

Autor książki, profesor Zbigniew Sierota, od 40 lat realizuje swą zawodową pasję życiową – poznawanie tajemnic lasu. Jego badania naukowe dotyczą zarówno zjawisk związanych z chorobami lasu w skali makro, na przykład ocen występowania chorób drzew na podstawie zdjęć lotniczych, stanu lasu po wielkich pożarach z 1992 r., po powodzi z roku 1997 czy problematyki huby korzeni na gruntach porolnych, jak i w skali mikro – analiz rozkładu komórek drewna przez enzymy grzybowe, badań antagonizmu między saprotrofem a patogenem czy zgłębiania tajników tworzenia się mikoryzy. Jako fitopatolog, czyli specjalista zajmujący się chorobami drzew, poszerza wiedzę leśną o zjawiskach patologicznych wpływających na rozwój drzewostanów i ich funkcjonowanie w ekosystemie leśnym.



Prezentuje postawę predyspozycjonisty – uważa, że zapoczątkowanie choroby jest związane przede wszystkim z zaistnieniem takich czy innych elementów środowiskowych, wpływających na pogorszenie stanu zdrowotnego drzewa lub drzewostanu oraz jego zdolności do wypełniania funkcji wyznaczonych przez Naturę. Gdy las choruje – oznacza to, że czynniki zewnętrzne do tego stopnia osłabiły jego naturalne bariery obronne, że zaistniała infekcja pasożytnicza. Bo choroba lasu, podobnie jak u ludzi, to wzajemne i równoczesne oddziaływanie na siebie enzymów i toksyn patogenu oraz istniejących i indukowanych związków odpornościowych drzewa. Od skuteczności przebiegu tych zjawisk zależy wynik choroby, a ratującym życie „zastrzykiem” może być jedynie nasze (człowieka) odpowiednie postępowanie wobec lasu.

O tym wszystkim opowiada książka, dedykowana leśnikom i miłośnikom lasu.



MIĘDZYNARODOWY
ROK LASÓW • 2011

ISBN 978-83-61633-14-3

Zbigniew Sierota
Gdy las choruje...

Zbigniew Sierota

Gdy las choruje...



Centrum Informacyjne
Lasów Państwowych

Zbigniew Sierota

Gdy las choruje...



**Centrum Informacyjne
Lasów Państwowych**

Wydano na zlecenie
Dyrekcji Generalnej Lasów Państwowych
Warszawa 2011

© **Centrum Informacyjne Lasów Państwowych**

ul. Bitwy Warszawskiej 1920 r. nr 3
02-362 Warszawa
tel.: (22) 822-49-31
faks: (22) 823-96-79
e-mail: cilp@cilp.lasy.gov.pl
www.lasy.gov.pl

Autor

prof. dr hab. Zbigniew Sierota – Instytut Badawczy Leśnictwa,
Sękocin Stary, ul. Braci Leśnej 3, 05-090 Raszyn

Recenzje

prof. dr hab. Bogdan Brzeziecki
dr inż. Łukasz Brodziak

Redakcja

Wawrzyniec Milewski

Zdjęcia

Wojciech Gil (W.G.), Wojciech Janiszewski (W.J.), Katarzyna Lewańska-Tukaj (K.L.T.),
Monika Małecka (M.M.), Teresa Podgórska (T.P.), Kazimierz Rykowski (K.R.), Anna Sierota (A.S.),
Zbigniew Sierota (Z.S.)

Zdjęcie na okładce

Zbigniew Sierota

Projekt graficzny

Mariusz Gładysz

Korekta

Elżbieta Kijewska

ISBN 978-83-61633-14-3

Przygotowanie do druku

Stämpfli Polska Sp. z o.o.

Druk i oprawa

Ośrodek Rozwojowo-Wdrożeniowy
Lasów Państwowych w Bedoniu

Spis treści

Od Autora.....	5
1. Nieco historii naturalnej.....	7
1.1. Kiedyś rosła puszcza.....	7
1.2. Wędrowni ludów.....	12
2. Wkracza cywilizacja.....	17
2.1. Las dla przemysłu.....	17
2.2. Drzewo-stany.....	19
2.3. Przemysł do lasu.....	22
3. Środowisko zmienne jest.....	27
3.1. Uwarunkowania zewnętrzne wzrostu drzew.....	27
3.2. Związki między przebiegiem pogody a aktywnością patogenów.....	32
4. Las cierpi.....	43
4.1. Czy las kiedyś chorował?.....	43
4.2. Odporność drzewa a patogeniczność sprawcy.....	47
4.3. Zróżnicowany charakter chorób infekcyjnych.....	50
4.4. Zagrożenia biotyczne a odporność drzew.....	55
5. Równowaga, rozwój, czy zrównoważony rozwój?.....	61
5.1. Zmiany klimatyczne a adaptacja ekosystemu leśnego.....	61
5.2. Przyroda... Człowiek... Przyroda.....	66
5.3. Równowaga, czy rozwój?.....	70
Literatura.....	76



Las po widnokrag (A.S.)

Od Autora

Książka „Gdy las choruje...” nawiązuje formą narracji do mojego poprzedniego opracowania „Choroby lasu?“, wydanego przez Centrum Informacyjne Lasów Państwowych w 2001 r. Jego treść zyskała uznanie recenzentów, spotkała się także z życzliwym zainteresowaniem odbiorców – praktyków leśnych, studentów, a także miłośników lasu. Przedstawiłem tam opis przyczyn i skutków występowania w lasach gospodarczych najważniejszych chorób infekcyjnych, ocenianych z punktu widzenia gospodarza lasu. W tym opracowaniu przypominam środowiskowe uwarunkowania powstawania i przebiegu zjawisk fitopatologicznych oraz zaburzeń w życiu lasu, ale z punktu widzenia czynników predyspozycyjnych i sprawczych, one bowiem wywierają istotny wpływ na charakter zmian zachodzących w środowisku leśnym, determinują przebieg procesu lasotwórczego, a także mają wpływ na gospodarkę.

Tytuł tego eseju naukowego i postawiony w nim wielokropek są równie przewrotne, jak znak zapytania w tytule „Choroby lasu?“, i powinny skłonić do zamierzonej refleksji. Wspólnie z Czytelnikiem przeanalizujemy przyczyny, przebieg i konsekwencje zjawisk przyrodniczych oraz zdarzeń gospodarczych, które mają wpływ na stan lasu, jego sytuację zdrowotną oraz warunkują możliwości zarówno realizowania się procesów przyrodniczych, jak i spełniania funkcji produkcyjnych i społecznych.

Zbigniew Sierota

Warszawa, czerwiec 2011 r.

*Pracę dedykuję moim Nauczycielom zawodu
i Mistrzom szkoły naukowej,
Leśnikom i Przyjaciółom lasu
oraz moim Wnukom – Danielkowi, Jasiowi i Leosiowi.*

1. Nieco historii naturalnej

1.1. KIEDYŚ ROSŁA PUSZCZA...

Zarówno na przestrzeni dziejów prehistorycznych, jak i w czasach nam bliższych, warunki klimatyczne i geologiczne, także na terenie naszego kraju, były bardzo zmienne. Występowały epoki upalnego i suchego klimatu, jak również okresy bardzo mroźne, a ukształtowanie lądów i oceanów podlegało wielu zmianom. W okresie kambry (540–488 mln lat temu; początek ery paleozoicznej) znaczna część obecnych ziem Polski była pokryta morzem, co spowodowało osadzanie się wapieni (tereny obecnych Sudetów), a także piaskowców (Góry Świętokrzyskie). Z kolei w dewonie (416–360 mln lat temu) klimat był bardzo ciepły, ponownie uległy sfałdowaniu Sudety i Góry Świętokrzyskie, uformowały się złoża węgla kamiennego. Na północ od tych gór było morze, w którym osadzały się wapień i margle, tworzyły warstwy soli, gromadziła się ropa naftowa. Badania paleobotaniczne oraz analizy pyłkowe (palinologiczne) wskazują, że tereny Europy w triasie (251–200 mln lat temu; początek ery mezozoicznej), z uwagi na gorący lecz suchy klimat, porastała dżungla lasów iglastych, magnoliowatych i roślin kwiatowych. Wraz z pewnym ochłodzeniem w okresie kredy (145–65 mln lat temu; koniec mezozoiku), które ukształtowało ciepły i wilgotny klimat, pojawiły się także rośliny liściaste, a lasy były bogate nawet w palmy i sagowce. W tym okresie oraz z początkiem ery kenozoicznej (65 mln lat temu do dziś), w paleogenie (65–23 mln lat temu), w środkowej części obecnych granic kraju istniał ląd, wraz z upływem czasu wywyższany

coraz bardziej – zaniknęło morze, powstały Karpaty. Era kenozoiczna to era roślin, ssaków i owadów. Jednakże z upływem dziesiątek milionów lat, w pierwszej połowie czwartorzędu, w plejstocenie (2,5–0,0117 mln lat temu) klimat w całej Europie zmienił się diametralnie – nadeszła epoka lodowa, trwająca ponad 1 mln lat. Czterokrotne wędrówki lodowców (złowacenie podlaskie, południowopolskie, środkowopolskie i bałtyckie) z trzema okresami ocieplenia (tzw. okresy interglacjalne) w istotny sposób wpływały na ukształtowanie terenu i występujące wówczas rośliny i zwierzęta. Uległy one zagładzie równocześnie z wymarciem dinozaurów pod koniec plejstocenu [36].

Wraz z zanikaniem lodowca w naszej strefie geograficznej zmieniały się warunki termiczne i wodne – ustępowało morze, pojawiały się rzeki i jeziora. Obecne, bardzo zróżnicowane ukształtowanie terenu naszego kraju – obniżenia Żuław oraz alpejskie Tatry, torfowiska i moczary biebrzańskie oraz wydmy nadmorskie, ubogie siedliska Borów Tucholskich oraz żyzne gleby Puszczy Sandomierskiej – to efekt działalności ostatniego (pod koniec plejstocenu)



Pomału tworzy się ekosystem (K.L.T.)

zlodowacenia bałtyckiego, zakończony ponad 12 tys. lat temu. Topniejący lodowiec odsłaniał wzgórza i doliny, na nizinach i zboczach wzniesień poczęła kształtować się roślinność. Zarówno żyzne namuły polodowcowe, jak i butwiejące resztki roślin tworzyły urodzajną glebę, na której rosły nowe gatunki roślin migrujących z południa, południowego wschodu i południowego zachodu.

Stopniowo, około 6–3 tys. lat p.n.e., wraz z przemieszczaniem się z rejonu obecnego Morza Śródziemnego kolejnych gatunków drzew i innych roślin, a wraz z nimi grzybów i zwierząt, kształtowały się lasy. O ich składzie gatunkowym możemy domniemywać jedynie na podstawie badań pyłkowych czy odcisków na skałach, niemniej z całą pewnością zbiorowiska te ulegały nieustannym zmianom i przeobrażeniom, stosownie zarówno do zmian w otaczającym środowisku, występujących katastrof i zaburzeń, jak i postępującego procesu filogenetycznego. Różne były ich zespoły, typy, formacje i fazy rozwojowe. Zarówno zarośla stepowe, lasy wielogatunkowe rosnące na żyzniejszych glebach, jak i zwarte drzewostany jednogatunkowe tworzyły sosna, brzoza, świerk, a także leszczyna i dąb oraz inne gatunki liściaste, wypełniające luki powstające w dominujących wówczas drzewostanach sosnowych [1].

W określonych miejscach, warunkowanych przez żyzną glebę i łagodny klimat, tworzyły się także puszcza. Zajmowała rozlewiska rzek i rozległe płaskowyże, górskie zbocza i wilgotne moczary. Jej skład gatunkowy stanowiły pospołu drzewa liściaste i iglaste oraz krzewy, znajdujące dla siebie najlepsze siedliska, wypełniające przestrzeń – dosłownie – i w poziomie, i w pionie. Wizję procesu tworzenia się tych naturalnych ostępów przedstawił znawca lasu A.L. von Burgsdorf w swej pracy z 1809 r. pt.: „Powszechna teoretyczno-praktyczna wszystkich lasowych umiejętności nauka”, w przepięknym tłumaczeniu Nałęcza Kobierzyckiego: *W (...) opisach i domysłach owych mieysc ziemi, któremi sama natura bez pośrednictwa człowieka włada, widzimy daley, ze zgrzybiałe drzewo z pnia swego samo wali się burze całe lasów okręgi płaszczą i równają z ziemią, a katarakty chmur zasypują zwalone drzewo namułem, urwiskami gór lub unoszą go w przepaściste głębiny rzek i okrywają wodą a reszta leżącego zamienia się w mieszkanie robactwa i zgniliznę: lecz tych działań natury żadnem sposobem za środek zniszczenia lasów poczytać nie można; albowiem natura na mieyscach na których przewróciła lasy, wodzie ich grunt uwieść pozwoliła, zasiała inne natychmiast nasiona drzew rodzaju i podług swych niezmiennych zasad, dawała nowym lasom życie, i tym większy wzrost, im więcey tych roślin w zgniliznę zamieniła* [5].

Również profesor Simona Kossak w swej pracy „Saga Puszczy Białowieskiej” [37] w doskonały sposób opisuje tworzenie się obszarów puszczańskich i rolę w nich zarówno żywiołów, jak i człowieka, wówczas bowiem też występowały różne zagrożenia dla życia lasu, ale były one efektem sił naturalnych. Ogień powstawał tylko od uderzeń piorunów w trakcie długotrwałych burz, drzewa pawały silne wichry lub sędziwy wiek... Zgodnie z odwiecznymi

Gdy las choruje...

prawami natury drzewa rosły i umierały, a na ich szczątkach tworzyły się kolejne pokolenia lasu, często o innym składzie gatunkowym.

Oddziaływanie zmieniającego się klimatu w kierunku bardziej umiarkowanego modyfikowało składy gatunkowe drzew, przesuwało granice zasięgów poszczególnych gatunków, sprzyjało tworzeniu się zbiorowisk o dużej różnorodności biologicznej zasiedlających je roślin. To zapewne wówczas przyroda „wypracowała” swoiste reguły – zachowania gatunku, przemiany pokoleń, doboru gatunkowego. Kształtowały się zjawiska, które dziś określamy mianem konkurencji o nisze ekologiczne, o źródła energii i miejsce do życia w środowisku, o przetrwanie. U samożywnych roślin wiązało się to zwłaszcza z walką o jak najlepszy dostęp do światła i wilgoci, u zwierząt zaś ze zdobyciem odpowiedniego dla gatunku pożywienia, wody i spokojnego miejsca do wychowania młodych. Trwałość układu zapewniały żyzna gleba i dostępność pokarmu, umiarkowany klimat, umiejętność przystosowywania się do



Las prawie naturalny (T.P.)

ówczesnych warunków, życie w stadzie. Rośliny, zwierzęta, grzyby zgodnie współbytowały, tworząc właściwe im ekosystemy, w swoisty sposób realizując własne strategie życiowe. Dziś powiedzielibyśmy, że puszcza stanowiła swoiste *perpetuum mobile*, samonapędzający się układ cybernetyczny, w którym prawa genetyki i fizyki sterowały rozwojem organów, organizmów i populacji, a jego sprzężenia dodatkowo regulowały reprodukcją osobników i gatunków.

