PATRYK KOMUR, PIOTR MLECZKO

*Instytut Botaniki
Uniwersytet Jagielloński w Krakowie
Gronostajowa 3, 30-387 Kraków
E-mail: patryk.komur@doctoral.uj.edu.pl*

POWIĄZANIA POMIĘDZY GRZYBAMI PODZIEMNYMI A MAŁYMI SSAKAMI

WSTĘP

W świecie przyrody istnieje wiele powiązań pomiędzy różnorodnymi organizmami, często bardzo daleko ze sobą spokrewnionymi. Pomimo tej ewolucyjnej odległości mają one nierzadko bardzo duży wpływ na siebie. Jednym z przykładów tego typu relacji jest mykofagia.

Mykofagia jest to odżywanie się zwierząt grzybnią i tworzonymi przez nią strukturami, np. owocnikami. Zjawisko to występuje powszechnie w przyrodzie i charakteryzuje różnorodne grupy organizmów: mięczaki, owady, gady, ptaki i ssaki (FOGEL i TRAPPE 1978, SIMPSON 1998, PABIS 2008, SUTHERLAND i PARRELLA 2009, COOPER i VERNES 2011, URBAN 2016).

FOGEL i TRAPPE (1978) wyróżniają kilka rodzajów mykofagii, w zależności od znaczenia owocników grzybów w diecie zwierząt:

- mykofagia obligatoryjna,
- mykofagia fakultatywna,
- mykofagia przypadkowa.

Pozornie proste zjawisko, jakim jest spożywanie owocników grzybów hypogeicznych przez zwierzęta, kryje w sobie o wiele bardziej skomplikowaną sieć powiązań. Przykładem są relacje pomiędzy grzybami podziemnymi a drobnymi ssakami, np. przedstawicielami gryzoni, owadożernych i torbaczy.

GRZYBY PODZIEMNE

DEFINICJA

Grzyby podziemne (hypogeiczne) to sztuczna i polifiletyczna (obejmująca niespo-

krewnione ze sobą gatunki) grupa ekologiczna, w skład której wchodzi gatunki grzybów podstawkowych (gromada Basidiomycota), workowych (Ascomycota) i grzybów sprężniowych (Mucoromycota). Grzyby te charakteryzuje wytwarzanie makroskopowych, gasteroidalnych, czyli zamkniętych, owocników (sporokarpów) otoczonych ścianą (perydium), która zabezpiecza je przed niekorzystnym wpływem otaczającego środowiska, głównie przed wysychaniem (HAWKER 1954, PEGLER i współaut. 1993, MONTECCHI i SARASINI 2000, HIBBETT 2007). Cechą definiującą gatunek grzyba jako podziemny jest rozwój i dojrzewanie owocników w glebie. Szczególnie ta druga cecha jest istotna, ponieważ większość gatunków grzybów wielkoowocnikowych wykształca owocniki w podłożu. Dotyczy to również grzybów naziemnych (epigeicznych), jednak w ich przypadku dojrzewanie owocników następuje na powierzchni gleby. Do grzybów hypogeicznych zalicza się czasem gatunki tworzące owocniki jedynie częściowo zagłębione w glebie, np. z rodzaju *Rhizopogon* (piestrówka), ale trwale pozbawione zdolności aktywnego rozprzestrzeniania zarodników (MONTECCHI i SARASINI 2000, LESSØE i HANSEN 2007).

EWOLUCJA

Hypogeiczność jest cechą, która wyewoluowała niezależnie w różnych grupach grzybów (LESSØE i HANSEN 2007, OBERWINKLER 2012). U podziemnych grzybów workowych owocniki gasteroidalne powstały na dwóch różnych drogach. Owocniki rodzajów z rzędu Eurotiales, np. *Elaphomyces* (jeleniak), wyewoluowały bezpośrednio jako sporokarpy

Słowa kluczowe: dieta zwierząt, grzyby hypogeiczne, mykofagia, rozprzestrzenianie zarodników, sieci ekologiczne

Ryc. 1. Owocnik *Tuber mesentericum*. Skala: 1 cm. Fot. M. Kozak.

gasteroidalne, tzw. kleistotecja. Drugą, częstszą drogą było stopniowe przekształcanie się otwartych owocników naziemnych (apotecjów). Proces ten przebiegał poprzez stopniowe fałdowanie hymenium (warstwy worków oraz płonnych strzępek, tzw. warstwa rodzajna), wraz z całkowitym jego zamknięciem wewnątrz owocnika otoczonego ścianą, czyli perydium. Najbardziej znanymi przykładami grzybów, których owocniki powstały w ten sposób, są gatunki z rodzaju *Tuber* (trufia) (Ryc. 1) z rzędu Pezizales (ŁAWRYNOWICZ 1988, BONITO i SMITH 2016).

Grzyby podstawkowe przystosowywały się do podziemnego środowiska poprzez przekształcenia różnego typu owocników naziemnych o otwartym hymenium. Proces ten następował niezależnie w różnych grupach tych grzybów (PEINTNER i współaut. 2001, BINDER i HIBBET 2006, HOSAKA i współaut. 2006, OBERWINKLER 2012). Takim przekształceniom ulegały np. owocniki kapeluszowate. Stopniowo traciły one zdolność do rozprostowywania się kapelusza, przy jednoczesnym fałdowaniu hymenoforu (czyli części, na której wykształca się hymenium, np. blaszek lub rurek) oraz redukcji trzonu, najczęściej aż do jego całkowitego zaniku. Etapy po-

Ryc. 2. Owocnik *Octaviania mutabilis*. Skala: 1 cm. Fot. M. Kozak.

Ryc. 3. Owocnik *Gautieria trabutii*. Skala: 1 cm. Fot. M. Kozak.

średnie tego procesu można obecnie zaobserwować u grzybów o tzw. owocnikach sekotioidalnych (THIERS 1984). Przykładami grzybów podziemnych, które powstały na takiej drodze, są rodzaje *Chamonixia* (borowiczka), *Octaviania* (podziemka) (Ryc. 2), *Hymenogaster* (podziemniaczek), *Thaxterogaster* (PEINTNER i współaut. 2001, ORIHARA i SMITH 2017). Podstawkowe grzyby hypogeiczne mogły powstawać również poprzez przemiany innego typu owocników, np. krzaczkowatych (rodzaj *Gautieria*, wnętrznica) (Ryc. 3) (GIACHINI i współaut. 2010).

Prawdopodobnie głównym czynnikiem, który przyczynił się do powstania owocników hypogeicznych były suche warunki klimatyczne. Grzyby tworzące owocniki o odsłoniętym hymenium w suchych siedliskach były narażone na utratę wody przez najbardziej wrażliwą na wysychanie warstwę hymenialną. W takich okolicznościach dobór naturalny został ukierunkowany na formy tworzące owocniki bardziej odporne na suszę, czyli o hymenium zamkniętym we wnętrzu owocnika, oraz na ich rozwój w glebie, gdzie panują bardziej stabilne warunki. Hypogeiczność mogła również powstać jako przystosowanie do życia w szybko wysychającym i twardym podłożu. Owocniki mogły dojrzewać i wytwarzać zarodniki bez potrzeby przebijania się na powierzchnię gleby (THIERS 1984, LESSØE i HANSEN 2007).

