modern aspects of biomineralization in plants and animals*. CRICK R. E. (red.). Springer Science+Business Media, New York, 433-441.

KOSMOS Vol. 67, 2, 313-318, 2018

MARTYNA DOMINIAK, MARLENA LEMBICZ

Department of Plant Taxonomy, Faculty of Biology, Adam Mickiewicz University in Poznań, Umultowska 89, 61-614 Poznań,
E-mail: martyna.dominiak@amu.edu.pl

FUNGAL NETWORKS – STRUCTURE, FUNCTION AND USE BY HUMANS

Summary

Fungi are mostly terrestrial organisms occurring in all climatic zones. Thanks to the growth mechanisms that are adaptable to environmental conditions, they form underground networks covering large areas. Within a network that grows in heterogenic environment, nutrients are allocated through a long-distance translocation. Translocation is of a key importance for mycelium survival, because hyphae growing in a nutrient-poor place are supported by hyphae from a nutrient-rich area. Fungi may also enter into interactions with other organisms. Using Myc factors, they activate plant gene complexes, which enables the development of mycelium and colonization of plant roots leading to the development of mycorrhiza. Mycorrhizal networks are used by plants to communicate and warn each other of a danger. In turn, humans use the characteristics of fungal networks, among others, to design the flow of communication systems, for myco-remediation and production of biodegradable packing materials. Assuming that about 1.5 mln of fungal species occur in the world, out of which only some 10% are known, we can only presume how many unusual properties of fungi remain still undiscovered.

Key words: fungal network, long-distance translocation, mycorrhiza