W pradawnej puszczy, pełnej roślin i zwierząt, człowiek – zarówno w okresie przedneolitycznym (ok. 9 tys. – 5 tys. lat p.n.e.), jak i później – był raczej gościem, i to zwykle wtedy, gdy poszukiwał drewna na opał, mięsa, miodu, grzybów i jagód do spożycia, skór na odzienie. Mieszkańcy lasu, od pokoleń korzystających z jego zasobów, nie obawiali się mrocznych ostępów ani dzikiej zwierzyny. Puszcza przerażała „nieznanym” zazwyczaj rolników, pasterzy i osadników. Groziła prawdziwymi niebezpieczeństwami, rządziła się bowiem swoimi prawami, które dla ówczesnego człowieka były znakiem sił wyższych. Najdobitniej i najpiękniej opisuje mistykę puszczy Adam Mickiewicz w Księdze IV „Dyplomatyka i łowy” poematu „Pan Tadeusz” [56]. Warto przypomnieć choćby niewielkie jej fragmenty, prezentujące w poetyckiej stylistyce obraz naturalnego ekosystemu leśnego, ówczesnego matecznika Przyrody, który Wieszczył miał szansę naocznie widzieć i przekazać potomnym:

*Bo gdybyś przeszedł bory i podszyte knieje,
Trafisz w głębi na wielki wał pniów, kłód, korzeni,
Obronny trzęsawicą, tysiącem strumieni
I siecią zielsk zarosłych, i kopcami mrowisk,
Gniazdami os, szerszeniów, kłębami wężowisk.
Gdybyś i te zapory zmógł nadludzkim męstwem,
Dalej spotkać się z większym masz niebezpieczeństwem;
Dalej co krok czyhają, niby wilcze doły,
Małe jeziora, trawą zarosłe na poły,
Tak głębokie, że ludzie dna ich nie dośledzą
(Wielkie jest podobieństwo, że diabły tam siedzą).*

.....

*Szczęściem, człowiek nie zbłądzi do tego ostępu,
Bo Trud i Trwoga, i Śmierć bronią mu przystępu.*

Takie były kiedyś nasze lasy, takimi pozostają jeszcze i dziś fragmenty Puszczy Białowiejskiej, ostępy Puszczy Rominckiej (uroczysko Dziki Kął) czy Puszczy Boreckiej (uroczysko Lipowy Jar).

1.2. WĘDRÓWKI LUDÓW

Setki tysięcy lat temu obszary leśne i nieleśne na terenie naszej strefy klimatycznej były niezamieszkałe. Puszcza była samodzielna w swym funkcjonowaniu, utrzymywała swe odwieczne mechanizmy, zamierała i odnawiała się w naturalny sposób, a sterowały nią żywyoty. Kiedy na skutek migracji z południa pojawili się ludzie, odwieczne lasy musiały podzielić się przestrzenią. Odkrycia archeologiczne dowiodły, że już setki wieków temu na takich „dziewicznych” terenach człowiek dzielił swój los wraz z przyrodą. Jego zbieracko-łowicze życie było ściśle związane z puszcza, z jej darami, ale i prawami. Od niej zależało schronienie i pożywienie, a nawet przetrwanie. *Dawniej więcej było bagien, mokradel i lasów, chociaż już tysiące lat temu człowiek zaczął uprawiać urodzajne pola dzisiejszej Wielkopolski i Kujaw, Małopolski, Śląska, Pomorza, Lubelszczyzny, Ziemi Sandomierskiej. Rzeki bardzo zmieniały koryta, wody rzeźbiły powierzchnię ziemi, żłobiąc wąwozy i jary [28].*



Brzask w pobliskim lesie (K.L.T.)

Okres pierwszych migracji naszych przaprzodków to około 5–4 tysięcy lat przed naszą erą. Na tereny dzisiejszej południowo-zachodniej Polski przywędrowały wówczas plemiona koczownicze, zwane „ludem ceramiki wstęgowej”. Ludzie ci pozostawiali po sobie już nie tylko naczynia kuliste, ale charakterystycznie dekorowane, o stożkowej stopie i wyraźnej szyi naczynia. Przyniesli także ze sobą wiele nieznanych na tych terenach narzędzi i umiejętności, przede wszystkim zaś uprawę roli motyką. Nieco później, w okolicach Gór Świętokrzyskich, osiedliło się tzw. plemię pucharów lejkowatych [63]. Swój wkład w rozwój kulturowy i materialny terenów Polski wnieśli także ludy kultury łużyckiej, plemiona nadbałtyckie, a nawet najeźdźcy celtyccy (III–IV w. p.n.e.), germańscy, czy w I–VI w. n.e. uciekinierzy przed najazdami Hunów na tereny Cesarstwa Rzymskiego. Migracje, rozwój społeczeństw i rozszerzające się coraz bardziej osadnictwo wywarły decydujący wpływ na zasiedlanie nieprzebranych dotychczas puszc.

Plemiona łowców i pasterzy, wędrujące dotychczas w poszukiwaniu zdobyczy, osiedlały się, znajdując dogodne siedziby wśród zalesionych wzgórz i dolin rzek. Rozpowszechniało się coraz bardziej pasterstwo i rolnictwo, a z czasem także garncarstwo i lokalne hutnictwo dymarkowe. Wywarło to ogromny wpływ na ówczesny rozwój cywilizacyjny – tworzono wspólnoty, narastało poczucie więzi z danym terenem, co stwarzało warunki sprzyjające powstawaniu pojęć narodu i kraju. Z jednej strony zapewniało to stabilizację osadniczą i poczucie bezpieczeństwa oraz stałość pożywienia, z drugiej jednakże zwiększało zapotrzebowanie na budulec i opał. Puszcza poczęła tracić swe zasoby – wzrastało pozyskanie drewna, zmieniały się granice lasu. Wizję obrzeży puszczy sprzed 2 tysięcy lat przedstawia Józef Ignacy Kraszewski w „Starej Baśni” [40]: *... rzeka płynąc nizinami równymi szerzej się rozlewała wśród błot świeżę zielonością okrytych. Ze wzgórze nagiego, na którym stali, widać było łąki i trzęsawiska, wśród nich moczary i jeziora mnogie, opasane gajami. Kilka strumieni zbiegało się tu z borów ku rzece. Las, wśród którego stanęli, wypalony był i zeschnięty na znacznej przestrzeni. Gąszcze, co go podszywały, spłonęły do szczętu, daleko więc w głąb jego sięgnąć było można okiem i dojrzeć nieprzyjaciela. Las dostarczał pożywienia i chronił – zarówno bezpośrednio swym puszczańskim charakterem, jak i pośrednio jako źródło budulca wałów obronnych. Tworzono je wokół osad i grodów w formie specjalnych dębowych konstrukcji skrzyniowych, wypełnianych gliną i glebą (przykład Biskupina). Na to wszystko potrzeba było coraz więcej i więcej drewna.*

Czynnik osadnictwa odegrał zatem znaczącą rolę w przeobrażaniu powierzchni naszego kraju. Przy narastającej liczbie lokalnych społeczności (plemion, rodów) brak dostępnej ziemi pod uprawę skutkowało, jak byśmy to dziś powiedzieli, zrębami zupełnymi lasu. Najprostsza forma wyrębu było podkładanie w puszczy ognia. Ludzie zyskiwali w ten sposób miejsce do osiedlania się, tworzenia pastwisk i pól. Tak powstawało pojęcie „polan” (wypa-



Gdy płonie las (K.L.T.)

lonych miejsc), charakteryzujące ludy słowiańskie zamieszkujące wówczas tereny między Odrą a środkowym Dnieprem. Paweł Jasienica w „Polsce Piastów” [28] podaje, że *technika wypaleniskowa posiada liczne odmiany. Ich cechą wspólną jest celowe podpalanie przez ludzi podszycia boru, puszczanie ognia między pnie drzew, niekiedy odarte z kory. Płomień wygasał, na ziemi pozostawała gruba warstwa popiołu. Teraz zjawiał się rolnik. Rzucił ziarno wprost w zgłiszczce, częściej jednak dziabał grunt motyką lub bruzdził radłem. Czasami raz tylko zbierał plon i następnego lata szedł z pożarem dalej, kiedy indziej obsiewał wypaloną przestrzeń dłużej, odbywał nawet pięć żniw, zanim ją porzucił. W tym wypadku popiołu dostarczały uschłe już tymczasem drzewa. Odziomków pni oraz korzeni nikt nie karczował i nie usuwał. Na utrzymanie jednego człowieka należało poświęcić 30 ha lasu, a przecież w puszczy były jeszcze wody, bagna, nieużytki. Wieś licząca 20–30 osób musiała zatem wypalać puszcze na powierzchni 6–9 km² rocznie [49].*

Z biegiem czasu i wraz z napływem nowinek technicznych, już w VIII w. n.e. rolnictwo wypaleniskowe przestało odgrywać dominującą rolę na rzecz orki sprzężajnej, w pierwszej kolejności w dzisiejszej Wielkopolsce. Puszcze wreszcie przestały dymić, choć regionalnie (Kurpie) tradycja ta istniała jeszcze setki lat. Istotną rolę w przeobrażeniach składu i struktury gatunkowej dawnych lasów, poza obecnością dużych roślinożerców, takich jak tur, tarpan, żubr, jeleń, łoś, odegrała hodowla zwierząt domowych. Bydło chętnie wypasano w lesie, gdzie znajdowało pożywienie, wodę i schronienie przed siekotą. W wielu regionach utworzyły się w ten sposób lasy pastwiskowe, w których kępy drzewostanu sąsiadowały z trawistymi polanami. Z czasem takie luki wypełniały się różnymi gatunkami drzew i ciernistych krzewów, tworząc bogate drzewostany mieszane [1].

Kolejne migracje, już w czasach nam bliższych, bo w XVI w., dotyczyły terenów południowej Polski. Łukiem Karpat przemieszczały się pasterskie plemiona wołoskie wraz ze swymi stadami owiec i bydła. Osadnicy zwykle tworzyli siedziby w pobliżu wody – rzek i jezior, ale zwykle w wyższych partiach gór, przede wszystkim w ucieczce przed motylicą wątrobową, chorobą dziesiątkującą ich stada na niżu. Kontynuowali dotychczasowe obyczaje, zarówno w uprawie ziemi, jak i kulturze. Gospodarka rolna oraz korzystanie z dóbr lasu nakierowane były jednakże na gospodarkę pasterską, do czego niezbędne było wylesianie zajmowanych obszarów.

Jakie były konsekwencje przyrodnicze technologii wypaleniskowych i karczowania lasu? Pamiętajmy, że były to tereny lasów naturalnych, w których tysiące lat formowały się i gleba, i ściółka, i skład gatunkowy. Ogień niszczył wszystko, a jego długotrwałe oddziaływanie w danym miejscu powodowało zagładę życia. Ginęły mikroorganizmy i grzyby glebowe, drobne zwierzęta i roślinność – pozostawała pustynia biologiczna. Gleba była wyjąłowiona, choć z bogatym nadkładem popiołów, ale przyroda i z tym potrafiła sobie znakomicie poradzić.

Wysterylizowane podłoże szybko było zasiedlane przez organizmy pionierskie, a na zasadzie pierwszeństwa pojawiały się bakterie glebowe i grzyby, także mikoryzowe. Było ich „w bród” w sąsiadujących lasach. Wysiewane rośliny uprawne korzystały z bogatego zasobu żywnych popiołów drzewnych i były wspomagane przez mikroorganizmy rozkładające celulozę. Na terenach, które na trwałe weszły pod uprawę, tworzyła się nowa jakość gleb rolniczych, te zaś, gdy je po kilku latach porzucano, bardzo szybko zarastały nowym pokoleniem lasu, zgodnie z naturą sukcesji wtórnej [41]. Na podstawie analiz pyłkowych, a także współczesnych badań ekologicznych, wiemy, że najpierw pojawiały się rośliny pionierskie, charakterystyczne dla łąk, pastwisk i ugorów, murawy lub wrzosowiska, a następnie pojedynczo lub grupowo drzewa leśne. Były to lekkonasienna brzoza, olsza i sosna – zależnie od bliskości lasu, wilgotności podłoża i żyzności gleby.

Wykonując wielki skok do współczesności, łatwo odnajdujemy analogie do zjawisk odtwarzania się lasu po pożarach. Zjawiska sukcesji na terenach popożarowych, w różnej skali i nasileniu, możemy obserwować i dziś. Pożary lasów na Dalekim Wschodzie, na Syberii czy pożary borów sosnowych w parkach narodowych na terenie Stanów Zjednoczonych AP i Kanady, jakkolwiek niszczą dane ekosystemy, nie powodują jednak ich trwałej destrukcji. Eliminacja drzew martwych, zamierających czy porażonych może zmniejszać zagrożenie chorobowe na danym terenie. Pożar pustoszy teren i przyczynia się do jego pustynnienia nawet w skali kontynentu (Australia Środkowa), z drugiej jednak strony umożliwia uruchomienie naturalnych procesów sukcesyjnych, odtwarzanie utraconych struktur, a nawet zapewnia rozwój drzewostanów innych gatunków drzew. Takim przykładem był pożar lasów w Parku Yellowstone w 1988 r., tworzonych głównie (w 80%) przez sosnę wydmową (*Pinus contorta*), ale także z udziałem sosny Banksa (*P. banksiana*), sosny żółtej (*P. ponderosa*) i sosny czerwonej (*P. resinosa*), których szyszki otwierają się dopiero w wysokiej temperaturze. Dzięki temu naturalnemu mechanizmowi możliwe było spontaniczne odtworzenie składu gatunkowego tych lasów, bez pożaru bowiem zjawisko takie nie byłoby możliwe. Po pożarze następuje wzrost różnorodności biologicznej, czemu sprzyja znaczne odsłonięcie powierzchni i nagromadzenie zasobnego w składniki mineralne popiołu. Proces ten, podpatrzony w przyrodzie, jest stosowany w Ameryce Północnej w kontrowersyjnej metodzie kontrolowanych podpałek (*prescribed fire*) [21]. W Polsce klasycznymi przykładami naturalnego różnicowania się składu gatunkowego roślin są pozostawione sukcesji wtórnej fragmenty pogorzelsk z 1992 r. na terenie nadleśnictw Rudy Raciborskie, gdzie pożar trwał dwa tygodnie [13], i Potrzebowice (ogień trawił las przez kilka godzin) czy też naturalne odnowienia pogorzelsk na niedostępnych poligonach wojskowych.