EKOLOGIA I GRUPY TROFICZNE

Grzyby hypogeiczne są szeroko rozprzeszczone na zróżnicowanych klimatycznie obszarach i w różnych zbiorowiskach roślinnych, przede wszystkim leśnych, rzadziej na terenach bezleśnych (ŁAWRYNOWICZ 1988, PEGLER i współaut. 1993, MONTECCHI i SARASINI 2000). W strefie klimatu umiarkowanego najbardziej odpowiednim typem siedliska dla grzybów podziemnych są stare, nieużytkowane i niezagospodarowane lasy. W lasach młodych i gospodarczych różnorodność ga-

tunkowa grzybów podziemnych i produkcja ich owocników może być znacznie mniejsza (COLGAN i współaut. 1999, LUOMA i współaut. 2004). Pomimo tego grzyby podziemne można spotkać nawet w takich miejscach jak uprawy ziemniaków, truskawek i pieczarek, w szklarniach czy w pojemnikach z roślinami doniczkowymi (ŁAWRYNOWICZ 1988). Wiele gatunków występuje na terenach suchych, na których prawdopodobnie wyewoluowały, np. półpustyniach i zaroślach śródziemnomorskich (MONTECCHI i SARASINI 2000).

Czynnikami edaficznymi, które warunkują występowanie i obfitość owocnikowania grzybów podziemnych są: zasobność gleby, obecność węglanu wapnia, pH, a także grubość i jakość ściółki (CLARIDGE i współaut. 2000, GRYNDLER i współaut. 2017). Większość grzybów podziemnych, w szczególności grzybów workowych, preferuje gleby lekkie, wilgotne, wapienne o odczynie lekko zasadowym (HAWKER 1954, ZAMBONELLI i współaut. 2017). Niektóre grzyby podziemne występują jednak na glebach o odczynie kwaśnym, np. pewne gatunki z rodzaju *Elaphomyces* (ŁAWRYNOWICZ 1988). Część gatunków nie ma preferencji co do odczynu gleby i można je spotkać zarówno w lasach liściastych o glebie zasadowej, jak i w lasach iglastych o glebie kwaśnej (ŁAWRYNOWICZ 1988, MONTECCHI i SARASINI 2000, GRYNDLER i współaut. 2017). Mimo że jest to grupa ekologiczna wysoce wyspecjalizowana, grzyby podziemne można spotkać na wszystkich kontynentach na Ziemi, z wyjątkiem Antarktydy (HOSAKA i współaut. 2008, BONITO i SMITH 2016).

Przeważająca większość grzybów podziemnych to organizmy mikoryzowe, tworzące mutualistyczne związki z roślinami, głównie drzewami, ale również z krzewami, krzewinkami i roślinami zielnymi. Głównym typem tworzonej przez grzyby hypogeiczne mikoryzy jest ektomikoryza (JUMPPONEN i współaut. 2004, RINALDI i współaut. 2008, TEDERSOO i współaut. 2010, TEDERSOO i SMITH 2013). Część z nich wchodzi również w symbiozę endomikoryzową ze storczykami, np. z rodzajów *Epipactis* czy *Cephalanthera*. Przykładami takich grzybów są rodzaje *Tuber* i *Hymenogaster* (OUANPHANIVANH i współaut. 2008). Grzyby hypogeiczne znacznie rzadziej prowadzą saprotroficzny tryb życia, przykładami są rodzaje *Sclerogaster* (piestronnik), *Radiigera* czy *Gastrosporium* (wnętrzniaćzek) (PEGLER i współaut. 1993, RINALDI i współaut. 2008, TEDERSOO i współaut. 2010).

WARTOŚCI ODŻYWCZE OWOCNIKÓW GRZYBÓW PODZIEMNYCH

Owocniki grzybów podziemnych zawierają szereg składników odżywczych, które mogą być dostępne dla konsumujących je zwie-

rząt. Na przykład, skład chemiczny owocników trufli ciemnozarodnikowej (*Tuber melanosporum*) jest następujący (FOGEL i PECK 1975): 75-79,2% woda, 16,6% związki azotu, 7,6% białka, 6,4% polisacharydy strukturalne (włókniste), 1,9% związki mineralne, 0,5% tłuszcze. Związki te występują w owocnikach w większych stężeniach niż w nasionach, orzechach lub owocach (FOGEL i TRAPPE 1978). Sucha masa owocników trufli występujących w rejonach pustynnych zawierała nawet do 30% białka (WANG i MACRONE 2010). Stosowane przez niektóre drobne ssaki, np. część wiewiórek z Ameryki Północnej, suszenie owocników, prowadzi do uzyskania pokarmu, w którym procentowy udział substancji odżywczych znacząco rośnie (FOGEL i PECK 1975, FOGEL i TRAPPE 1978, MASER i współaut. 1978). W przypadku owocników trufli ciemnozarodnikowej stężenie tłuszczów, substancji istotnych w diecie małych ssaków, wzrasta po wysuszeniu z 0,2-0,5% (w świeżych owocnikach) do około 2,5% (FOGEL i PECK 1975). Dodatkowo, suszenie może zapobiegać zainfekowaniu owocników przez bakterie i grzyby saprotroficzne (ZAMBONELLI i współaut. 2017). Owocniki różnych gatunków trufli zawierają substancje antywirusowe, antybakteryjne, o działaniu hepatoprotekcyjnym, przeciwwgorączkowym, przeciwrakowym czy antyoksydacyjnym, np. fenole (WANG i MACRONE 2010, VILLARES i współaut. 2012, BEARA i współaut. 2014). W spożywanych owocnikach, oprócz wymienionych związków, są także wolne aminokwasy (występujące w wyższych stężeniach niż w pokarmie roślinnym), witaminy takie jak: biotyna, kwas pantotenowy (witamina B5), ryboflawina, niacyna czy witamina D (występująca w większych stężeniach niż w tłuszczu rybim) (DUBAY i współaut. 2007, WALLIS i współaut. 2010). W owocnikach grzybów podziemnych znajdują się też konieczne do prawidłowego funkcjonowania organizmu zwierzęcego związki metali np. miedzi, cynku, magnezu, wapnia, potasu i żelaza (DUBAY i współaut. 2007, ORCZAN i współaut. 2012). Stężenie żelaza w owocnikach niektórych trufli może osiągać wartości nawet 180 razy większe niż w szpilkach sosny, które stanowią uzupełnienie diety gryzoni w okresach niedoboru pokarmu (FOGEL i TRAPPE 1978). ORCZAN i współautorzy (2012) stwierdzili znaczące różnice w zawartości metali u różnych gatunków grzybów podziemnych (wysokie wartości stwierdzono w owocnikach rodzaju *Tuber*). Natomiast wszystkie badane przez nich owocniki grzybów hypogeicznych charakteryzowały się niskim stężeniem metali toksycznych, np. kadmu czy kobaltu, w porównaniu do owocników grzybów epigeicznych.

Ryc. 4. Zarodniki *Elaphomyces asperulus*. Skala: 10 µm. Fot. P. Komur.

Wartości odżywcze grzybów podziemnych są najczęściej niższe od innego pokarmu, takiego jak owoce czy nasiona, ale mogą stanowić pokarm lepiej przyswajalny dla gatunków przystosowanych do ich regularnej konsumpcji (CLARIDGE i współaut. 1999). Niektóre torbacze, np. przedstawiciele rodzaju *Bettongia*, mają układ pokarmowy przystosowany do trawienia grzybów, co zwiększa przyswajalność związków pokarmowych z owocników (MCLWEE i JOHNSON 1998, LUOMA i współaut. 2003). Również cektotrofia (rodzaj koprofagii; zjadanie tzw. odchodów nocnych), praktykowana przez niektóre zające może prowadzić do lepszego wykorzystania składników odżywczych zawartych w owocnikach grzybów podziemnych (URBAN 2016). Badania przeprowadzone przez DUBAY i współautorów (2007) wykazały, że amerykańskie wiewiórki i nornice przyswajają nawet ponad 70% substancji odżywczych z owocników grzybów podziemnych. CLARIDGE i CORK (1994) podają, że australijskie kanguroszcury przyswajają 72% azotu z owocników grzybów podziemnych z rodzajów *Rhizopogon* i *Mesophellia* oraz od 76 do 93% energii zawartej w owocnikach tych grzybów. W przeciwieństwie do wspomnianych grzybów, powszechnie występujące grzyby z rodzaju *Elaphomyces* (Ryc. 4) stanowią pokarm mało wartościowy. Około 80% azotu znajduje się w niestrawialnych zarodnikach, a z pozostałych 20% tylko połowa jest przyswajana. W tym przypadku żywiące się tym grzybem amerykańskie wiewiórki z rodzaju *Spermophilus* spożywają jedynie ścianę owocnika (CORK i KENAGY 1989). Duża konsumpcja grzybów hypogeicznych jest najczęściej związana z ich sezonowym i masowym pojawianiem się, szczególnie w okresach, w których brak innego, wysokokalorycznego pokarmu (LUOMA i współaut. 2003, VERNES

i TRAPPE 2007, REMICK 2015). Dla większości drobnych ssaków żywiących się grzybami podziemnymi dieta mieszana, składająca się z owocników tych grzybów oraz pokarmu roślinnego, jest optymalna (DUBAY i współaut. 2007, WALLIS i współaut. 2010).