2. Wkracza cywilizacja...

2.1. LAS DLA PRZEMYSŁU

Rozwojowi osadnictwa i kultury materialnej na terenie Europy Środkowej sprzyjało wiele okoliczności – łagodny klimat, żyzne gleby, dogodne położenie geograficzne. Spławne rzeki i dostęp do morza umożliwiały transport i wymianę towarową na kierunku północ-południe (na przykład szlaki bursztynowe, spław drewna). Puszcze stanowiły wówczas własność monarchów – już od VIII–IX w. wszelkie prawa i obowiązki dotyczące lasów regulował władca kraju oraz ustanowiony przez niego nadzór leśny. Lasy były ważnym punktem oporu przed najeźdźcami, zwłaszcza jako „wały ochronne” wzdłuż granic państw, z tego względu ich wyręb był tu zakazany. Znaczącym epizodem w historii lasów i leśnictwa był wiek IX – okres, od którego wielu władców ustanawiało darowizny lasu na rzecz dworzan i wasali. Według dzisiejszych pojęć były to zaczątki powstawania lasów prywatnych [31]. Wówczas pojawił się także pierwowzór administracji leśnej, spełniającej kontrolę nad lasami i opłatami pochodzącymi z dóbr leśnych. Puszcze i wielkie kompleksy leśne stawały się przede wszystkim miejscem łowów ówczesnych władców, ale także źródłem pożytku leśnego. Lasy dostarczały drewna do budowy umocnień obronnych, domostw, dróg, okrętów. Średniowieczna Wenecja została rozbudowana na wbijanych w dno morza kłodach dębowych sprowadzanych prawdopodobnie także z polskich i litewskich puszczy. Powstawały wówczas typowo leśne umiejętności, takie jak myślistwo, bartnictwo, budnictwo; produkowano potaż, dziegieć i smołę, pozyskiwano żywicę. Każda wielka bitwa poprzedzana była łowami w lasach w celu zgromadzenia mięsa. Przed bitwą pod Grunwaldem łowy w Białowieży i innych puszczech

Gdy las choruje...

(1409 r.) trwały przez cały tydzień [27], a osolone mięso w beczkach spławiono Krzną, Narwią i Bugiem do Płocka [75]. Tworzył się zawód myśliwego-łowczego i leśniczego.

Kolejne łakome spojrzenie na lasy związane było z dalszym rozwojem gospodarczym ówczesnych społeczeństw. Dostrzegając problem głodu drewna, już w XVI w. monarchowie i nadzorcy lasów wprowadzali kary za uszczuplanie zasobów leśnych. W Europie w pierwszej kolejności zjawisko to wystąpiło w najbardziej uprzemysłowionych, jak na owe czasy (XVIII w.), krajach, gdzie bujnie rozwijało się hutnictwo szkła i żelaza, kopalnictwo węgla i warzenie soli. Zapotrzebowanie na drewno gwałtownie rosnęło, i to na drewno najwyższej jakości. Ówczesni władcy importowali, także z terenów Rzeczypospolitej Obojga Narodów [27], drewno na budowę statków, a także do konstrukcji umocnień. Szły pod topór wiekowe dęby, stare jawory, jodły, masztowe świerki i dorodne buki.

Porzucone pola wypaleniskowe i zręby zarastały nowymi gatunkami drzew, a przetrzebione puszcze goły rany. Z pozostawianych pni tworzyły się odrośla, tworzące gęste drzewostany odroślowe, o znacznie słabszej odporności na wiatr i choroby (dęby na Kaszubach,



Przedwiośnie na hali (najpierw był tu las...) (T.P.)

buki w Bieszczadach) i gorzej poddające się prześwietlaniu, czyli – jak byśmy dziś powiedzieli – zabiegom trzebieżowym.

Lasy, oprócz źródła surowca i materiału opałowego, stanowiły także miejsce intensywne wypasu zwierząt domowych. Jak podają źródła archiwalne z 1784 r., w drzewostanach jednego z sudeckich nadleśnictw bytowało 2753 szt. bydła, 819 koni i 16 200 owiec [77]. Potrzeba było miejsca do hodowli, łąk i pastwisk. Powiększała się liczba oraz areał hal i połonin. Wypas, z jednej strony, powodował szkody w drzewostanie (zgryzanie, wydeptywanie), ale z drugiej, przez zwiększanie dostępu światła i nawożenie odchodami zwierząt, zmieniał struktury zbiorowisk rozwijających się tam organizmów. Sprzyjał pojawianiu się gatunków, tworzył nowe biocenozy i ekosystemy (układ: hale, owce i krokusy).

Proces administrowania lasami najsilniej i najwcześniej rozwinął się na terenach Niemiec i Prus. Już w początkach XVIII w. wprowadzono zakazy dewastacji lasów dworskich, a silne poczucie troski o zachowanie lasów było przesłanką opracowania przez H. von Carlowitza w 1713 r. zasady trwałości gospodarki leśnej [32]. Również samorządy lokalne przestrzegały w miarę uporządkowanej gospodarki leśnej – na przykład na Żywiecczyźnie pod koniec XIX w. istniały już wspólnoty i spółki leśne, a także, oprócz dworskich – lasy gromadzkie i „ekwiwalentowe” [30].

Przemysł, niezależnie od epoki i miejsca, w którym się rozwijał, tworzył nowe stanowiska pracy i nowe dobra. Ale równocześnie szkodził, zarówno ludziom, jak i środowisku. Opisane zjawiska wpłynęły decydująco na zmniejszanie się powierzchni istniejących jeszcze wówczas naturalnych lasów jodłowych, dębowych, bukowych i jaworowych. Zjawisko to najostrzej wystąpiło na terenie Gór Izerskich, a było charakterystyczne dla Sudetów, a także Karpat.

Przytoczone powyżej zmiany szaty roślinnej, areału i statusu lasów stanowią ważny przyczynek w ocenie późniejszych zmian w stanie zdrowotnym drzewostanów rosnących na tych terenach.

2.2. DRZEWO-STANY

Ubywanie lasów naturalnych na terenie naszego kraju, zarówno w regionach górskich (Sudety, Karpaty), jak i na terenach północnych i północno-wschodnich, było konsekwencją gwałtownego rozwoju gospodarki przemysłowej w drugiej połowie XIX w. Podobnie działo się, często znacznie wcześniej, we wszystkich regionach Europy. Powstawały huty żelaza i szkła, kopalnie, garbarnie, cegielnie, papiernie, zakłady produkujące sukno i inne materiały. Zapotrzebowanie na drewno rosło lawinowo, a dogodnych miejsc do wyřębu lasu ubywało. Potrzebne było zatem nowe spojrzenie na lasy, z jednej strony na produkcję surowca drzewnego, z drugiej zaś na ochronę zasobów leśnych. Poczęły tworzyć się podwaliny planowej



Las gospodarczy w tradycyjnym porządku (Z.S.)

gospodarki leśnej, powstawały urzędy leśne, rozwijało się szkolnictwo ukierunkowane na zagadnienia leśnictwa. Miało to miejsce zwłaszcza na terenach Niemiec, Austrii i Prus. W miejsce pozyskiwania drewna w sposób dewastacyjny wprowadzano model gospodarki zrębowej, uwzględniający wieki rębności drzew poszczególnych gatunków. Wydaje się nawet dziś, że ten nowoczesny na ówczesne czasy model porządkowania struktury przestrzenno-czasowej drzewostanów zagospodarowanych miał pozytywny wpływ na rozwój zasobów leśnych i umożliwił realizację wielu celów stawianych przez społeczeństwo przed lasami.

Gospodarka leśna już od końca XVII w. oparta była na podstawach ekonomicznych, natomiast od wieku XVIII zyskała solidne podstawy polityczne i naukowe. Teorie opracowane na początku XIX stulecia przez leśników niemieckich W. Pfeila i M. Faustmanna głosiły zasady uzyskiwania maksymalnego dochodu pieniężnego z kapitału, jakim był las, nie zaś jak największej masy drewna [32]. Ich konsekwencją była jednak znaczna tolerancja dla dowolnego dysponowania lasem przez właścicieli, były masowe wyręby oraz wprowadzanie uproszczonych składów gatunkowych. W miejsce pierwotnych lasów wielogatunkowych, wielopiętrowych o złożonej strukturze – o ile las w ogóle odnawiano, a tak dozwalały prawa leśne Prus i od 1819 r. Hesji – tworzone jednowiekowe monokultury. Były to przede wszystkim szybko rosnące w tych warunkach klimatycznych odnowienia świerkowe, pochodzące z nasion różnego pochodzenia, rzadko z populacji lokalnych. Znane są przykłady stosowania w Sudetach czy w Beskidach (w lasach monarchii austro-węgierskiej czy w prywatnych posiadłościach Habsburgów) nasion rozprowadzanych w Europie przez jedną tylko firmę z Wiednia, a pozyskiwanych z bardzo różnorodnych geograficznie i klimatycznie obszarów – z terenów naddunajskich, regionu Morza Północnego czy Bawarii.

Panowało wówczas przekonanie, że właściwie prowadzone zręby zapewnią właścicielowi trwałość maksymalnego przychodu z lasu, a równocześnie oczekiwaną harmonizację dostaw surowca z zapotrzebowaniem przemysłu. Nie wzięto jednak pod uwagę, a może brakowało wówczas dzisiejszej wiedzy, że przyroda podlega własnym prawom wyznaczonym przez Naturę (Demokryt). Nieliczni jedynie, jak J.Ch. Hundeshagen czy O. Hagen, przeczuwając kryzys istnienia lasów w przyszłości, zabiegali o ich ochronę [72]. Mieli na względzie zarówno wpływ lasów na klimat i glebę, jak i konieczność zachowania lasów dla przyszłych pokoleń, co wizjonersko wyraził w 1804 r. L.G. Hartig, współtwórca nowoczesnego leśnictwa. Jego uwspółcześnione słowa stały się hasłem II Konferencji Ministerialnej nt. Ochrony Lasów w Europie – Helsinki 1993 r. [2]: *zasoby leśne i grunty leśne powinny być zagospodarowywane na zasadzie trwałości i zrównoważenia tak, by wyrażane wobec lasów potrzeby społeczne, ekonomiczne, kulturalne i duchowe człowieka były zaspokajane obecnie, jak i dla przyszłych pokoleń.*

Lasy, hodowane według klasycznych wówczas zasad niemieckiej szkoły leśnictwa, miały jednak za zadanie dostarczanie drewna jak najlepszej jakości, w jak najwyższej cenie. Karpa-

ty zostały wtedy pokryte praktycznie monokulturami świerkowymi, które zastąpiły rosnące tam drzewostany bukowo-jodłowe z udziałem jaworu, świerka i innych gatunków. Zalesiano – początkowo siewem w nieprzygotowaną glebę, a od 1880 r. przez sadzenie – także grunty uprawiane rolniczo i pastwiska. Stopniowo zaczęły pojawiać się rozmaite zaburzenia, zwłaszcza silne wiatry wywalające (lata 1897, 1909, 1916), czemu sprzyjała zarówno specyficzna dla tych terenów struktura przestrzenna drzewostanów, jak i płaski i płytko uformowany system korzeniowy świerka. Coraz większe kłopoty sprawiały owady z grupy korników oraz zawodnica świerkowa, również opieńki, których wzmożone występowanie rejestrowano już w latach 50. ubiegłego stulecia [57]. Drzewostany świerkowe z Istebnej, Wisły, Rycerki czy Ujsoł, sięgające wysokości 40 m, o wspaniałej strukturze drewna (także rezonansowego) i znakomitym materiale genetycznym, budziły zachwyt i skłaniały do zachowania ich w niezmienionej formie, ale równocześnie rodziły niepokój co do szans ich przetrwania. Niestety, w stosownym czasie (co najmniej 30 lat wstecz) z różnych powodów nie podjęto skutecznej i wczesnej przebudowy tych drzewostanów. W konsekwencji do niedawna większość kompleksów leśnych na terenie Beskidu Żywieckiego i Śląskiego cechował udział świerka powyżej 80% (Nadleśnictwo Węgierska Górką), a nawet 90% (nadleśnictwa Ujsoły, Wisła), będących w około 1/3 w wieku ponad 100 lat, a niejednokrotnie ponad 120 lat. Zmienne warunki pogodowe, zakwaszenie gleb przez imisje przemysłowe, huraganowe wiatry, gradacje owadów liściożernych, patogeny korzeni i anomalie temperatury stopniowo nakręcały spiralę śmierci tych drzewostanów, aby z początkiem 2003 r. zapoczątkować gradację korników i tragedię na miarę klęski ekologicznej w Górach Izerskich, na Szumawie czy w Bawarskim Lesie [17].

Dziś wiemy, jak czas bezlitośnie obnażył wszystkie błędy liberalizmu gospodarczego w zakresie leśnictwa, tworzenie – w pogoni za zyskiem – sztucznych układów przyrodniczych (drzewostanów na kształt agrocenoz). Przyroda we właściwy sobie sposób zwaloryzowała przekonanie o możliwości dominacji człowieka nad naturą, wręcz „ukarała” za schematyzmy gospodarcze. Jedyłą pociechą jest to, że równocześnie podpowiedziała kierunki dalszego postępowania i sposoby minimalizowania strat. W trosce o przyszłość lasu musimy to wykorzystać.

2.3. PRZEMYSŁ DO LASU

Wspomniano już wcześniej o wylesieniach spowodowanych potrzebą uzyskania zarówno dostępu do kopalni, jak i przestrzeni pod budowane manufaktury i zakłady o charakterze przemysłowym. Niezbędny dla tych potrzeb wyrąb lasu wiązał się z koniecznością pozyskania dużych ilości drewna zarówno jako budulca, jak i surowca opałowego. Działalność gospodarcza człowieka wyraża się jednak nie tylko bezpośrednim popytem na drewno,

ale także wieloma bezpośrednimi i pośrednimi tego skutkami. Rozwój przemysłu wywołał nieznanne dotychczas zagrożenia – zanieczyszczenia przemysłowe powietrza, gleby i wody o nowej szkodliwości dla przyrody i społeczeństwa.

Przedstawiając to zagadnienie chronologicznie, należy wspomnieć, że już w starożytnym Rzymie ograniczono w 235 r. n.e. lokalizację pieców topniczych i hut szkła do jednego tylko rejonu. Z kolei w Niemczech, w XIV i XV w., likwidowano nadmiernie dymiące w sąsiedztwie terenów miejskich wytopialnie metali i przenoszono je w dalsze okolice, ale równocześnie niestety bliżej lasów. W Anglii prawna ochrona powietrza atmosferycznego przed zanieczyszczeniami rozwinęła się za czasów Elżbiety I, a we Francji ujęta była w dekrecie Napoleona z 1810 r. Problem ten dostrzegano także w dawnej Rosji – dekret z 1920 r. zawiera zarządzenie o *konieczności zabezpieczania terenów zieleni przed szkodliwymi skutkami zanieczyszczeń przemysłowych*. Równocześnie tworzone zarządzenia dotyczące odnawiania i ochrony lasu, mające na celu zachowanie lasu jako formacji roślinnej [76].

Dziś już wiemy znacznie więcej o negatywnym oddziaływaniu imisji przemysłowych na las, zarówno na poszczególne organy drzew, jak i na mechanizmy ich funkcjonowania. Związane jest to, z jednej strony, z wpływem tlenków azotu, siarki, jonów metali ciężkich czy fluoru, z drugiej zaś ze zmianami odczynu wody opadowej, eutrofizacją siedlisk, przedłużeniem okresu drewnienia tkanek czy zakłóceniami w kwitnieniu i owocowaniu roślin. Zaburzenia te odnoszą się zarówno do organów nadziemnych roślin – igieł czy liści, pędów, pnia, jak i części podziemnych – korzeni. Dotyczą drzew, roślin runa, zwierząt, grzybów, zarówno na poziomie mikro: genu, komórki, tkanki, organu, jak i makro: organizmu, populacji czy zbioru populacji.