BIOLOGICZNA I EKOLOGICZNA ROLA RELACJI POMIĘDZY MAŁYMI SSAKAMI A GRZYBAMI PODZIEMNYMI

ROLA MAŁYCH SSAKÓW W BIOLOGII GRZYBÓW PODZIEMNYCH

W porównaniu do grzybów naziemnych, grzyby hypogeiczne mają mniejsze możliwości rozprzestrzeniania zarodników. Jest to efekt środowiska, w którym rozwijają się ich owocniki. W procesie ewolucji owocników gasteroidalnych z form naziemnych i otwartych, uwstecznieniu uległy mechanizmy aktywnego odrzucania zarodników, które w środowisku podziemnym nie mogłyby funkcjonować (THIERS 1984, LESSØE i HANSEN 2007). Na przykład u grzybów workowych z rzędu Pezizales worki z jednotunikowych wieczkowych, charakterystycznych dla tej grupy, otwierających się wieczkiem i wyrzucających zarodniki pod wpływem ciśnienia wewnętrznego, przekształciły się w worki wtórnie prototunikowe (nie otwierające się) (Ryc. 5). W przypadku grzybów podstawkowych zarodniki z aktywnie odrzucanych ze sterygm balistospor przekształciły się w statismospory, które utraciły mechanizmy aktywnego odrzucania (Ryc. 6–8).

Zarodniki grzybów podziemnych mogą wydostać się z owocników po ich mechanicznym uszkodzeniu lub biologicznym rozkładzie. W takich sytuacjach jedyną drogą ich migracji jest bierny transport wraz z roztworem glebowym. Jednak grzyby te wykształciły również sposoby, które umożliwiły

Ryc. 5. Zarodniki *Tuber mesentericum*. Skala: 10 µm. Fot. P. Komur.

Ryc. 6. Zarodniki *Leucogaster nudus*. Skala: 10 μ m. Fot. P. Komur.

im rozprzestrzenianie w środowisku na dal-
sze odległości. Są nimi relacje z organizma-
mi żywiącymi się owocnikami grzybów (FO-
GEL i TRAPPE 1978, TRAPPE i CLARIDGE 2005,
CLARIDGE i TRAPPE 2005). Mykofagia odgrywa
kluczową rolę w zasiedlaniu nowych terenów
przez grzyby podziemne (CÁZARES i TRAPPE
1994, FRANK i współaut. 2009a). Wektorami
zarodników są: owady (muchówki, chrząsz-
cze, gąsienice motyli), drobne stawonogi,
mięczaki, gady, ptaki (np. australijskie emu),
a także ssaki: w Australii torbacze, na pół-
nocnej półkuli dziki, jelenie, łosie, ryjówki
i przede wszystkim gryzonie należące głów-
nie do rodzin myszowatych, chomikowatych
i wiewiórkowatych (SIMPSON 1998, ORROCK
i PAGELS 2001, FRANK i współaut. 2009b,
VERNES i TRAPPE 2007, SUTHERLAND i PAR-
RELLA 2009, COOPER i VERNES 2011, PIATTO-
NI i współaut. 2012, SCHICKMANN i współaut.
2012, URBAN 2016). Spożycie owocników za-
pewnia organizmowi wektorowemu substan-
cje odżywcze i wodę, natomiast niestrawio-
ne spory są wydalane wraz z odchodami na
nowych terenach (JOHNSON 1996, TRAPPE i
CLARIDGE 2005, URBAN 2016). Ssacza my-
kofagia odgrywa szczególnie ważną rolę w
dyspersji zarodników grzybów ze względu na
relatywnie duże dystanse pokonywane przez
te zwierzęta, ich sezonowe migracje czy duży
zasięg własnego terytorium (FOGEL i TRAP-
PE 1978, REDDELL i współaut. 1997, TERON
i HUTCHINSON 2013). Zarodniki niektórych
gatunków grzybów podziemnych prawdopo-
dobnie wymagają przejścia przez przewód
pokarmowy zwierząt, aby mogły wykiełkować

Ryc. 7. Zarodniki *Hymenogaster citrinus*. Skala: 10 μ m. Fot. W. Kędzior.

Ryc. 8. Zarodniki *Rhizopogon roseolus*. Skala: 10 μ m. Fot. P. Komur.

(CLARIDGE i współaut. 1999, COLGAN i CLA-
RIDGE 2002, LUOMA i współaut. 2003, CALD-
WELL i współaut. 2005). Stwierdzono np., że
zarodniki *Rhizopogon vinicolor* po przejściu
przez układ pokarmowy gryzoni z rodzajów
nornica (*Clethrionomys*), assapan (*Glauco-
mys*) i pręgowiec (*Tamias*) charakteryzowały
się zwiększoną aktywnością metaboliczną w
stosunku do zarodników pochodzących bez-
pośrednio z owocników (COLGAN i CLARIDGE
2002). Zawarte w sokach trawiennych sub-
stancje mogą nadtrawiać ściany zarodników,
natomiast obecne w odchodach substan-
cje odżywcze wspomagają rozwój rosnących
strzępek (TRAPPE i współaut. 2005). Istnieje
niewiele dowodów na poparcie tych tez, np.
badania wpływu przejścia przez przewód po-
karmowy dzika na ściany zarodników tru-
fli (PIATTONI i współaut. 2012). Stwierdzono
natomiast, że zarodniki niektórych grzybów
podziemnych obecne w odchodach gryzo-
ni są zdolne do wykiełkowania, a powstała

grzybnia do tworzenia związków mikoryzowych z korzeniami drzew, np. grzyby z rodzaju *Rhizopogon* (COLGAN i CLARIDGE 2002). Potrzebne są jednak kolejne badania i doświadczenia obejmujące większe spektrum gatunków drobnych ssaków i grzybów, żeby stwierdzić na ile przejście przez przewód pokarmowy zwierzęcia jest konieczne dla kiełkowania zarodników.