Wpływ przemysłowych zanieczyszczeń powietrza na rośliny może wyrazić się kilkoma reakcjami. Jedną z nich, najbardziej oczywistą z punktu widzenia strategii przeżycia roślin, jest neutralizacja skażeń na skutek indukowanych przez nie procesów metabolicznych. Uruchamiane są wówczas w komórkach różnego rodzaju związki (białka stresu, chelaty), a także następuje ograniczanie pobierania szkodliwych jonów. Możliwe jest to dzięki zmianom ekspresji genów przy nie zmienionej strukturze genetycznej danej populacji. Innym efektem oddziaływania imisji przemysłowych na rośliny są mutacje gamet organizmów, co w istotny sposób wpływa na skład puli genowej populacji, zmniejsza jej zdolności przystosowawcze do warunków środowiska. Kolejnym i być może najważniejszym efektem oddziaływania imisji przemysłowych na organizmy, powodującym zmiany ich mechanizmów obronnych, jest selekcja i zmiany składu pól genowych [67].

Na skutek oddziaływania imisji przemysłowych na środowisko leśne zmianom ulega struktura genetyczna populacji drzew, krzewów, a zapewne także i innych elementów ekosystemu, następuje zwłaszcza wzrost poziomu heterozygotyczności i polimorfizmu genotypowego. Przy niskich stężeniach skażeń środowiska uzewnętrznia się to lepszymi zdol-

nościami przystosowawczymi roślin i tendencjom ku homeostazie, jednakże przy wyższych skażeniach następuje ostra selekcja zawężająca ich niszę ekologiczną. Wysoka zmienność genetyczna takich populacji staje się wówczas przeszkodą adaptacyjną i może zubażać jej pulę genetyczną [67]. Załamaniu ulegają wówczas utrwalone w długich okresach zdolności przystosowawcze roślin, następuje przyspieszona eliminacja słabiej zaadaptowanych osobników czy populacji. Klasycznym tego przykładem było zjawisko tzw. zamierania lasów w Europie, w którym emisje przemysłowe miały swój udział zarówno jako czynniki predyspozycyjne, inicjujące, jak i współuczestniczące w spirali zagrożeń wg Maniona (1981) [55]. Ich rola jako swoistego „segregatora” stopnia wrażliwości lub tolerancji roślin na przemysłowe zanieczyszczenia środowiska wynikała z takiej, a nie innej struktury genetycznej poszczególnych osobników, m.in. z udziału heterozygot w subpopulacjach osobników. Ma to także istotne znaczenie w redukcjonizmie zmienności genotypowej w kolejnych pokoleniach, zmniejszaniu zdolności adaptacyjnych, a także bogactwa genetycznego (różnorodności) [67].



Pyłące sosny – początek nowego życia (M.M.)

Na szczególną uwagę zasługuje wpływ imisji przemysłowych na środowisko glebowe. W wypadku organizmów glebowych zanieczyszczenia wody i powietrza mają wpływ pośredni i wynikają ze zmian środowiskowych zachodzących w glebie pod wpływem zmienionego odczynu podłoża, zwiększonego w nich udziału anionów i kationów, a także ze zmodyfikowanej w tak zmienionych warunkach aktywności biologicznej mikroorganizmów. Przypomnieć należy, że gleba tworzy się w wyniku współdziałania pięciu klasycznych elementów – wietrzenia skały macierzystej i uwalniania składników pokarmowych, zasiedlających ją mikroorganizmów, ukształtowania terenu, oddziaływania klimatu i czasu. Imisje przemysłowe oddziałują na każdy z nich osobno oraz łącznie. Wpływają na tworzenie się substancji organicznych i składników pokarmowych, na skład atmosfery glebowej i dyfuzję gazów, na odczyn wody glebowej i wielkość potencjału oksydoredukcyjnego. Wraz z czynnikami stresowymi natury fizycznej wpływają na zjawiska denaturacji i dehydratacji enzymów, zmian w płynności membrany, zmiany szlaków metabolicznych. Modyfikują w ten sposób efekty zachodzących w glebie różnych procesów, tzn. mineralizacji, nityfikacji, amonifikacji, oddychania itd. [65].

Efektom zmian zachodzących w takim skażonym pod wpływem imisji przemysłowych środowisku glebowym (korzenie, mikroorganizmy, substrat) są daleko idące zmiany w funkcjonowaniu organizmów i zespołów roślinnych. Z punktu widzenia patologii lasu na uwagę zasługuje kilka występujących tu, dość istotnych zjawisk i procesów, a jednym z nich jest zmienność adaptacyjna grzybów tworzących z korzeniami (drobnymi) korzystne dla obydwu partnerów układy symbiotyczne, czyli mikoryzę. Już od ponad stu lat (Kamieński 1881, Frank 1885) wiadomo, że bez mikoryzy, odpowiednio dostosowanej do partnera i środowiska, nie ma prawidłowego rozwoju drzew [70]. Mikoryza, dzięki strzępkom grzybniom tworzącym na korzeniu tzw. mufkę (łącznie nazywaną grzybokorzeniem) i bardzo rozbudowanej sieci strzępek i ryzomorfów (tzw. grzybni ekstramatrykalnej), pobiera wodę z podłoża oraz umożliwia wchłanianie i transport składników pokarmowych (P, N, K, Ca, a także Zn, Cu, S; niektóre grzyby mogą korzystać z jonów NO_3^-). Jednocześnie komponent grzybowy mikoryzy tworzy mechaniczne i biochemiczne bariery kontrolujące potencjał patogeniczny grzybów i szkodników korzeni, np. produkuje antybiotyki, a także uczestniczy w detoksyfikacji jonów metali ciężkich i innych substancji szkodliwych dla roślin. To ostatnie zagadnienie jest szczególnie istotne w kontekście zwiększonej podatności drzew rosnących w warunkach oddziaływania przemysłu na infekcje grzybowe, zwłaszcza na patogeny korzeni [48].

Zarówno drzewa, jak i niektóre patogeny grzybowe w różnym stopniu reagują na oddziaływanie imisji przemysłowych. Opinie na temat negatywnego wpływu zanieczyszczeń powietrza, wody i gleby na stan zdrowotny drzew i zwiększoną przez to podatność na infekcje grzybowe, czy to pasożytnicze, czy saprotroficzne, są jednoznaczne. Imisje przemysłowe różnego rodzaju, a także ozon, powodują bezpośrednie zmiany w funkcjonowaniu komórek

i organów roślinnych, a także przebiegu mechanizmów decydujących o życiu osobniczym roślin i ich odporności. Stwierdzono, że drzewa rosnące w warunkach zwiększonego oddziaływania tlenków azotu (na przykład tereny w sąsiedztwie ZA Puławy) czy siarki (np. region GOP) wytwarzają innego rodzaju liście (igły), zwykle o zmienionej budowie anatomicznej, które mogą być łatwiej zasiedlane przez grzyby endofitowe [80, 83]. Zwiększona obecność azotu w powietrzu czy w glebie opóźnia fazę drewnienia komórek i wydłuża przy tym okres wegetacji, uwrażliwiając liście, pączki i pędy (na przykład dębu) na mączniaka, a także na wczesne przymrozki. Z kolei poglądy dotyczące bezpośredniego oddziaływania imisji, a zwłaszcza ich rozcieńczeń na same grzyby, a także na rozkład drewna drzew rosnących w warunkach skażeń gleby czy powietrza, są podzielone. Z jednej strony pewne związki chemiczne mogą ograniczać rozwój niektórych grzybów, na przykład mikoryzowych, czerniaka klonu czy grzybów powodujących wiosenną, a także jesienną osutkę sosny [38], z drugiej zaś różne związki (pestycydy, nawozy) mogą w pewnych rozcieńczeniach wpływać stymulująco na bakterie czy grzyby glebowe lub być tolerowane przez nie i unieruchamiane w trwałe kompleksy (na przykład przez grzyby mikoryzowe).

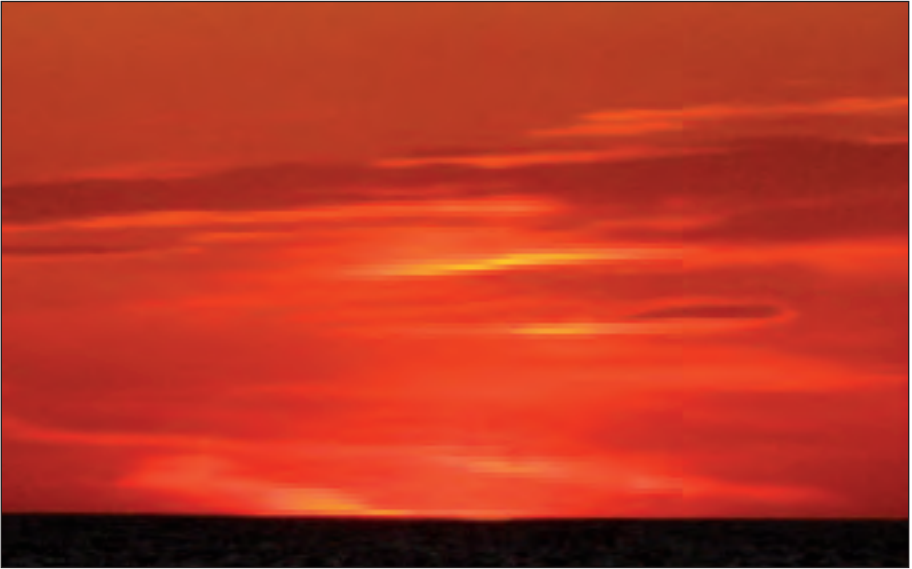
Nie stwierdza się natomiast jednoznacznych zależności pomiędzy strefami intensywności (wielkością imisji) oddziaływania przemysłu na drzewostany a stopniem odporności pochodzącego z nich drewna na rozkład grzybowy. Drzewa rosnące w warunkach zanieczyszczeń przemysłowych zwykle wykształcają drewno wąskostoiste, o niewielkich przyrostach rocznych i stosunkowo dużym udziale drewna późnego. Gęstość takiego drewna i duża zawartość w nim związków fenolowych oraz seskwiterpenów oddziałują raczej ograniczająco na infekcje grzybowe i rozkład enzymatyczny ścian komórkowych. Ponadto obecność w powietrzu czy w glebie leśnej niektórych szkodliwych związków chemicznych, na przykład tlenu czy podtlenu azotu, może korzystnie wpływać na produkcję biomasy pewnych grzybów wyższych, a także jako swoisty stymulator degradacji biologicznej ścioly czy drewna. Ma to istotne znaczenie w kształtowaniu naturalnego składu i struktury gleb leśnych [52].

Osobnym zagadnieniem jest oddziaływanie imisji przemysłowych na owady – ich behavior, tendencje do tworzenia ognisk gradacyjnych na terenach leśnych znajdujących się w różnych strefach skażeń środowiska czy warunki do tworzenia się oporu środowiska wobec owadów szkodliwych dla gospodarki leśnej. Problematyka ta ma swoją bogatą literaturę i liczne szkoły naukowe, kierowane przez profesorów Z. Schneidera, J. Dominika, Z. Capeckiego, J. Starzyka, Z. Sierpińskiego. Gdy las choruje z powodu skażeń przemysłowych, jest również atakowany, a często dobijany przez wiele owadów – foliofagów, kambiofagów czy ksylofagów. Są one ewidentnym ogniwem łańcucha przyczyn i skutków w przebiegu wieloczynnikowej choroby lasu, w której końcowym etapem jest zamieranie drzew i rozkład drewna powodowany przez organizmy grzybowe [33].

3. Środowisko zmienne jest...

3.1. UWARUNKOWANIA ZEWNĘTRZNE WZROSTU DRZEW

Elementy pogody – wiatr, opady, temperatura powietrza i gleby – zawsze znajdowały się w centrum zainteresowania człowieka, gdyż one – poza głodem – kształtowały warunki jego bytowania. Już w czasach prehistorycznych, w ucieczce przed zimą szukał nowych, cieplejszych miejsc do życia, a przed spiekotą i deszczem chronił się w jaskiniach. Dla lasu te elementy pogody są zjawiskiem naturalnym. W długim procesie ewolucyjnym (filogenetycznym) drzewa zdążyły przystosować się do lokalnych warunków klimatu, wykształcić mechanizmy zapewniające przetrwanie, ciągłość pokoleń. Bo to klimat, pospołu z warunkami glebowymi i dostępnością wody, kreował biocenozy i biotopy, wyznaczał zasięgi gatunków drzew, określał granice puszczy, bagien i pustyń. Także współcześnie (w holocenie) warunki klimatyczne są bardzo urozmaicone [47], co ma szczególnie istotne znaczenie dla naszych lasów z uwagi na położenie geograficzne Polski. Równoleżnikowy kierunek ułożenia gór i dolin oraz dominujący, od zachodu i południowego zachodu, kierunek wiatrów sprzyja ścieraniu się tu kilku mas powietrza, kształtujących przebieg pogody w ciągu roku. Są to wilgotne i chłodne masy polarno-morskie, oddziałujące z kierunku Islandii przez cały rok, suche zwrotnikowo-kontynentalne powietrze, przenoszone od południowego wschodu latem i jesienią, masy powietrza polarno-kontynentalnego, napływające zimą z kierunku północno-wschodniej Eurazji,



Tak wyobrażam sobie niebo w erze kenozoicznej... (Z.S.)



... a tak w epoce lodowcowej (Z.S.)

całoroczne prądy ciepłego powietrza zwrotnikowo-morskiego od południowego zachodu oraz mroźne prądy polarne od północy zimą i wczesną wiosną [91]. Zależnie od globalnych cyrkulacji powietrza i temperatury prądów morskich lokalne anomalie pogody i odstępstwa od przebiegu średnich wieloletnich, do których rośliny zdążyły „się przyzwyczać”, mogą pojawiać się w sposób nieprzewidywalny w różnych porach roku. Normy (średnie wieloletnie), wyliczone na podstawie długich szeregów czasowych, wskazują, że roczne temperatury powietrza wynoszą w Polsce średnio 7–8,5°C, roczna suma opadów zaś około 600 mm, przy czym na Kujawach opady nie osiągają 500 mm, podczas gdy w górach przekraczają 1000 mm. Wiatry są na ogół z kierunku zachodniego, dość silne, niosące dużo wilgoci z Atlantyku, natomiast w górach przeważają wiatry ciepłe, południowe [91].