ROLA GRZYBÓW PODZIEMNYCH W BIOLOGII MAŁYCH SSAKÓW

Owocniki grzybów hypogeicznych nie- rzadko odgrywają istotną rolę w diecie ma- łych ssaków (MEYER i współaut. 2005). Są one pokarmem dostępnym tylko dla zwierząt przystosowanych do ich poszukiwania, co zmniejsza w środowisku konkurencję o ten typ pokarmu (FOGEL i TRAPPE 1978, ZABEL i WATERS 1997). Badania ORROCK i współ- autorów (2003) pokazały jednak, że gatun- ki, których preferencje pokarmowe są zbliżo- ne, konkurują ze sobą o owocniki grzybów podziemnych. Stwierdzono, że w okresach zwiększonej liczebności populacji północno- amerykańskiej myszy *Peromyscus manicula- tus* udział owocników grzybów podziemnych w diecie innej myszy, *Napaeozapus insignis*, spada. Gryzonie, np. niektóre myszy, wie- wiórki i nornice, traktują niekiedy owocni- ki jako jedno z głównych źródeł pokarmu, szczególnie w sezonach przed i po hiberna- cji oraz w okresach braku innego, wysoko- kalorycznego rodzaju pożywienia czy też w sytuacji dużej obfitości owocników (RHOADES 1986, BENNETT i BAXTER 2010). Na przykład u rodzaju *Tamias* z rodziny wiewiórkowa- tych, żyjącego na terenie Ameryki Północnej,

grzyby hypogeiczne mogą stanowić do 72% (FOGEL i TRAPPE 1978), a u rodzaju *Glauc- omys* nawet ponad 90% przyjmowanego pokarmu, szczególnie w okresach późnego lata (SMITH 2007, VERNES i współaut. 2004). Eksperyment przeprowadzony przez ZABEL i WATERS (1997) pokazał, że latające wiewiór- ki *Glaucmys sabrinus*, mając dostęp do różnego rodzaju pokarmu, np. nasion jodły, porostów epifitycznych i grzybów, wybierają owocniki grzybów podziemnych. W Europie głównymi konsumentami owocników grzybów podziemnych są gryzonie z rodzajów nor- nica (Ryc. 9) i mysz (*Apodemus*) (Ryc. 10) (KATARŻYTĘ i KUTORGA 2011, SCHICKMANN i współaut. 2012). Warto zwrócić uwagę, że przedstawiciele rodzaju *Clethrionomys* zarów- no w Europie, jak i w Ameryce Północnej spożywają duże ilości różnorodnych grzybów hypogeicznych (FRANK i współaut. 2009b, SCHICKMANN i współaut. 2012). Wartości od- żywcze grzybów podziemnych są wprawdzie znacząco niższe od pokarmu roślinnego, np. owoców czy nasion, jednak ich wysokie spo- życie w pewnym stopniu może równoważyć te różnice. Badania na temat udziału grzy- bów podziemnych w diecie małych ssaków na terenie Europy nie są liczne. Objęły one rejony doliny Dunaju w Austrii i lasy nizin- ne na Litwie. W odchodach wszystkich gryzo- ni (nornica ruda *Clethrionomys glareolus*, mysz leśna *Apodemus flavicollis* i zaroślowa *A. sylvaticus*, nornik bury *Microtus agre- stis*, popielica szara *Glis glis*) oraz owado- żernych (ryjówka aksamitna *Sorex araneus*, r. górską *S. alpinus*, r. malutka *S. minutus*) odłowionych w Austrii stwierdzono obecność zarodników grzybów podziemnych należą- cych łącznie do 14 taksonów (SCHICKMANN i współaut. 2012). Badania z Litwy wykazały natomiast obecność w diecie zwierząt z ro- dzajów *Clethrionomys*, *Apodemus* i *Sorex* za- rodników 9 taksonów grzybów podziemnych (KATARŻYTĘ i KUTORGA 2011). Warto zazna-

Ryc. 9. Nornica ruda (*Clethrionomys glareolus*) konsumująca owocnik grzyba podziemnego. Fot. J. Kapusta.

Ryc. 10. Mysz leśna (*Apodemus flavicollis*). Fot. P. Komur.

czyć, że zwierzęta były bardzo efektywne w odnajdywaniu grzybów podziemnych; poszukiwania owocników przez badaczy podczas prowadzonych badań wykazały obecność jedynie 6 gatunków tych grzybów (KATARŽYTĖ i KUTORGA 2011).

Spożywanie grzybów podziemnych ma nierzadko znaczący wpływ na populację gryzoni, np. PYARE i LONGLAND (2002) oraz SMITH (2007) notowali wzrost populacji amerykańskiej latającej wiewiórki *Glaucomys sabrinus* w latach obfitości sporokarpów. Liczebność owocników grzybów podziemnych ma wpływ na wielkość populacji australijskich torbaczy z rodzaju *Bettongia*, dla których grzyby te stanowią istotny składnik diety. Tworzenie się hypogeicznych owocników (np. z rodzaju *Hysterangium*) w lasach eukaliptusowych było ściśle związane z opadami deszczu; tak więc w przypadku suszy czy później, do momentu wykształcenia owocników, torbacze te są zmuszone do żywienia się pokarmem zastępczym, co w efekcie prowadzi do spadku liczebności zwierząt (ABELL-DAVIS 2008). Niektóre drobne ssaki przed snem zimowym spożywają duże ilości owocników różnorodnych grzybów, w tym hypogeicznych, w celu dostarczenia do organizmu większej dawki energii, np. w postaci lipidów, aby zwiększyć szanse na przetrwanie okresów chłodu i hibernacji (FOGEL i TRAPPE 1978, GĘBCZYŃSKA i współaut. 1989). Wyższe spożycie grzybów podziemnych może występować w okresach niedoborów wody, kiedy małe ssaki poszukują alternatywnych jej źródeł w postaci np. bogatych w nią owocników. Dotyczy to zarówno terenów suchych, jak i relatywnie wilgotnych (np. lasy), gdzie w miejscu swego występowania małe ssaki nie mają dostępu do zwykłych źródeł wody, takich jak stawy, strumienie czy kałuże (LUOMA i współaut. 2003, SMITH 2007).

MECHANIZMY ODNAJDYWANIA OWOCNIKÓW GRZYPÓW PODZIEMNYCH

Ssaki, dla których grzyby podziemne stanowią źródło pokarmu, mają szereg cech, które ułatwiają im wyszukiwanie, zdobywanie i spożywanie owocników. Umiejętnością taką jest np. zdolność do kopania, przydatna w wydobywaniu owocników spod ziemi (FOGEL i TRAPPE 1978). Owocniki grzybów hypogeicznych często jednak znajdują się płytko pod powierzchnią gleby czy wręcz mogą częściowo wystawać przykryte ściółką, co ułatwia ich wydobywanie i nie wymaga daleko idącej specjalizacji. Kolejną cechą jest zdolność do wyczuwania zapachów wydzielanych przez znajdujące się pod powierzchnią ziemi owocniki grzybów i grzybnie (FOGEL i TRAPPE 1978, PYARE i LONGLAND 2001, URBAN 2016). Przykładami wyczuwanych

przez ssaki substancji jest siarczek dimetylu i jego pochodne produkowane przez rodzaje *Tuber*, *Octaviania* czy *Hymenogaster* oraz występujące w rodzaju *Gautieria* 1,3-oktadien i 3,7-dimetyl-1,6-oktadien-3-ol (PYARE i LONGLAND 2001, D'AURIA 2008). W eksperymencie przeprowadzonym przez PYARE i LONGLANDA (2001), 19 z 30 zakopanych, wydzielających zapach (zbliżony do zapachu owoców) owocników *Gautieria* w ciągu 20 godzin zostało odnalezionych przez wiewiórki. Substancje zapachowe wydzielane przez owocniki grzybów podziemnych mogą mieć również działanie zwabiające, ale równocześnie wprowadzające gryzonia w błąd. Na przykład zapach *Tuber melanosporum* przypomina zwierzęce hormony płciowe (LUOMA i współaut. 2003). Dodatkowo, owocniki trufli zawierają anandamidy, substancje o charakterze narkotycznym, mogące stanowić dodatkową zachętę do ich poszukiwania (PACIONI i współaut. 2015). Zwraca uwagę fakt, że zapach owocników np. *Tuber borchii* staje się coraz silniejszy wraz ze wzrostem liczby dojrzałych zarodników, co może zabezpieczać owocniki przed zbyt wczesnym ich spożyciem (FOGEL i TRAPPE 1978, SPLIVALLO i współaut. 2012). Ssaki prawdopodobnie mogą odnajdywać owocniki grzybów hypogeicznych również dzięki specyficznym ścieżkom zapachowym stworzonym przez grzybnie (TRAPPE i współaut. 2005, SMITH 2007). Niektóre badania wskazują, że ssaki mogą również rozpoznawać mikrosiedliska charakterystyczne dla konkretnych, zjadanych przez siebie grzybów (PYARE i LONGLAND 2002), a także zapamiętywać miejsca występowania owocników grzybów znajdujących przez nie w poprzednim sezonie (PYARE i LONGLAND 2001).