Warunki wzrostu lasów kształtowane są także przez dostępność wód powierzchniowych, których właściwości zależą od podłoża i szaty roślinnej, a także od klimatu oraz działalności gospodarczej człowieka. Przez niemal cały kraj biegnie główny wododział Polski, od północy na południe wyznaczający zlewiska Odry i Wisły o różnych zasobach dostępnej wody. Zapewne związane jest to z przebiegiem jednostek tektonicznych, gdyż skośnie – od północnego zachodu (Szczecin) po południowy wschód (Hrubieszów) przebiega tzw. *strefa T-T*, będąca granicą styku głównych jednostek tektonicznych Europy. Oddziela ona prekambryjską platformę wschodnioeuropejską z fundamentem zbudowanym ze skał magmowych od platformy paleozoicznej ze skałami osadowymi (zachodnia i południowo-zachodnia część kraju) oraz od obszaru sfałdowań alpejskich (południowa i południowo-wschodnia część Polski). Powoduje to występowanie na przemian obniżen i wyniesień terenu, o różnej miąższości skał osadowych i nadkładu glebowego. Interesującym geologicznie utworem jest tzw. wał pomorsko-kujawski, przebiegający od Kołobrzegu po Opoczno i Góry Świętokrzyskie oraz uformowane równoległe do niego niecki brzeżne, utworzone w okresie kredy [36]. Powyższe fakty oznaczają dużą zmienność siedlisk leśnych, o różnym stopniu żyzności i wilgotności, wskazują na dużą plastyczność granic zasięgów gatunków drzew oraz determinują występowanie zbiorowisk naturalnych i składu gatunkowego drzewostanów, zgodnego z możliwościami siedlisk. Osobnym zagadnieniem, wartym poważnych badań naukowych, jest poznanie pól magnetycznych wywoływanych w danym regionie przez naprężenia skorupy ziemskiej oraz ich wpływu na wzrost drzew i na ich podatność na żery owadów (stałe ogniska gradacyjne, uporczywe pędraczyska) czy infekcje grzybowe (luki infekcyjne, tereny epifitoz).

Zarówno zmienny, nieprzewidywalny i pełen nieoczekiwanych anomalii przebieg warunków meteorologicznych, jak i ukształtowanie terenu, zróżnicowana dostępność wód oraz mozaikowość gleb odgrywają istotną i nie do końca poznaną rolę w przebiegu wielu zjawisk przyrodniczych w Polsce. Zjawiska te wpływają na wzrost drzew, indukują zaburzenia strukturalne rozwoju drzewostanów, sprzyjają także rozwojowi gradacji owadów i chorób

infekcyjnych. One właśnie determinują stan zdrowotny lasu i przebieg wielu procesów o charakterze ekosystemowym. Tak było w przeszłości i tak jest teraz, kiedy okresowe powodzie, huragany, susze lub pożary na krótki czas odmieniają lokalne warunki środowiska. Niszcząc jednak jedne komponenty ekosystemu, zapewniają nowe możliwości rozwoju innym, gdyż martwe fizjologicznie, uszkodzone czy nawet spalone fragmenty roślin dostarczają do gleby wiele związków odżywczych. Równocześnie zwiększa się dostępność energii słonecznej do gleby, umożliwiającą wzrost nowym gatunkom roślin – wyzwała się dzięki temu zjawisku możliwość rozwoju innych organizmów i zespołów w od nowa tworzącym się porządku.

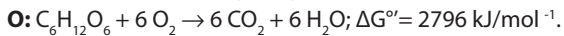
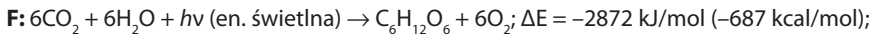
Rozwój poszczególnych komórek, zarówno roślin, jak i grzybów, jest ściśle regulowany przez odpowiednie mechanizmy biologiczne w warunkach optymalnej dla ich funkcjonowania temperatury otoczenia, wody i dostępności związków pokarmowych. W procesie ontogenetycznym te mechanizmy regulacyjne są kodowane genetycznie (przez odpowiednie sekwencje DNA), jednakże wykształcone w trakcie ewolucji procesy podlegają równocześnie



Na granicy ekosystemów (bez wody nie ma życia) (Z.S.)

presji środowiska, przez co zachodzące reakcje z natury rzeczy muszą uwzględniać wpływ różnych czynników egzogenicznych. Do czynników takich należą z pewnością także określone meteorologiczne elementy pogody (temperatura, woda, nasłonecznienie) oraz dobowe, sezonowe czy wieloletnie zmiany ich wartości, a zatem i intensywności oddziaływania na dany organizm.

Podstawowymi „równaniami życia” rośliny są dwa poniższe schematy, determinowane przez czynniki środowiskowe – światło, powietrze (tlen i dwutlenek węgla), wodę i temperaturę. Odnoszą się do przebiegu fotosyntezy (F) i oddychania (O), z natury rzeczy są uproszczone i podane na przykładzie glukozy [41]:



W wypadku grzybów „równaniem życia” jest reakcja hydrolizy celulozy rozkładanego drewna ($n =$ kilka tysięcy), przebiegająca w dwóch etapach:



Rozkład enzymatyczny celulozy przez endo- i egzocelulazy oraz celobiozy prowadzi kolejno do powstania celodekstryn \rightarrow celotetroz \rightarrow celobiozy \rightarrow D-glikozy, a w dalszej kolejności do uwalniania dwutlenku węgla oraz energii [8, 73].

W wypadku obydwu grup organizmów (rośliny i grzyby), poza energią i wodą w procesach rozwojowych, uczestniczą dwa niezmiernie istotne komponenty – tlen i dwutlenek węgla, których oddziaływanie na wszelkie aspekty życia na naszym globie jest fundamentalne. Wymienione wyżej reakcje funkcjonowania organizmów są w rzeczywistości niezwykle skomplikowane, zawierają wiele faz pośrednich, warunkowanych również przez liczne czynniki zewnętrzne. Są one szczegółowo opisane w podręcznikach z zakresu fizjologii i biochemii, stąd w tej pracy zostaną zasygnalizowane jedynie w kontekście oddziaływania organizmu grzybowego – patologicznego czynnika wywołującego chorobę infekcyjną – na roślinę, na las.

Anomalie w przebiegu temperatury i wilgotności mogą być istotnymi źródłami stresu dla rośliny, czyli jej reakcji na odmienne w jej rozwoju osobniczym czynniki (warunki) środowiska. Długotrwała susza i niedobór dostępnej wody albo jej nadmiar, wiosenne i letnie przymrozki, wysokie temperatury powietrza w okresie spoczynku zimowego czy szybkie i nieoczekiwane przemarzanie gleby w okresie jesiennym są czynnikami (stresorami), które w istotny – nagły lub umiarkowany – sposób wpływają na przebieg wielu procesów życiowych poszczególnych tkanek drzew. Rośliny na szczęście do pewnego stopnia „nauczyły się” reagować na stres i wytwarzać swoiste antidotum. Wysokie temperatury powietrza powodują denaturację enzymów (ratunek: synteza białek odpornych na wyższe temperatury), natomiast niskie temperatury zmniejszają płynność membrany błon komórkowych (ratunek: produkcja kwasów nienasyconych). Niedostatek wilgotności, powodujący zmiany potencjału wodnego, oznacza

z kolei dehydratację i zmniejszenie aktywności enzymatycznej (ratunek: adaptacja enzymów, akumulacja osmoregulantów) [65]. Powyższe stropy, zwłaszcza występujące w sposób nieoczekiwany i nasilony, zwykle wywołują nieodwracalne zmiany w funkcjonowaniu nie tylko komórek i organów, ale także drzewa jako układu biologicznego. W konsekwencji prowadzi to do powstawania procesów patologicznych dotyczących całych ekosystemów.

W literaturze często podawane są przykłady skutków niekorzystnego oddziaływania na drzewa insolacji, długotrwałych susz letnich czy skrajnie niskich temperatur okresu zimowego [7, 33, 83]. Na uwagę zasługuje także wzmożone w ostatnich latach występowanie burz z wyładowaniami atmosferycznymi – uderzenia pioruna (ładunek elektryczny) powodują uszkodzenia koron i korzeni nie tylko pojedynczego drzewa, ale także grupy drzew wokół, a powstający ozon może mieć wpływ na kwitnienie i owocowanie drzew.

Wymienione powyżej zaburzenia determinują przebieg wielu procesów zachodzących niekiedy przez dziesiątki kolejnych lat nie tylko w organizmie drzewa czy wroście drzewostanu, ale mają także wpływ na przebieg zjawisk o charakterze ekosystemowym. Wyjaśnia to zwiększoną podatność drzew na infekcje grzybowe i skłonność do ulegania gradacom owadzi, łatwość ulegania przymrozkom i silnym wiatrom w jednym czasie i na dużych obszarach leśnych.

3.2. ZWIĄZKI MIĘDZY PRZEBIEGIEM POGODY A AKTYWNOŚCIĄ PATOGENÓW

Analizy *ex post* wskazują, że susza w latach 1894–1902 wywarła negatywny wpływ na drzewostany w regionach górskich na dziesiątki lat. Średni opad wynosił wówczas 439 mm (w 1902 r. 177 mm), podczas gdy współcześnie najniższa wartość za ostatnie 50 lat wyniosła 605 mm (1984 r.). Również zima 1928/1929 i wahania temperatury między dniem a nocą, sięgające niemal 50°C (np. w Żywcu w lutym od –40,6°C w nocy do +3°C w dzień), spowodowały przemrożenie drzew wielu gatunków drzew liściastych i iglastych oraz w jego następstwie masowe występowanie opieńkowej zgnilizny korzeni (Beskidy). Konsekwencją zaistnienia tego zjawiska były trwające przez wiele lat gradacje wielu gatunków owadów leśnych – zwójek, jodłowców, korników, smolików, strzygoni i miernikowców [83].

„Zima stulecia” 1978/1979 również odcisnęła swoje piętno na drzewostanach wielu gatunków drzew leśnych, a konsekwencje przemrożenia korzeni i strzał notowane były przez długi czas w drzewostanach jodłowych, dębowych i świerkowych. Ich stan zdrowotny został dodatkowo osłabiony przez powódź (wiosna 1980 r.) i suszę (lata 1981–1983) oraz długookresowe gradacje brudnicy mniszki, barczatki, korników czy zwójek na przełomie lat 70. i 80. ubiegłego wieku.

Innym przykładem niekorzystnego oddziaływania czynników pogodowych na drzewa, mającego charakter zdarzeń (zaburzeń) ekstremalnych, było zamieranie pędów sosny w północnej Polsce w latach 1996–1997. Zjawisko to, w którym wzięły udział grzyby saprotroficzne (*Cenangium ferruginosum*, *Scolecconectria cucurbitula*) oraz owady z rodziny przszczarkowatych (Cecidomyiidae), zapoczątkowane zostało niekorzystnym dla drzew średnich i starszych klas wieku przebiegiem warunków pogodowych, tworzących efekt tzw. suszy mrozowej (sublimowanie cząsteczek wody fizjologicznej). Po typowej, mroźnej zimie, gdy temperatura powietrza w lutym 1996 r. wynosiła $-25,2^{\circ}\text{C}$, a w I dekadzie marca -10°C (Słubice), już w III dekadzie marca nastąpił nieoczekiwany wzrost temperatury powietrza do $12,7^{\circ}\text{C}$ i $18,4^{\circ}\text{C}$ w kwietniu (Słubice). Temperatura gleby wynosiła nadal poniżej 0°C , lokalnie przyjmowała wartości ujemne nawet na głębokości 1,8 m, średnio zaś w tym regionie kraju na głębokości 5 cm osiągała $-0,5^{\circ}\text{C}$. Przy trwającej zimowej dysfunkcji systemów korzeniowych, na skutek otwarcia aparatów szparkowych w okresie silnej insolacji (aktywna fotosynteza) oraz ciągłej transpiracji, wystąpił stres wodny – silne odwodnienie igieł oraz dezaktywacja chlorofilu. Przy niedoborze opadów oraz wzmożonej aktywności grzybów endofitowych i owadów wyraziło się to szybko narastającym żółknięciem i rudzeniem igieł sosny w koronach drzew. Zjawisko to wystąpiło na powierzchni ponad 1,6 mln ha drzewostanów sosnowych, z których wiele zamarło i zostało usuniętych [84].

Również jesienią 1997 r. anomalie w przebiegu temperatury powietrza spowodowały przemarznięcie większości sadzonek drzew liściastych w zachodniej części Polski. W komórkach o dużej zawartości wolnej wody, zwłaszcza gdy wskutek stosunkowo wysokich temperatur powietrza rośliny nie ulegają jeszcze procesowi hartowania (mało przepuszczalne membrany), a także przy małych przestrzeniach międzykomórkowych (pędy, korzenie), wewnątrz komórek tworzą się kryształki lodu, łatwo przebijające ściany komórkowe. Następuje pęknięcie błon komórkowych, dehydratacja protoplasmu, uszkodzenie cytomembran i plazmalemy, a następnie uwalnianie węglowodanów oraz innych związków stanowiących pożywkę dla bakterii i grzybów (co jest widoczne na korze w formie pęknięć i wycieków). Przy spadku temperatury poniżej -8°C dochodzi do denaturacji białek i śmierci komórek nawet wtedy, gdy kryształki lodu nie uszkodziły komórek [12, 41]. W rezultacie opisanych zmian o charakterze fizjologicznym w regionie tym odnotowano masowe straty w materiale sadzeniowym, dodatkowo spowodowane epifityjnym niemal wystąpieniem na uszkodzonych sadzonkach grzyba glebowego *Cylindrocarpon* spp. [38]. Nastąpiło także zmniejszenie stopnia vitalności drzew starszych klas wieku.

Klasycznym przykładem bezpośredniego, letalnego oddziaływania na roślinę temperatury powietrza (w tym przypadku – wysokiej) oraz bezpośredniej insolacji gleby jest niepasżytnicza zgorzel siewek. Siewki w szkółkach pozbawionych osłon czy systemów na-



A potem znów zaświeci słońce... (K.L.T.)

wadniających, ale także samosiejki w lesie (odnowienie naturalne), rosnące w warunkach bezpośredniego oddziaływania silnie nagrzanego gleby, w krótkim czasie giną. Pod wpływem palących promieni słonecznych (temperatura gleby może dochodzić do 60°C) woda obecna w przestworach kapilarnych gleby szybko wyparowuje. W krótkim czasie zamierają mikoryzy obecne w systemach korzeniowych siewek, a także strzępki grzybni ekstrapatrykalnej komponenta grzybowego w glebie. Brak wody dostępnej dla mikoryzy oznacza w rzeczywistości ograniczenie funkcjonowania siły ssącej korzeni i zanik transportu wody pobieranej z roztworu glebowego do całego organizmu siewki. Oznacza to także brak możliwości transportu soli mineralnych, zagęszczonych – wskutek odparowania wody – niejednokrotnie do stężeń letalnych. Oprócz zakłóceń w bilansie wodnym, wysokie temperatury powietrza i gleby powodują denaturyzację białka komórkowego, czyli zniszczenie wiązań wodorowych oraz zmiany rozpuszczalności białek, zniszczenie DNA, co prowadzi do śmierci rośliny. Kolejno postępującymi po sobie objawami tego zjawiska jest zanik turgoru, więdnienie pędu, zamieranie tkanek, wysuszenie rośliny. Uszkodzone komórki są łatwiej zasiedlane przez grzyby glebowe i inne mikroorganizmy, co zwiększa wielkość ich potencjału infekcyjnego. Zamierające siewki czy sadzonki tworzą bowiem rezerwuuar zakaźny, wpływający na udatność wschodów oraz zwiększający zagrożenie dla zdrowych dotychczas roślin [78].

Oddziaływanie skrajnie wysokich i niskich temperatur, do których rośliny w naszej strefie klimatycznej i lokalnie na danym terenie nie przystosowały się należycie, może mieć charakter zarówno negatywnego oddziaływania bezpośredniego, jak i pośredniego. Bezpośredni wpływ wysokich temperatur powietrza i insolacji odczuwają zwłaszcza drzewa o gładkiej, ciemnej korze (buk, świerk), gdy zamierają miazga i łyko, a korowina pęka, odsłaniając zarodnikom patogena dostęp do drewna. Warunki takie zaistniały w Polsce w latach 80. i 90. W mieszanych drzewostanach świerkowo-bukowych, na skutek zamarcia świerka (susza, opieńki, kornik, wiatr), a następnie jego usunięcia z powierzchni, w krótkim czasie zostały odsłonięte buki. Odnotowano wówczas symptomy zamierania buków, w którym udział miały predyspozycyjnie oddziałujące czynniki abiotyczne (pogodowe), powodujące oparzenie kory i zgorzel miazgi (tzw. śluzotok buka), oraz grzyby (*Neonectria* sp.) i mszyca (*Cryptococcus fagisuga*) [64, 83, 87, 92].

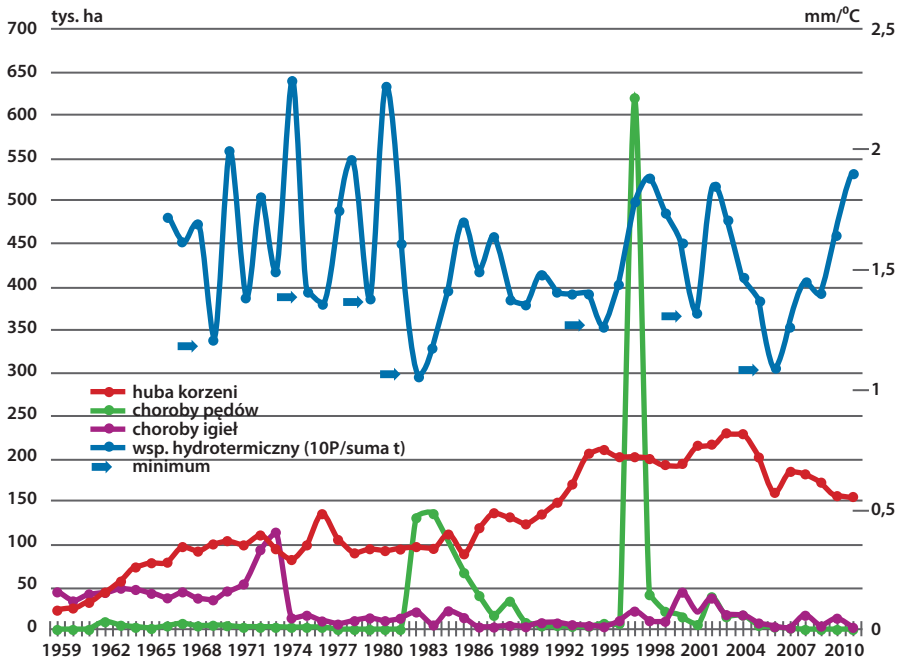
Niskie temperatury gleby, ujawniające się nie tylko w wyniku typowych dla naszego klimatu srogich zim, ale przede wszystkim anomalii termicznych (nagle spadki temperatury przy beżśnieźnej pogodzie), powodują także przemarzanie płytko rozwijających się w glebie korzeni. Dotyczy to zwłaszcza świerka, ale także sosny rosnącej na gruncie porolnym, co pośrednio ułatwia infekcję korzeni przez grzyby rodzaju korzeniowiec (*Heterobasidion*). Grzyb ten wykorzystuje wówczas aktywnie uwalnianą z uszkodzonych korzeni biotynę, której nie jest sam w stanie syntetyzować, oraz cukry proste [54]. W krótkim czasie następuje znacz-

ne zwiększenie lokalnego inokulum sprawcy. W wyniku zmian patologicznych (zamieranie, rozkład) dość szybko zmniejsza się objętość czynnego biologicznie systemu korzeniowego, a produkowane w fazie choroby metabolity patogena dodatkowo ograniczają witalność drzewa i predysponują do ulegania silnym wiatrom, a także zwiększają podatność na zasiedlanie przez owady [73].

Reakcje fizjologiczne i ekologiczne określonych gatunków grzybów na zmienne wartości wilgotności czy temperatury są na ogół znane i opisywane w literaturze mikologicznej czy fitopatologicznej [54]. Odnoszone są jednak zwykle do relacji bezpośrednich, w odniesieniu do pojedynczego gatunku czy rodzaju grzybów, i to w zależności badanych najczęściej w warunkach laboratoryjnych lub szklarniowych. Informacje o charakterze ogólnym, dotyczące zmian powierzchni zagrożenia chorobowego lasów pod wpływem elementów pogody w skali kraju lub kontynentu, są zwykle fragmentaryczne. Metodyczne badania i analizy statystyczne rozwoju chorób z udziałem patogenów grzybowych w kontekście oddziaływania elementów pogody podjęto po raz pierwszy w Polsce w 1987 r. z inicjatywy K. Rykowskiego. Dotyczyły one wieloczynnikowych ocen stanu zdrowotnego lasów Polski w związku ze zjawiskiem „zamierania lasu” [34, 44, 79, 84]. Dla chorób aparatu asymilacyjnego wykazano wówczas związki autokorelacyjne (wartości współczynników korelacji r) między długotrwałym brakiem opadów a wielkością powierzchni występowania chorób w roku następnym ($r = 0,533$), natomiast w wypadku chorób korzeni wpływ tego czynnika miał istotne znaczenie przez trzy kolejne lata przed (-3, -2, -1) wystąpieniem symptomów choroby ($r_{-3} = 0,521$; $r_{-2} = 0,524$; $r_{-1} = 0,526$). W analizach tych wykorzystano model prognostyczny ARIMA, który w roku 1994 z wysokim prawdopodobieństwem wskazywał rok 1997 [44] jako termin przewidywanej epifitozy grzybowej. Oceny wykonane *ex post* w pełni potwierdziły wiarygodność tej prognozy. Podobny charakter zależności wykazano w wypadku huby korzeni [60], przy czym statystycznie istotny wpływ zmiennych warunków pogodowych na drzewa uwidaczniał się nawet na trzy lata przed wystąpieniem zwiększonego obrazu symptomów chorobowych.

Zależność między przebiegiem ekstremów pogodowych, wyrażonych wartościami współczynnika hydrotermicznego Sielaninowa oraz wielkością powierzchni występowania wybranych chorób infekcyjnych wizualizuje, na przykładzie szeregu czasowego do 2010 r., prezentowana rycina. Oceny statystyczne relacji między tymi czynnikami oraz znajomość cykli biologicznych patogenów dają możliwość prognozowania rozwoju chorób infekcyjnych, co ma istotne znaczenie przy ocenie ryzyka gospodarczego. Po wystąpieniu różnych anomalii pogodowych (badano łącznie 117 wskaźników w 21 grupach czynników), w krótszym lub dłuższym okresie następuje znaczne obniżenie zdrowotności drzew. Wyraża się ono zarówno występowaniem specyficznych symptomów chorobowych oraz symptomów

niespecyficznych o podłożu wieloczynnikowym, a także zamieraniem pojedynczych drzew i całych drzewostanów. Na przebieg tych zjawisk decydujący wpływ mają przede wszystkim takie czynniki atmosferyczne, jak: temperatura powietrza w kwietniu, lipcu, wrześniu i październiku, suma opadów w kwietniu, czerwcu i wrześniu, a także liczba dni z opadami w okresie wegetacji, nawet do trzech lat przed wystąpieniem symptomów choroby [59]. Zróżnicowanie zagrożenia w skali Polski ma charakter regionalny, związany zarówno ze specyfiką dominującego typu klimatu (przede wszystkim opadów i temperatury), jak i charakterystyką drzewostanu (wiek, skład gatunkowy).



Występowanie chorób korzeni, pędów oraz igieł na tle wartości współczynnika hydrotermicznego (oryg.)

Występowanie określonych warunków meteorologicznych ma istotny związek z przebiegiem cykli rozwojowych grzybów, a niejednokrotnie ściśle warunkuje fazę infekcji czy owocowania i sporulacji (zarodnikowania) danego gatunku. Jakkolwiek proces zasiedlania podłoża może trwać przez cały rok, to jednak u wielu gatunków grzybów owocniki wytwarzane są w okresie lata i jesieni. Wysoka wilgotność powietrza przy powierzchni gleby sprzyja wówczas wytwarzaniu i uwalnianiu zarodników grzybów, a ciepłe prądy powietrzne umożliwiając



Drzewo żywe – inaczej (W.G.)

ich rozprzestrzenianie na duże odległości. Specyfika rozwoju osobniczego grzybów wyznacza cezury czasowe ich optymalnego wzrostu, determinowanego przez występujące wówczas warunki termiczne i wilgotnościowe [12]. Na przykład wspomniana wyżej pasożytnicza zgorzel siewek rozwija się zwykle wczesną wiosną, w okresie kiełkowania nasion i tworzenia systemu korzeniowego siewek, których wzrost stymuluje wysoka wilgotność gleby, coraz wyższe temperatury powietrza oraz wydłużający się dzień (długość fali i barwa światła). Również pasożytnicze lęgniowce *Oomycetes*, z uwagi na aktywne przemieszczanie się zarodników, do swego rozwoju wymagają wody i wyższych temperatur powietrza – strzępki *Phytophthora polonica* wykazują optimum wzrostu w temperaturze podłoża około 30°C [29, 62].

Grzyby rozkładające drewno, tzw. huby, których duże owocniki widoczne są na kłodach i strzałach, a także opieńki czy korzeniowce zasiedlające korzenie i pniaki – również lepiej rozwijają się (wytwarzają strzępki, tworzą owocniki) przy wyższej temperaturze podłoża. Korzystają przy tym z wody powstającej w trakcie enzymatycznej dekompozycji substancji drzewnej (celulozy, hemicelulozy, ligniny). Dzięki temu mechanizmowi biologicznemu tzw. martwe drewno, nawet pozornie suche, nie stanowi przeszkody w jego sukcesywnym rozkładzie, przy czym wilgotność podłoża wzrasta w miarę stopnia jego dekompozycji [14, 68].

Rozwój strzępek grzybów rozkładających drewno następuje także w okresie zimy, czemu sprzyjają wysokie ciśnienie osmotyczne oraz energia cieplna wydzielana w trakcie rozkładu celulozy i ligniny. Jak wykazano, temperatura otoczenia –30°C nawet sprzyja rozwojowi strzępek saprotroficznego *Phlebiopsis gigantea*, jednakże przede wszystkim w fazie generalizacji (rozwoju grzybni w substracie), podczas gdy w fazie kiełkowania zarodników ujemne temperatury są dla nich niszczące [78, 83]. Nie bez znaczenia jest także stymulujący rozwój zarodników czy grzybni wielu gatunków grzybów saprotroficznymi i pasożytniczymi wpływ specyficznej, i nie do końca wyjaśnionej, koncentracji (a może rozrzedzenia?) dwutlenku węgla i etylenu w strefie ryzosferowej, na powierzchni oraz wewnątrz rozkładanego drewna [25, 45].

Dla wielu gatunków grzybów, zwłaszcza tzw. grzybów dwudomowych, wymagających zasiedlania różnych gospodarzy i wytwarzania różnych form owocowania (np. rdze), anomalie pogodowe mogą być istotnym czynnikiem ograniczającym zrealizowanie pełnego cyklu życiowego. Osutka sosny, choroba wywołwana przez grzyb *Lophodermium seditiosum*, z udziałem *L. pinastri*, *Sclerophoma pythiophila*, *Cyclaneusma minor*, atakuje drzewa w wieku szkółki, uprawy i młodnika na powierzchni sięgającej średnio 16 tys. ha rocznie [89]. W okresie epifitoz, a przykładem są „lata osutkowe”: 1960, 1973, 1984, choroba ta może występować na wielkich obszarach (od Niemiec po Litwę, Białoruś i Ukrainę), obejmujących nawet kilkanaście milionów hektarów lasów [50, 83]. Igły infekowane są w okresie od wiosny aż do końca jesieni, a symptomem choroby są wówczas drobne punkty barwy żółtej i rudziejące igły. Je-

Gdy las choruje...

sienią, ale zwykle wiosną następnego roku, w igłach widoczne są czarne piknidia z zarodnikami konoidalnymi, a po opadnięciu igieł w kwietniu-maju grzyb tworzy w nich apotecja – miseczki barwy czarnej, zawierające zarodniki workowe. Gdy wilgotność powietrza przy glebie jest odpowiednia, zwłaszcza w maju-czerwcu oraz sierpniu-wrześniu, zarodniki są uwalniane z worków i infekują nowe igły, natomiast w okresie obniżonej wilgotności miseczki się nie otwierają. Opady deszczu w okresie wegetacyjnym sprzyjają rozwojowi miseczek i rozprzestrzenianiu się zarodników patogenu [54]. Te szczegóły z biologii patogenu są o tyle istotne, że zakłócenie przez zmienne warunki pogodowe każdego z elementów jego cyklu rozwojowego może zwiększać lub zmniejszać zarówno wirulencję sprawcy, jak i intensywność infekcji i rozwoju choroby. Dodatkową rolę odgrywa tu również modyfikowana przez warunki termiczno-wilgotnościowe podatność rośliny-gospodarza. Dla ułatwienia opisu zagrożenia pomija się współuczestniczącą, a może i synergistyczną w obrazie szkód, rolę owadów towarzyszących zwykle chorobie osutkowej – choinka szarego, zwójek czy smolików [53].



Cykl chorobowy trwa w najlepsze (T.P.)

Również dla rozwoju mączniaka dębu, choroby powodowanej przez *Microsphaera alphitoides*, przebieg warunków meteorologicznych ma bardzo istotne znaczenie. Ciepła i wilgotna wiosna sprzyja wzrostowi strzępek patogenu, widocznego na powierzchni liści w formie białego nalotu (skupiska zarodników konidialnych). Wraz z upływem czasu i przy występowaniu optymalnych dla tego grzyba wartości wilgotności powietrza i temperatury wytwarzają się czarne otocznie, a w nich worki z zarodnikami. Sprawca mączniaka, będący pasożytem bezwzględny, zamiera wraz ze śmiercią komórek (liści) dębu. W cyklu rozwojowym patogenu istotny jest również termin początku wegetacji dębu, ponieważ później rozwijające się liście są intensywniej porażane [58].