RELACJE POMIĘDZY MAŁYMI SSAKAMI, GRZYPAMI PODZIEMNYMI, DRZEWAMI I DRAPIEŻNIKAMI

Małe ssaki i grzyby podziemne są częścią skomplikowanych sieci współzależności obejmujących także inne grupy organizmów. Mykofagiczne gryzienie stanowią pożywienie drapieżników (LUOMA i współaut. 2003, LEHMKUHL i współaut. 2004, MEYER i współaut. 2005, URBAN 2016). Zarodniki zjedzone przez gryzienie dostają się więc do przewodów pokarmowych zwierząt drapieżnych, skąd uwalniane są wraz z odchodami. Ponieważ odległości pokonywane przez te zwierzęta są większe, zarodniki mogą zostać rozprzestrzenione na dalsze odległości. Również środowisko przewodu pokarmowego drapieżników znacząco różni się od przewodu pokarmowego małych ssaków, co także może wpływać na przechodzące przez nie zarodniki (URBAN 2016).

Jak wspomniano, grzyby podziemne to w zdecydowanej większości symbionty mikoryzowe, zwłaszcza drzew. Gryzonie, oraz prawdopodobnie drapieżniki, przenosząc zarodniki grzybów podziemnych mają zatem wpływ na dystrybucję grzybní mikoryzowej w obrębie zbiorowisk leśnych i na lokalną różnorodność grzybów mikoryzowych. Z drugiej strony stwierdzono, że gryzonie mogą również przenosić zarodniki grzybów poza tereny leśne, na których dostępność inokulów grzybów mikoryzowych jest ograniczona (CÁZARES i TRAPPE 1994, FRANK i współaut. 2009a, VERNES i DUNN 2009). FRANK i współaut. (2009a) wykazali, że odchody zwierząt odłowionych 35 m od pnia *Quercus garryana* zawierały liczne zarodniki grzybów podziemnych, podczas gdy grzybnia mykoryzowa związana z korzeniami tego dębu sięgała najwyżej 5 metrów od jego pnia. Autorzy stwierdzili też, że w zasięgu strefy korzeniowej drzewa rodzicielskiego relacje mikoryzowe siewek dębu z grzybami podziemnymi tworzyły się w pierwszym roku od wykiełkowania podczas gdy siewki, które wykiełkowały poza tą strefą, tworzyły mikoryzy z tymi grzybami już w drugim roku, pomimo braku sieci mikoryzowej. Jedynym wytłumaczeniem tej sytuacji była obecność inokulum mikoryzowego w postaci zarodników grzybów podziemnych przeniesionych przez gryzonie. Małe ssaki nie tylko rozprzestrzeniają zarodniki grzybów, ale również mogą na terenach bezleśnych pozostawiać nasiona drzew, które także są częścią ich pożywienia. Zgubione przez zwierzęta nasiona, trafiając na wydalone wraz z odchodami zarodniki grzybów, mogą od razu rozpocząć kiełkowanie w sprzyjających warunkach (MEYER i współaut. 2005, FRANK i współaut. 2009b). W ten sposób grzyby hypogeiczne mogą rozwijać się na nowych terenach. Powyższa relacja ma szczególne znaczenie na obszarach takich jak przedpola lodowców, gdzie następuje pierwotna sukcesja organizmów. CÁZARES i TRAPPE (1994) wykazali obecność na takich terenach zarodników grzybów podziemnych, dostarczanych w odchodach przez wiewiórkę ziemną *Tamias amoenus*. Możliwe zatem, że zwierzęta, jak wspomniana wiewiórka, rozprzestrzeniały grzyby podziemne po ustąpieniu lodowców z terenów Europy czy Ameryki Północnej po ostatnim zlodowaceniu (MURAT i współaut. 2004, JUMPPONEN i współaut. 2012). Innym przykładem znaczenia małych ssaków dla rozwoju zbiorowisk leśnych są obszary, które podlegają naturalnym pożarom. VERNES i TRAPPE (2007) wykazali, że wschodnioaustralijski torbacznik *Thylogale stigmatica* pełni ważną rolę w rozprzestrzenianiu zarodników grzybów mikoryzowych na teren lasów eukaliptusowych zniszczonych pożara-

mi. Z jednej strony, zwierzęta te przynoszą zarodniki z przyległych terenów nie objętych pożarem, z drugiej, wyszukując i zjadając owocniki, które nie uległy zniszczeniu podczas pożaru zwiększają dostępną pulę zarodników.

METODY BADAŃ OBECNOŚCI I RÓŻNORODNOŚCI GRZYBÓW PODZIEMNYCH W DIECIE MAŁYCH SSAKÓW

Badanie relacji pomiędzy małymi ssakami a grzybami podziemnymi wymaga stosowania specyficznych metod. Powszechnie stosowane odłow zwierząt, prowadzone są obecnie przy użyciu pułapek żywołownych, w celu pozyskania odchodów do dalszych analiz (FRANK i współaut. 2009a, KATARŻYTĘ i KUTORGA 2011, SCHICKMANN i współaut. 2012). W przeszłości niejednokrotnie uśmiercano zwierzęta i do badań pozyskiwano treść pokarmową (MASER i współaut. 1978). Odchody są analizowane pod kątem obecności zarodników grzybów podziemnych. Do niedawna jedyną możliwością była obserwacja mikroskopowa zarodników z odchodów, które identyfikowano na podstawie ich cech (Ryc. 6–8, 11–14). Metoda ta nadal jest powszechnie stosowana, jednak ma ona pewne ograniczenia, do których należy m.in. brak możliwości dokładnej identyfikacji części zarodników. Mocną stroną tej metody jest możliwość precyzyjnego określenia liczby zarodników obecnych w odchodach. W ostatnim okresie dużą popularność zyskały metody molekularnej analizy i identyfikacji materiału biologicznego. Próby zastosowania metody sangerowskiego sekwencjonowania fragmentów ITS nrDNA napotykały na pewne

Ryc. 11. Zarodniki *Hysterangium* sp. Skala: 10 μ m. Fot. F. Karpowicz.

Ryc. 12. Zarodniki *Gautieria morchelliformis*. Skala: 10 μ m. Fot. P. Komur.

Ryc. 13. Zarodniki *Octaviana* sp. z odchodów nornicy rudej. Skala: 10 μ m. Fot. P. Komur.

Ryc. 14. Zarodniki *Picoa carthusiana* z odchodów nornicy rudej. Skala: 10 μ m. Fot. P. Komur.

trudności ze względu na obecność w próbkach materiału genetycznego ze strzępek i zarodników zazwyczaj różnych gatunków grzybów, nie tylko owocnikowych, ale również pleśniowych, a także komórek grzybów drożdżoidalnych (FRANK i współaut. 2009b). Dużą nadzieję na pokonanie tych trudności daje zastosowanie metod sekwencjonowania nowej generacji, które umożliwiają jednoczesną analizę mieszaniny DNA organizmów różnych gatunków (OJA i współaut. 2015).