Przebieg elementów pogody może mieć odmienny wpływ zarówno na rozwój drzewa, jak i na rozprzestrzenianie się choroby. W wypadku patogenów korzeni istotne znaczenie ma temperatura gleby, głębokość jej przemarzania zimą, a także obecność wody dostępnej dla korzeni. Warunki te z jednej strony decydują o właściwym zaopatrzeniu korzeni w wodę i związki biogenne z podłoża, z drugiej zaś oddziałują pośrednio lub bezpośrednio na obecnego w korzeniach patogenu. Przemarzanie korzeni i występująca wówczas denaturacja białek powodują uwalnianie skrobi zapasowej, łatwiejszy dostęp do węglowodanów, co sprzyja ich łatwiejszemu przyswajaniu oraz aktywnemu rozwojowi strzępek patogenów. Zmiany w zawartości cukrów i aminokwasów w korzeniach drzew zmniejszają syntezę związków fenolowych czy enzymów o charakterze obronnym względem grzybni, również modyfikują ilościowy i jakościowy skład zespołów mikroorganizmów ryzosferowych [22]. Z kolei w wyniku dysfunkcji chlorofilu na skutek oddziaływania emisji przemysłowych, uszkodzenia mechanizmu pobierania wody z solami mineralnymi przez zniszczone korzenie drobne czy defoliacji igieł w wyniku żerowania larw owadów, powstają zaburzenia w transporcie wody i jej utrata wskutek nieustannej transpiracji [51]. Wyraża się to obniżeniem żywotności drzew, ich zwiększoną predyspozycyjnością na infekcje pasożytnicze oraz zasiedlanie przez owady kambio- i ksylofagiczne, co nieuchronnie prowadzi do zamarcia zaatakowanych organów i całych drzew [78]. Opady atmosferyczne, zaopatrując drzewo w wodę, sprzyjają wzrostowi witalności drzew, co w sytuacji stresowej zwiększa aktywność wielu procesów o charakterze odpornościowym. Procesy takie zachodzą wówczas zarówno w roślinie, jak i w biotycznym środowisku zewnętrznym, związanym z systemami korzeniowymi drzew – w zbiorowiskach grzybów mikoryzowych i antagonistycznych [23, 24].

W cyklu chorobowym drzewostanu patogeny grzybowe odgrywają zwykle rolę współuczestniczącą, jakkolwiek wśród innych czynników biotycznych mają charakter dominujący, co wynika z charakteru choroby infekcyjnej [44, 55, 83]. Na poziomie ekosystemu zmiany patologiczne są jednym z istotniejszych elementów procesów ekologicznych – chore drzewa, będące efektem stresu, stają się także źródłem kolejnych stresów, stymulując nowe zjawiska

z udziałem innych składowych ekosystemu [78]. Również owady, uszkadzając (żerowanie) korzenie, pędy czy aparat asymilacyjny drzew, wywołują zaburzenia w ich aktywności fizjologicznej (efekt defoliacji). Ma to zarówno wpływ na przebieg wielu procesów obronnych drzewa, jak i na ich przeżywalność w kolejnych sezonach wegetacyjnych [34, 35, 80, 83]. Opisany wyżej wpływ imisji przemysłowych na drzewa i drzewostany oceniany jest nie tylko na podstawie stopnia defoliacji koron drzew, ale także wymiernych wskaźników określających depozyt badanych związków i pierwiastków w igłach, glebie czy wodzie opadowej [89]. Niewątpliwie są to także bardzo istotne czynniki stresogenne dla drzew, bezpośrednio oddziałujące na systemy korzeniowe czy przebieg oddychania i transpiracji igieł i liści. Mają wpływ także na organizmy grzybowe, zarówno tworzące symbiotyczne mikoryzy, jak i na sprawców chorób. Należy w tym miejscu wspomnieć często pomijany, synergistyczny charakter współwystępowania imisji przemysłowych oraz owadów [82, 84].

Określone warunki termiczno-wilgotnościowe w różny zatem sposób determinują zmiany fizjologiczne zarówno poszczególnych organów (aparat asymilacyjny, korzenie), jak i całych drzew oraz ich predyspozycję wobec procesu infekcyjnego i dalszego rozwoju choroby. Również sprawcy poszczególnych chorób mogą odmiennie reagować na zmiany warunków meteorologicznych, ograniczać lub stymulować swój rozwój, co w konsekwencji określa zmienność, charakter i stopień przeżywalności drzew i drzewostanów. Ma to istotne znaczenie w kształtowaniu stanu zdrowotnego drzewostanów i trwałości przebiegu procesów przyrodniczych, zwłaszcza w obliczu przewidywanych zmian klimatycznych.

4. Las cierpi

4.1. CZY LAS KIEDYŚ CHOROWAŁ?

W poprzednich rozdziałach omówiono uwarunkowania geograficzne, klimatyczne i antropogeniczne, które wpłynęły na rozmieszczenie lasów w Polsce, na ich wzrost i rozwój. Podano także ważniejsze czynniki predysponujące drzewa do ulegania chorobom. Przypomnijmy, że zaliczono do nich zarówno ukształtowane przez naturę warunki siedliskowe (gleby polodowcowe, zróżnicowany klimat), jak i lokalne warunki pogodowe (amplitudy temperatur, susze, silne wiatry, nadmierne opady śniegu). Do tych przyczyn o charakterze wyjściowym, swoistego tła późniejszych zaburzeń i zmian w stanie zdrowotnym drzewostanów, należy dodać działalność człowieka. Dziś już wiemy, że w przeszłości miała ona względem lasu charakter płądrowiczny, a do niedawna realizowała model największej opłacalności produkcji i pozyskiwania surowca. Natomiast obecnie jest to oparta na jak najlepszej wiedzy działalność gospodarcza, prowadzona w przekonaniu o równoważnym godzeniu praw przyrody z oczekiwaniami społecznymi i uwarunkowaniami ekonomicznymi. Mimo tych zmian w poglądach leśnictwo od dwustu lat intuicyjnie kierowało się zasadami trwałości lasu, dzięki czemu lasy Europy mogą szczycić się wysoką i stale wzrastającą lesistością. Wpływ działalności ludzkiej w lasach na ich odporność, stabilność i różnorodność dostrzegany był już ponad 200 lat temu. Cytowany już von Burgsdorf [5] pisał ze smutkiem: *któż więc ten ogromny las zniszczył, kto rodzaie iego wygubił i tylko szczątki gdzie niegdzie zostawił? Historia i domysły odpowiadając mówią: Ten sam człowiek, który w lasach mieszkał, w nich żywił i krył się, ten pierwszym stał się Autorem zniszczenia lasów, on albowiem w społeczeństwa gromadzić*

Gdy las choruje...

się zaczynając, uczuł potrzebę pomnożenia i pielęgnowania tych ziemio płodów, którymi by dogodniej sam siebie, oswojonego zwierza i ptaka wyżywić mógł, rozpoczął zatem dla zrobienia sobie rodzajnych niw ogniem, zaostrzonym kamieniem a na ostatek ostrym żelazem obalać te dęby, z których w stanie natury żyjąc, brał swoje pożywienie...(..). I tym sposobem iak domyślać się wypada, niszczył ów ogromny ziemie okrywający las.

Wiemy, że oprócz ostoi puszczańskich na niżu i niedostępnych lasów górskich, już w XVIII–XIX w. na wzrost wielu drzewostanów miała wpływ działalność człowieka, były to bowiem zarówno drzewostany powstające naturalnie w wyniku odnawiania się lasu po wypaleni-skach, opuszczonych osadach czy pastwiskach, jak i zalesienia sztuczne z siewu i sadzenia. Dominujący wówczas cel ekonomiczny leśnictwa wymuszał uzyskiwanie określonych sorty-mentów lub (i) osiągnięcie efektów finansowych w formie maksymalnej renty leśnej. Czynniki zmniejszającymi rentowość gospodarstwa leśnego były wówczas wiatry „wywracające drzewa”, śnieg, a także owady leśne. W drzewostanach świerkowych owadem już rozpozna-



Natura była silniejsza (Z.S.)

nym, uznanym za szkodnika, był kornik drukarz. Już przed laty dostrzegano [5] związek między warunkami wzrostu drzew (sposobem zagospodarowania) a występowaniem kornika, wskazując przy tym celowość stosowania rębni zupełnych: *korzenie świerczyny, bardzo płytko pod powierzchnie ziemi rozciągają się, a naszym szturmy dla niej są niebezpiecznymi, dla czego lasy świerkowe nigdy przecinanemi, ale w pień wcinanemi bydź maiq. Gdysz nie tylko samo wyracanie od wiatrów drzew, które od zachodu zasłonę swoją utraciły, lecz ochwiwanie od wiatrów korzenia zsprawuię ubliżenie soków, ich zepsucie, a po nich głównego nieprzyjaciela świerczyny chrząszczyka tak zwanego Drukarz (u Lineusza Dermestes typograhus) zsprowadzenie, a przez iego rozmnożenie się, całych zspustoszenie lasów. Ze ten szkodliwy owad od niedawnych czasów w splądrowanych świerkowych lasach, nie tylko całe sztuki wysuszysy lasów, ale przez to przez rozmnożenie się onego, nayzdrowsze drzewa swierkowe zniszczonemi zostały, iest tego dowodną przyczyną nie znane i zle użyte gospodarstwo w tychże lasach.*

Przez długi okres nie kojarzono zjawisk wzmożonego zamierania drzew z obecnością patogenów grzybowych. Jakkolwiek symptomy chorób wielu roślin znane były już w czasach starożytnych, podawali je w opisach wiedzy botanicznej Teofrast (370–286 p.n.e.) czy Pliniusz Starszy (I w. n.e.), jednak na ogół nie łączono ich z konkretnymi organizmami sprawczymi. W wyżej cytowanym poradniku, w wykazie czynników wywołujących „szkody” w lesie, choroby infekcyjne w dzisiejszym pojęciu w ogóle nie występowały. Grzyby jako „bełdki” von Burgsdorf [5] zaliczał za współczesnymi mu do jednej z *siedm głównych familii to iest: 1) Bełdki, 2) Parosty, 3) Mchy, 4) Witwy, 5) Trawy, 6) Palmy, 7) Ziola*. Pod koniec XIX stulecia jako „lasom szkodliwe” wymieniane były przede wszystkim owady. Henryk Strzelecki w „Przewodniku dla Leśniczych” z 1876 r. wlicza najważniejsze wówczas szkodniki owadzie (nazwy ówczesne): dla drzew iglastych – chrabąszcz majowy, turkuć podjadek, kluć czarny, szeliniak sosnowiec, kornik dwuzębny, zwójka sokoweczka, kornik wielozębny, kornik wielki, cetyniec mniejszy, kornik drukarz, kornik sześćzębny, drwalnik paskowany, a jako foliofagi – barczatka sosnowka, sówka chojnówka, cetyniak sośniak, trąd sosnowiec, brudnica mniszka, zwójki, mól modrzewiowiec, mszyca modrzewiowa. Na drzewach liściastych stwierdzał szkody spowodowane przez chrabąszcza, kozioroga dębosza na dębie, bielojada jesionowca na jesionie, a także zwójkę zieloneczkę, brudnicę nieparkę, białkę rudnicę i białkę złotnicę, prządkę pierścienicę i miernikowca przedzimka.

Fitopatologia jako nauka rozwinęła się w zasadzie w XIX i XX wieku wraz z rozwojem wiedzy botanicznej, osiągnięciami optyki (mikroskop) i narastającą skalą problemów gospodarczych, zwłaszcza w uprawach rolnych. W podręcznikach fitopatologii leśnej z połowy ubiegłego wieku, zarówno klasyki światowej (Peace, Boyce, Gäumann), jak i polskiej (Orłoś, Mańka), pojęcie chorób drzew leśnych bierze swój początek w fitopatologii ogólnej, opisującej chorobę jako zmianę w przebiegu „normalnych” procesów życiowych (fizjologicznych,

anatomicznych, morfologicznych) rośliny, wywołaną przez czynnik patologiczny [15]. Wśród wielu wybitnych botaników i mikrobiologów tamtych lat, zajmujących się fitopatologią, wymienić należy, ku pamięci, takie nazwiska, jak: Pasteur, de Bary, Hartig, Koch, Brefeld, Sorauer, a także Polaków: Trzebińskiego, Zaleskiego, Garbowskiego, Siemaszkę, Kochmana [55].

Wraz z narastaniem szkód w drzewostanach i rozwojem mikrobiologii pojawiały się także pierwsze wzmianki na temat szkodliwości organizmów grzybowych. W archiwalnym „Podręczniku do odnawiania lasów” Nowickiego z 1901 r. znajdujemy interesujące informacje o przyczynach występowania chorób infekcyjnych: *wprowadzanie sosny na niewłaściwe siedliska pociąga za sobą często nader zgubne następstwa. Pominąwszy już owady zwójek, które na wyższych i niższych podgórzach trapią zagajniki sosnowe w nierównie większym stopniu niż na równinach, ostrzedz muszę przed zakaźnym grzybkim, skrętaczem sosnowym, który również często je nawiedza. Nie rzadkie są wypadki, w których nie pomogły środki ratunku i całe zagajniki trzeba było niszczyć do szczętu. Oprócz huba korzeniowego i podpieńka, obsiadają w ostatnich latach obłonniaki całe zagajniki na podgórzu i utrzymują się długo: podczas gdy choroba ta na piaszczystym niżu mija szybko, nieraz nawet niepostrzeżenie...*

Obumieranie drzewostanów z powodu chorób infekcyjnych było przedmiotem dociekań wielu poważnych badaczy już w przeszłości, zwłaszcza w Niemczech. Pierwsze wyniki metodycznych badań dotyczących zamierania starszych drzewostanów sosnowych opublikowano już 1908 r., a ich autor (W. Zimmermann) stwierdził, że zjawisko to powstaje w wyniku nieznaney choroby systemu korzeniowego (chodziło o hubę korzeni). W latach 30. ubiegłego stulecia już potrafiono rozpoznać sprawców infekcji korzeni drzew i zamierania całych drzewostanów – huby korzeni i opieńkowej zgnilizny korzeni. I choć prace naukowe w zakresie dogłębnego poznania ich biologii i epidemiologii publikowane są już od ponad 100 lat, sprawy tych chorób do dziś kryją swoje tajemnice.

Wybitny polski leśnik-hodowca S. Sokołowski, profesor Wyższej Szkoły Lasowej we Lwowie, w podręczniku z hodowli lasu z 1912 r. opisywał związki przyczynowo-skutkowe wpływające na zamieranie drzew i drzewostanów. Na uwagę zasługuje jego stwierdzenie: *drzewostany sosnowe nie ulegają wywaleniu przez wiatry ni szkodom od mrozów, okiść za to wylamuje znaczne czasem przestrzenie. W ostatnich kilku dziesiątkach lat niszczy młodą sosninę tak w szkółkach jak na zrębach grzyb (Hysterium pinastri), powodujący czerwienienie i opadanie szpilek, wskutek czego młode sosny giną. Chorobę tę zwiemy opadziną. Przybiera ona niekiedy tak poważne rozmiary, że utrudnia w wysokim stopniu odnowienie drzewostanów sosnowych. Wobec rozmaitych niebezpieczeństw (sarna, pędrak, gąsienice żyjące szpilekami i korniki toczące chodniki pod korą) sosna należy do gatunków o małej odporności. Było to jedno z pierwszych określeń wskazujących na rolę zjawiska odporności (i podatności) drzew na różne czynniki.*

4.2. ODPORNOŚĆ DRZEWA A PATOGENICZNOŚĆ SPRAWCY

Jakie są zatem czynniki wpływające na kształtowanie się odporności drzew na różne czynniki lub inaczej ujmując – podatności na infekcje pasożytnicze. Czemu sprawcy chorób roślin mają tak skomplikowane cykle życiowe, są tak trudni do rozpoznania i tak niełatwo jest minimalizować ich pasożytniczy rozwój? Tak łatwo niekiedy przezwyciężają różnego rodzaju bariery odpornościowe atakowanych roślin, a tak trudno jest ograniczać ich rozprzestrzenianie się – zarówno w pojedynczym organie, jak i w całym drzewostanie. Zakres tych zagadnień jest bardzo szeroki i niejednoznaczny do prostego zdefiniowania, a satysfakcjonujące odpowiedzi zapewne będą nieliczne. Okres i warunki, w których drzewa ulegają chorobie (moment infekcji), nie są bowiem zwykle znane. Nie jest stąd wiadome, czy zakażenie i w jego konsekwencji na przykład rozkład korzeni są przyczyną słabego wzrostu drzew, czy też drzewa o słabym wzroście miały większe możliwości ulegnięcia infekcji, a przez to wykazać większy stopień porażenia. Jedynie długotrwałe obserwacje na pojedynczym drzewie i bogatym materiale porównawczym mogą częściowo dać odpowiedź na te wątpliwości, prawdziwa bowiem przyczyna tak różnej reakcji drzew na chorobę infekcyjną tkwi zarówno w patogeniczności, wirulencji samych sprawców, w ukrytym charakterze ich bytowania, w skomplikowanym behawiorze cykli rozwojowych, jak i w strukturze (istocie) i funkcjonowaniu atakowanego organizmu. Patogen nie byłby patogenem, gdyby natura nie obdarzyła go genetycznie sprawnym instrumentarium ataku i przezwyciężania obrony gospodarza.