PODSUMOWANIE I PERSPEKTYWY DALSZYCH BADAŃ

Powstałe, często w odległych od siebie grupach taksonomicznych, grzyby podziemne posiadają wiele cech wspólnych, z których najważniejsze to zamknięte owocniki i zarodniki pozbawione zdolności aktywnego uwalniania. Wzajemne relacje z organizmami wektorowymi oraz symbiotycznymi roślinami warunkują funkcjonowanie tych grzybów w środowisku i są przykładem skomplikowanych sieci zależności ekologicznych (Ryc. 15). Wiele aspektów tych relacji pozostaje jednak słabo poznanych.

Nie zostały dokładnie zbadane konsekwencje przejścia zarodników przez przewody pokarmowe zwierząt, w tym wpływ: na żywotność, strukturę ściany oraz zdolność zarodników do kiełkowania, a także na zdolność zarodników pochodzących z odchodów do tworzenia mikoryz (konieczne są badania większego spektrum gatunków zwierząt, w tym drapieżnych, oraz grzybów). Nie poznano czasu retencji zarodników i tempa ich przechodzenia przez przewody pokarmo-

Ryc. 15. Schemat powiązań ekologiczno-troficznych pomiędzy grzybami podziemnymi, zwierzętami oraz drzewami (ryc. M. Kotaś).

we małych ssaków. Kwestie te mają wpływ m.in. na wnioskowanie o zasięgu dyspersji zarodników. Przypuszcza się, że zwierzęta wektorowe mają wpływ na strukturę populacji grzybów podziemnych, jednak do tej pory brak jest jednoznacznych danych na ten temat.

Niewiele wiadomo o konsekwencjach mykofagii dla małych ssaków, zwłaszcza na terenie lasów strefy umiarkowanej północnej półkuli. Lepszego poznania wymagają problemy: wpływu mykofagii na populacje małych ssaków (np. liczebność, rozrodczość), na kondycję osobników (np. stan zdrowotny, mikrobiotę przewodu pokarmowego), preferencji pokarmowych zwierząt względem gatunków grzybów podziemnych, przyswajalności substancji pokarmowych przez gryzonie. Potwierdzenia wymagają badania nad mechanizmami detekcji i odnajdywania grzybów podziemnych przez gryzonie. Niewiele wiadomo o mykofagii innych niż nornice i myszy gatunków małych ssaków (np. wiewiórki, popielice, ryjówkowate), relacjach między małymi ssakami a innymi zwierzętami mykofagicznymi, przede wszystkim owadami, oraz ze zwierzętami drapieżnymi i ich wpływie na transfer poziomy zarodników. Konieczne są też dalsze badania nad rolą zwierząt wektorowych w sukcesji roślinności na terenach bezleśnych.

Streszczenie

Grzyby podziemne charakteryzuje proces tworzenia i dojrzewania zarodników przebiegający w obrębie gastroidalnych (zamkniętych) owocników pod powierzchnią ziemi. Cecha ta powstała niezależnie u przedstawicieli gromad Ascomycota, Basidiomycota i Mucoromycota. Zarodniki grzybów podziemnych rozprzestrzeniane są przez organizmy wektorowe, np. gryzonie. Owocniki stanowią często dla zwierząt ważne uzupełnienie diety lub jej główny element, dostarczając zwierzętom substancje takie jak woda, białka, tłuszcze, witaminy czy związki o charakterze prozdrowotnym. Grzyby podziemne w większości tworzą związki ektomikoryzowe, głównie z drzewami. Ich relacje ze zwierzętami mają więc wpływ na rozprzestrzenianie inokulum mikoryzowego tych grzybów nie tylko w środowisku leśnym ale również na terenach bezleśnych. W zależności te włączone są również drapieżniki, które, żywiąc się mykofagicznymi ssakami, biorą udział w dalekim transporcie zarodników. Istnienie ścisłych relacji pomiędzy grzybami podziemnymi a konsumującymi je gryzoniami a także drapieżnikami oraz drzewami ektomikoryzowymi, tworzy sieć zależności ekologicznych pomiędzy ewolucyjnie odległymi od siebie organizmami.

LITERATURA

- ABELL-DAVIS S., 2008. *Tropical hypogeous fungi distribution in time and space. Implications for an endangered specialist, Mycophagous Marsupial, Betongia tropica*. Rozprawa doktorska, James Cook University.
- BEARA I., LESJAK M., CETOJEVIC-SIMIN D., MARJANOVIC Z., RISTIC J., MRKONJIC Z., MIMIĆ-CA-DUKIC N., 2014. Phenolic profile, antioxidant, anti-inflammatory and cytotoxic activities of black (*Tuber aestivum* Vittad.) and white (*Tuber magnatum* Pico) truffles. *Food Chem.* 165, 460-466.
- BENNETT A., BAXTER B., 2010. Diet of the Long-Nosed Potoroo, *Potorous-Tridactylus* (Marsupialia, Potoroidae), in Southwestern Victoria. *Austral. Wildlife Res.* 16, 263-271.
- BINDER M., HIBBETT D., 2006. Molecular systematics and biological diversification of Boletales. *Mycologia* 98, 971-981.
- BONITO G., SMITH M., 2016. General systematic position of the truffles: evolutionary theories. [W:] *True Truffle (Tuber spp.) in the world*. ZAMBONELLI A., IOTTI M., MURAT C. (red.). Springer International Publishing Switzerland, 3-18.
- CALDWELL I., VERNES K., BARLOCHER E., 2005. The northern flying squirrel (*Glaucomys sabrinus*) as a vector for inoculation of red spruce (*Picea rubens*) seedlings with ectomycorrhizal fungi. *Sydowia* 57, 166-178.
- CAZARES E., TRAPPE M., 1994. Spore dispersal of ectomycorrhizal fungi on a glacier forefront by mammal mycophagy. *Mycologia* 86, 507-510.
- CLARIDGE A., CORK S., 1994. Nutritional value of hypogean fungal sporocarps for the long-nosed potoroo (*Potorous tridactylus*), a forest-dwelling mycophagous marsupial. *Austral. J. Zool.* 42, 701-710.
- CLARIDGE A., TRAPPE J., 2005. Sporocarp mycophagy: nutritional, behavioral, evolutionary and physiological aspects. [W:] *The fungal community - its organization and role in the ecosystem*. DIGHTON J., WHITE J., OUDEMANS P. (red.). CRC Press, 599-611.
- CLARIDGE A., TRAPPE J., CORK S., CLARIDGE D., 1999. Mycophagy by small mammals in the coniferous forests of North America: nutritional value of sporocarps of *Rhizopogon vinicolor*, a common hypogean fungus. *J. Compar. Physiol. B* 169, 172-178.
- CLARIDGE A., BARRY S., CORK S., TRAPPE J., 2000. Diversity and habitat relationships of hypogean fungi. II. Factors influencing the occurrence and number of taxa. *Biodivers. Conserv.* 9, 175-199.
- COLGAN W., CAREY A., TRAPPE J., MOLINA R., THYSELL D., 1999. Diversity and productivity of hypogean fungal sporocarps in a variably thinned Douglas-fir forest. *Canad. J. Forest Res.* 29, 1259-1268.
- COLGAN W., CLARIDGE A., 2002. Mycorrhizal effectiveness of *Rhizopogon* spores recovered from faecal pellets of small forest-dwelling mammals. *Mycol. Res.* 106, 314-320.
- COOPER T., VERNES K., 2011. Mycophagy in the larger bodied skinks of the genera *Tiliqua* and *Egernia*: are there implications for ecosystem health? *Zoologist* 35, 681-685.
- CORK S., KENAGY G., 1989. Nutritional value of hypogean fungus for a forest-dwelling ground squirrel. *Ecology* 70, 577-586.
- D'AURIA M., 2006. Determination of natural volatile organic compounds. ARACNE, Roma.
- DUBAY S., HAYWARD G., MARTINEZ DEL RIO C., 2007. Nutritional value and diet preference of arboreal lichens and hypogean fungi for small mammals in the Rocky Mountains. *Canad. J. Zool.* 86, 851-862.
- FOGEL R., PECK S., 1975. Ecological studies of hypogean fungi. I. Coleoptera associated with sporocarps. *Mycologia* 68, 741-747.

- FOGEL R., TRAPPE J., 1978. *Fungus Consumption (Mycophagy) by Small Animals*. Northwest Sci. 52, 1-31.
- FRANK J., ANGLIN S., CARRINGTON E., TAYLOR D., VIRATOS B., SOUTHWORTH D., 2009a. Rodent dispersal of fungal spores promotes seedling establishment away from mycorrhizal networks on *Quercus garryana*. *Botany* 87, 821-829.
- FRANK J., BARRY S., SOUTHWORTH D., 2009b. *Mammal Mycophagy and Dispersal of Mycorrhizal Inoculum in Oregon White Oak Woodlands*. General Technical Report PSW-GTR 217, 131-138.
- GEBCZYŃSKA Z., GEBCZYŃSKI M., MORZUCH K., ZIELIŃSKA D., 1989. Food eaten by four species of rodents in polluted forests. *Acta Theriol.* 34, 465-477.
- GIACHINI A., HOSAKA K., NOUHRA E., SPATAFORA J., TRAPPE J., 2010. Phylogenetic relationships of the Gomphales based on *nuc-25S-rDNA*, *mit-12S-rDNA*, and *mit-atp6-DNA* combined sequences. *Fungal Biol.* 114, 224-234.
- GRYNDLER M., BESKID O., HUJSLOVÁ M., KONVALINKOVÁ T., BUKOVSKÁ P., ZEMKOVÁ L., HRŠELOVÁ H., JANSÁ J., 2017. Soil receptivity for ectomycorrhizal fungi: *Tuber aestivum* is specifically stimulated by calcium carbonate and certain organic compounds, but not mycorrhizospheric bacteria. *Appl. Soil Ecol.* 117-118, 38-45.
- HAWKER L., 1954. *British hypogeous fungi*. Department of Botany, University of Bristol.
- HIBBETT D., 2007. After the gold rush, or before the flood? Evolutionary morphology of mushroom-forming fungi (Agaricomycetes) in the early 21st century. *Mycol. Res.* 111, 1001-1018.
- HOSAKA K., BATES S., BEEVER R., CASTELLANO M., COLGAN W., DOMÍNGUEZ L., NOUHRA E., GEML J., GIACHINI A., KENNEY R., SIMPSON N., SPATAFORA J., TRAPPE J., 2006. Molecular phylogenetics of the gomphoid-phalloid fungi with an establishment of the new subclass Phallomycetidae and two new orders. *Mycologia* 98, 949-59.
- HOSAKA K., CASTELLANO M., SPATAFORA J., 2008. Biogeography of Hysterangiales (Phallomycetidae, Basidiomycota). *Mycol. Res.* 112, 448-462.
- JOHNSON CH., 1996. Interactions between mammals and ectomycorrhizal fungi. *Trends Ecol. Evol.* 2, 503-507.
- JUMPPONEN A., CLARIDGE A., TRAPPE J., LEBEL T., CLARIDGE D., 2004. Ecological relationships among hypogeous fungi and trees: inferences from associations analysis integrated with habitat modeling. *Mycologia* 96, 510-525.
- JUMPPONEN A., BROWN S., TRAPPE J., CAZARES E., STROMMER R., 2012. Twenty years of research on fungal-plant interactions on Lyman Glacier forefront - lessons learned and questions yet unanswered. *Fungal Ecol.* 5, 430-442.
- KATARZYŃE M., KUTORGA E., 2011. Small mammal mycophagy in hemiboreal forest communities of Lithuania. *Central Europ. J. Biol.* 6, 446-447.
- LEHMKUHL J., GOULD L., CAZARES E., HOSFORD D., 2004. Truffle abundance and mycophagy by northern flying squirrels in eastern Washington forests. *Ecol. Manage.* 200, 49-65.
- LESSØE T., HANSEN K., 2007. Truffle trouble: what happened to the Tuberales? *Mycol. Res.* 111, 1075-1099.
- ŁAWRYNOWICZ M., 1988. *Ascomycetes, Elaphomycetales, Tuberales*. Flora Polska, Grzyby, tom XVIII. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa-Kraków.
- LUOMA D., TRAPPE J., CLARIDGE A., JACOBS K., CAZARES E., 2003. Relationships among fungi and small mammals in forested ecosystems. [W:] *Mammal community dynamics in coniferous forests: management and conservation issues in western North America*. ZABEL C., ANTHONY R. (red.). Cambridge University Press, 343-373.
- LUOMA D., EBERHART J., MOLINA R., AMARANTHUS M., 2004. Response of ectomycorrhizal fungus sporocarp production to varying levels and patterns of green-tree retention. *Forest Ecol. Manage.* 202, 337-354.
- MASER C., TRAPPE J., NUSSBAUM R., 1978. Fungal-small mammal interrelationships with emphasis on Oregon Coniferous Forests. *Ecology* 59, 799-809.
- MCILWEE A., JOHNSON C., 1998. The contribution of fungus to the diets of three mycophagous marsupials in Eucalyptus forests, revealed by stable isotope analysis. *Funct. Ecol.* 12, 223-231.
- MEYER M., NORTH M., KELT D., 2005. Fungi in the diets of northern flying squirrels and lodgepole chipmunks in the Sierra Nevada. *Can. J. Zool.* 83, 1581-1589.
- MONTECCHI A., SARASINI M., 2000. *Funghi ipogei D'Europa*. Fondazione Centro Studi Micologici Dell'A.M.B, Vicenza.
- MURAT C., DIEZ J., LUIS P., DELARUELLE C., DUPRE C., CHEVALIER G., BONFANTE P., MARTIN F., 2004. Polymorphism at the ribosomal DNA ITS and its relation to postglacial re-colonization routes of the Perigord truffle *Tuber melanosporum*. *New Phytol.* 164, 401-411.
- OBERWINKLER F., 2012. Evolutionary trends in Basidiomycota. *Stapfia* 96, 45-104.
- OJA J., KOHOUT P., TEDERSOO L., KULL T., KÖLJALG U., 2015. Temporal patterns of orchid mycorrhizal fungi in meadows and forests as revealed by 454 pyrosequencing. *New Phytol.* 205, 1608-1618.
- ORCZÁN A., VETTER J., MERÉNYI Z., BONIFERT E., BRATEK Z., 2012. Mineral composition of hypogeous fungi in Hungary. *J. Appl. Bot. Food Quality* 85, 100-104.
- ORIHARA T., SMITH M., 2017. Unique phylogenetic position of the African truffle-like fungus, *Oc-taviania ivoryana* (Boletaceae, Boletales), and the proposal of a new genus, *Afrocastellanoa*. *Mycologia* 109, 323-332.
- ORROCK J., FARLEY D., PAGELS J., 2003. Does fungus consumption by the woodland jumping mice vary with habitat type or the abundance of other small mammals? *Canad. J. Zool.* 81, 753-756.
- ORROCK J., PAGELS J., 2001. *Fungus Consumption by the Southern Red-backed Vole (Clethrionomys gapperi) in the Southern Appalachians*. *Am. Midland Natur.* 147, 753-756.
- OUANPHANIVANH N., MERÉNYI Z., ORCZÁN A., BRATEK Z., SZIGETI Z., ILLYÉS Z., 2008. Could orchids indicate truffle habitats? Mycorrhizal association between orchids and truffles. *Acta Biologica Szegediensis* 52, 229-232.
- PABIS K., 2008. Grupy troficzne gąsienic motyli – perspektywa ewolucyjna. *Kosmos* 57, 143-156.
- PACIONI G., RAPINO C., ZARIVI O., FALCONI A., LEONARDI M., BATTISTA N., COLAFARINA S., SERGI M., BONFIGLI A., MIRANDA M., BARSACCHI D., MACCARRONE M., 2015. Truffles contain endocannabinoid metabolic enzymes and anandamide. *Phytochemistry* 110, 104-110.

- PEGLER D., SPOONER B., YOUNG T., 1993. *British truffles – a revision of British hypogeous fungi*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- PEINTNER U., BOUGHER N., CASTELLANO M., MONCALVO J., MOSER M., TRAPPE J., VILGALYS R., 2001. Multiple origins of sequestrate fungi related to *Cortinarius* (Cortinariaceae). *Am. J. Bot.* 88, 2168-2179.
- PIATTONI F., ORI F., MORARA M., IOTTI M., ZAMBONELLI A., 2012. The role of wild boars in spore dispersal of hypogeous fungi. *Acta Mycol.* 47, 145-153.
- PYARE S., LONGLAND W., 2001. Mechanisms of truffle detection by northern flying squirrels. *Can. J. Zool.* 54, 1152-1162.
- PYARE S., LONGLAND W., 2002. Interrelationships among northern flying squirrels, truffles, and microhabitat structure in Sierra Nevada old-growth habitat. *Can. J. Forest Res.* 32, 1016-1024.
- REDDELL P., SPAIN A., HOPKINS M., 1997. Dispersal of spores of mycorrhizal fungi in scats of native mammals in tropical forests of Northeastern Australia. *Biotropica* 29, 184-192.
- REMICK T., 2015. *Truffle abundance and mycophagy of small mammals in northern New England forests*. Honors Theses, University of New Hampshire.
- RHOADES F., 1986. *Small Mammal Mycophagy near Woody Debris Accumulations in the Stehkin River Valley, Washington*. Northwest Sci. 60, 150-153.
- RINALDI A., COMANDINI O., KUYPER T., 2008. Ectomycorrhizal fungal diversity: separating the wheat from the chaff. *Fungal Diversity* 33, 1-45.
- SCHICKMANN S., URBAN A., KRÄUTLER K., NOPP-MAYR U., HACKLÄNDER K., 2012. The interrelationship of mycophagous small mammals and ectomycorrhizal fungi in primeval, disturbed and managed Central European mountainous forests. *Oecologia* 170, 395-409.
- SIMPSON J., 1998. Why don't more birds eat more fungi? *Austral. Mycol. Newslett.* 17, 67-68.
- SMITH W., 2007. Ecology of *Glaucomys sabrinus*: habitat, demography, and community relations. *J. Mammal.* 88, 862-881.
- SPLIVALLO R., VALDEZ N., KIRCHHOFF N., ONA M., SCHMIDT J., FEUSSNER I., KARLOVSKY P., 2012. Intraspecific genotypic variability determines concentrations of key truffle volatiles. *New Phytol.* 194, 823-835.
- SUTHERLAND A., PARRELLA M., 2009. *Mycophagy in Coccinellidae: Review and synthesis*. *Biol. Control* 51, 284-293.
- 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.
- TEDERSOO L., MAY T., SMITH M., 2010. Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: global diversity, distribution, and evolution of phylogenetic lineages. *Mycorrhiza* 20, 217-263.
- TERON J., HUTCHISON L., 2013. Consumption of truffles and other fungi by the American Red Squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*) and the Eastern Chipmunk (*Tamias striatus*) (Sciuridae) in northwestern Ontario. *Canad. Field-Nat.* 127, 57-59.
- THIERS H., 1984. The secotoid syndrome. *Mycologia* 76, 1-8.
- TRAPPE J., CLARIDGE A., 2005. Hypogeous fungi: evolution of reproductive and dispersal strategies through interactions with animals and mycorrhizal plants. [W:] *The Fungal community – its organization and role in the ecosystem*. DIGHTON J., WHITE J., OUDEMANS P. (red.). CRC Press, 613-623.
- TRAPPE J., CLARIDGE A., JUMPPONEN A., 2005. Fire, hypogeous fungi and mycophagous marsupials. *Mycol. Res.* 109, 516-518.
- URBAN A., 2016. *Truffles and small mammals*. [W:] *True Truffle (Tuber spp.) in the world*. ZAMBONELLI A., IOTTI M., MURAT C. (red.). Springer International Publishing Switzerland, 353-373.
- VERNES K., DUNN L., 2009. Mammal mycophagy and fungal spore dispersal across a steep environmental gradient in eastern Australia. *Austral. Ecol.* 34, 69-76.
- VERNES K., TRAPPE J., 2007. Hypogeous fungi in the diet of the red-legged pademelon *Thylogale stigmatica* from a rainforest-open forest interface in northeastern Australia. *Austral. Zool.* 34, 203-207.
- VERNES K., BLOIS S., BÄRLOCHER F., 2004. Seasonal and yearly changes in consumption of hypogeous fungi by northern flying squirrels and red squirrels in old-growth forest, New Brunswick. *Can. J. Zool.* 82, 110-117.
- VILLARES A., GARCIA-LAFUENTE A., GUILLAMON E., RAMOS A., 2012. Identification and quantification of ergosterol and phenolic compounds occurring in *Tuber* spp. truffles. *J. Food Compos. Anal.* 26, 177-182.
- WALLIS I., CLARIDGE A., TRAPPE J., 2010. Nitrogen content, amino acid composition and digestibility of fungi from a nutritional perspective in animal mycophagy. *Fungal Biol.* 116, 590-602.
- WANG S., MACRONE M., 2010. The biochemistry and biological properties of the world's most expensive underground edible mushroom: Truffles. *Food Res. Int.* 44, 2567-2581.
- ZABEL C., WATER J., 1997. Food preferences of captive northern flying squirrels from the Lassen National Forest in Northeastern California. *Northwest Sci.* 71, 103-107.
- ZAMBONELLI A., ORI F., HALL I., 2017. *Mycophagy and spore dispersal by vertebrates*. [W:] *The fungal community: its organization and role in the ecosystem*. DIGHTON J., WHITE J. F. (red.). CRC Press, 347-358.

KOSMOS Vol. 68, 1, 43–55, 2019

PATRYK KOMUR, PIOTR MLECZKO

Institute of Botany, Jagiellonian University, 3 Gronostajowa Str., 30-387 Kraków, E-mail: patryk.komur@doctoral.uj.edu.pl

RELATIONSHIPS BETWEEN HYPOGEOUS FUNGI AND SMALL MAMMALS

Summary

Hypogeous fungi are characterized by formation and maturation of spores in gasteroid sporocarps in the soil. This feature evolved independently in fungal phyla Ascomycota, Basidiomycota and Mucoromycota. Hypogeous fungal spores are dispersed by animal vectors such as rodents, for which fungal fruitbodies are often an important supplement of the diet or even main food source. Frutibodies of hypogeous fungi provide animals with proteins, fats, vitamins or biologically active compounds. The majority of hypogeous fungi are ectomycorrhizal symbionts of plants, mostly trees. Their relations with small mammals influence the distribution of fungal inoculum not only in forests but also in not-forested areas. Also carnivores and the birds of prey, that feed on small mammals, are involved in above-mentioned relations by long-distance transport of fungal spores. Close relationships between hypogeous fungi and mycophagous rodents, together with predators and ectomycorrhizal plants, creates a net of ecological interrelationships between evolutionary distant organisms.

Key words: ecological nets, hypogeous fungi, mycophagy, animals diet, spore dispersal