Zastanówmy się zatem, co powoduje, że patogeny, a zwłaszcza sprawcy chorób systemów korzeniowych, są tak groźne i tak trudne do opanowania w lasach zagospodarowanych. O stopniu patogeniczności grzyba decyduje informacja genetyczna przechowywana w jego DNA, która określa właściwości białek i powstających przy ich udziale kompleksów węglowodanów, podobnie jak o odporności rośliny-gospodarza przesądza jej DNA i określone przezeń właściwości analogicznych elementów strukturalnych. Patogeniczność lub inaczej wirulencja sprawcy choroby wynika z obecności w jego DNA genów kodujących enzymy odpowiedzialne za infekcję. Oddziałują one na układy odpornościowe gospodarza w celu zablokowania ekspresji jego genów odpowiedzi na infekcję, np. kodujących enzymy syntetyzujące związki chroniące przed atakiem enzymów i metabolitów patogenu [45, 68, 74]. Wypadkowa strategii infekcyjnej patogenu i strategii obronnej rośliny wyznacza przebieg (zapoczątkowania i zakończenia) choroby infekcyjnej. Mamy tu do czynienia ze swoistym fenomenem Natury, polegającym na tym, że w roślinie indukowany jest nowy stan biologiczny, który można określić jako stan „chorej rośliny” lub „rośliny atakowanej przez patogen”. Na skutek indukcji w roślinie syntezy różnych białek, której elicytorami (stymulatorami) są pierwotne i wtórne metabolity obydwu partnerów infekcji, powstają kolejne

kompleksy biochemiczne o charakterze fitoaleksyn, mające na celu przeciwdziałanie zagrożeniu i wyeliminowanie przeciwnika. W zależności od końcowego efektu ich działania może nastąpić z jednej strony wyzdrowienie lub (część) śmierć rośliny, z drugiej zaś obumarcie lub (część) rozwój osobniczy patogenu. Chaotyczny z początku stan biochemiczny i strukturalny (choroba) ulega uporządkowaniu, zanika entropia układu. Zdziawiająca jest dysproporcja między masą osobniczą patogenu – często jednym kielkującym zarodnikiem o średnicy mikrona, a jego ofiarą – wielkim, dojrzałym drzewem. Jakże aktywne i skuteczne muszą być enzymy atakujące tkanki drzewa, rozkładające błony komórkowe kory i łyka, wnikać do przewodów żywicznych wypełnionych aktywnymi seskwiterpenami czy do twardych komórek drewna, a do tego dezaktywujące enzymy obronne rośliny [47, 75].

Budowa i funkcjonowanie enzymów są opisane w szczegółowych podręcznikach akademickich i encyklopediach. Przypomnijmy, że enzymy to białka (proteiny) zdolne do katalizowania specyficznych reakcji poprzez obniżenie energii niezbędnej do ich zainicjowa-



Burza nad lasem (K.R.)

nia. Dzięki ich obecności reakcje w komórkach mogą przebiegać z bardzo dużą szybkością. W strukturze enzymu, opisanego daną nazwą, zawarta jest informacja o typie reakcji i substracie, na który dany enzym działa. U grzybów wykazano ponad trzy tysiące enzymów uczestniczących w różnych reakcjach, grupując je, zależnie od funkcji, w sześciu klasach: oksydoreduktazy, transferazy, hydrolazy, liazy, izomerazy, ligazy. Przebieg reakcji enzymatycznej ilustruje prosty schemat: $\text{enzym } E + \text{substrat } S \rightarrow \text{kompleks: enzym-substrat } ES \rightarrow \text{enzym } E \rightarrow \text{produkt } P$ [73].

Enzymy mogą składać się tylko z białek lub zawierać dodatkowe kofaktory, np. Mg^{2+} , Mn^{2+} czy koenzymy, np. witaminę B₁. Działanie enzymów w trakcie reakcji chemicznych może być hamowane bądź pobudzone przez inne specyficzne cząsteczki białkowe lub niebiałkowe – inhibitory lub aktywatory. Ogromne zróżnicowanie struktury i funkcji enzymów powoduje, że uczestniczą one zarówno w procesach wzrostowych, rozwoju i rozmnażaniu, jak i degeneracyjnych – chorobie, obumieraniu i rozkładzie. Na przykład rozmaite poli- i oligosacharydy, takie jak celuloza i skrobia czy polimer – lignina, są hydrolizowane do najprostszej formy – glukozy – przez różne enzymy: celulazy, hemicelulazy, glukanaazy, glukozydazy, lakazy, peroksydazy, amylazy itp., o czym decyduje determinowana genetycznie strategia życiowa organizmu.

Enzymy pełnią w procesach chorobowych szczególną i często specyficzną rolę. Rodzaj i kinetyka działania enzymów u grzybów korzystających z substratu zawartego w liściach czy igłach (na przykład *Microsphaera alphitoides*, *Lophodermium seeditiosum*) są inne niż u grzybów rozwijających się w korzeniach drzew iglastych (na przykład *Heterobasidion annosum*, *Armillaria ostoyae*) czy w pniach drzew liściastych (na przykład *Cryptodiaporthe populea*, *Phellinus igniarius*). Rzeczywistym efektem aktywności tak wyspecjalizowanych „patogenicznie” enzymów jest zarówno blokowanie transkrypcji i translacji genów (syntezy mRNA i ekspresji białek), jak i liza (rozpuszczanie) błon komórkowych i cytoplazmy gospodarza. Rozwój ciała grzyba, którego strzępki rozwijają się wewnątrz atakowanego organizmu, wiąże się z koniecznością zdobywania energii magazynowanej w ATP (adenozynotrifosforan – koenzym i wewnątrzkomórkowy nośnik energii metabolicznej). Jest to nierozzerwalnie związane z aktywnością i szybkością syntezy enzymów rozkładających substrat, specyficznych dla każdego rodzaju i gatunku grzyba, na ogół w obecności tlenu. Ta specyfika różnicuje gatunki grzybów zarówno pod względem aktywności patogenicznej i saprotroficznej, jak i aktywności względem gatunku atakowanego gospodarza. W tym ostatnim przypadku przykładem mogą być sprawcy huby korzeni – *Heterobasidion annosum* w korzeniach i bielu sosny oraz *Heterobasidion parviporum* w twardej świerka. Charakteryzuje to także aktywność osobników tego samego gatunku *Armillaria* spp. w różnych fazach rozwojowych – przykład grzybni podkorowej (*subcorticalis*) i grzybni podziemnej (*subterranea*) w formie ryzomorfów.

W trakcie wzrostu strzępek wewnątrz atakowanego organizmu grzyby generują, za pomocą enzymów błonowych, zwanych pompami protonowymi, tzw. elektrochemiczny gradient protonów, który jest niezbędny do pobierania substancji odżywczych. Enzymy błonowe, zwane ATP-azami sodowo-potasowymi, wykorzystują energię hydrolizy ATP do utrzymania gradientu jonów sodu i potasu po obu stronach błony. Uzyskane drogą osmozy związki odżywcze (energię) grzyby wykorzystuje do budowy swego ciała – strzępek grzybni (komórkowej lub komórczakowej), form owocowania oraz do zrealizowania zakodowanego genetycznie rozwoju ontogenetycznego (osobniczego) [74].

4.3. ZRÓŻNICOWANY CHARAKTER CHOROÓB INFEKCYJNYCH

Co się dzieje w drzewostanie, gdy zaczyna chorować drzewo? Aby odpowiedzieć na to pytanie, trzeba postawić kilka kolejnych. Dlaczego drzewo zachorowało, co było tego przy-



Zabójcza opieńka (K.L.T.)

czyną, jakie są konsekwencje choroby? Spróbujemy odpowiedzieć na najważniejsze wątpliwości, ale w odwrotnej kolejności.

Konsekwencją procesu infekcyjnego może być albo długotrwała choroba drzewa, połączona z destrukcją poszczególnych tkanek, albo nagła śmierć. W pierwszym przypadku drzewo może nadal pełnić swoje funkcje życiowe bez wyraźnych symptomów zewnętrznych lub okazywać je w (na) określonych organach. Jako przykład można podać, odpowiednio, hubę korzeni w świerku, powodowaną przez korzeniowca drobnoporego *H. parviporum*, oraz hubę sosny, wywołowaną przez *Phellinus pini*. W obydwu przypadkach o rozmiarze choroby i zasięgu jej występowania w danym osobniku świadczą objawy zgnilizny wewnętrznej drewna, widoczne w części twardzielowej po ścięciu drzewa, lub symptomy pośrednie w postaci owocników, wycieków żywicy lub dziupli wykutych przez dziecięły w rozłożonym drewnie. Świerk oraz sosna zainfekowane przez te gatunki grzybów mogą żyć przez całą kolej rębę [20, 83]. Odgrywają przy tym istotną i bardzo pozytywną (biocenotyczną) rolę jako składnik ekosystemu, aczkolwiek z punktu widzenia przemysłu drzewnego są mało- lub bezwartościowym surowcem.

Przykładem grzybów wywołujących śmierć niemal natychmiastową, trwającą godziny, miesiące, najwyżej 2–3 lata, są z kolei patogeny korzeni – u siewek grzyby zgorzelowe, u starszych drzew sprawcy opieńkowej zgnilizny korzeni (*Armillaria* spp.). Jeżeli patogenem jest *Microsphaera alphitoides*, wywołujący mączniaka prawdziwego dębu, to jako pasożyt bezwzględny zamiera wraz z gospodarzem (liściem, liśćmi na pędzie, sadzonką) – jest groźny w zasadzie tylko w szkółkach i uprawach. Inny charakter ma przebieg choroby obejmowanej wspólną nazwą „zamieranie pędów sosny”, powodowanej przez patogeny, pasożyty słabości, endofity lub nawet saprotrofy. Rozwojowi choroby sprzyjają anomalie pogody, osłabiające odporność drzew, a jej efektem jest zarówno zamieranie pędów na pojedynczych drzewach, jak i całych drzewostanów. Wspomnianym już przykładem takiego zjawiska było zamieranie koron drzew i całych drzewostanów sosnowych w północnej Polsce w 1983 r. z powodu *Ascocalyx* (*Gremmeniella*, *Scleroderris*) *abietina* czy w latach 1995–1997 z powodu sekwencji zdarzeń: 1) susza mrozowa w marcu 1996 r. (temp. powietrza w dzień +15°C i –10°C w nocy przy zamrożonej glebie), 2) uaktywnienie grzybów *Cenangium ferruginosum* i *Scolecocetria cucurbitula*, 3) wzmożona obecność pryszczarkowatych [85]. Z kolei obecność grzybów wywołujących osutki sosny, nawet w formie epifitozyjnej (1973 r.), mimo grozy, jaką wywołuje widok setek czy tysięcy hektarów upraw o rudych koronach, nie powoduje większych strat – o ile nie są uszkodzone pączki wierzchołkowe i nie występują pędraki chrabąszczowatych lub (i) smolik znaczoney.

Największym zagrożeniem, potencjalnym i rzeczywistym naszych lasów, zarówno na nizu, jak i w górach, są jednak patogeny korzeni – sprawcy huby korzeni (*Heterobasidion*

spp.) i opieńkowej zgnilizny korzeni (*Armillaria* spp.). Z uwagi na trwałość inokulum w podłożu (korzeniach i pniakach), sięgającą niemal 30 lat, mają one stały i niezmiernie groźny kontakt z korzeniami drzew zdrowych. Od wielu lat występują w Polsce na zbliżonej powierzchni po około 130–170 tys. hektarów każdy, predysponując drzewostany do ulegania gradacjom owadzi, silnym wiatrom wywalającym oraz innym czynnikom [90]. Patogeny korzeni cechuje dość duża zmienność gatunkowa, a także osobnicza. Specjalizacja wykorzystywania nisz ekologicznych (drewna w korzeniach i innych podłożach) sprawia, że przedstawiciele obydwu rodzajów – i *Heterobasidion*, i *Armillaria* – mogą współbytować w tych samych biocenozach, a nawet w tych samych pniakach. Stopień ich dominacji w danym środowisku jest determinowany konkurencją, nawet pomiędzy gatunkami danego rodzaju. W wypadku korzeniowca odnosi się to zarówno do *H. annosum*, jak i *H. parviporum*, w kontekście zasiedlenia drzew (pniaków) sosnowych i (lub) świerkowych. Podobne relacje kształtują współbytovanie *A. ostoyae* oraz *A. cepistipes* i *A. borealis* w odniesieniu do pniaków iglastych lub (i) liściastych jako baz pokarmowych. Rozgraniczenie obydwu populacji *Heterobasidion* na danym terenie może wynikać zarówno z braku hybrydyzacji heterokariotycznej (czyli braku możliwości łączenia się odpowiednich nici kwasów nukleinowych w genomach obydwu gatunków), jak i braku chimer (organizmów zróżnicowanych genetycznie) jądro-mitochondrialnych między tymi gatunkami patogenu [61]. Oznaczałoby to istnienie silnej bariery genetycznej, wzmocnionej selekcją wpływającą negatywnie na hybrydy.

Osobniki *H. parviporum* i *H. annosum* mogą współwystępować w tym samym pniaku świerka, jednak nieco odmienny sposób ich bytowania powoduje brak konkurencji o źródło energii. Mimo że pod względem wielkości inokulum w powietrzu, mierzonego liczbą zarodników na powierzchni pniaka, relacje między tymi gatunkami kształtują się jak 99:1, to jednak pod względem obecności grzybni w drewnie zainfekowanych pniaków są jak 46:54. Oznacza to, że zarodniki grzybów rodzaju *Heterobasidion* w powietrzu są zdominowane przez gatunek *H. parviporum* i dlatego tak łatwo zasiedlają powierzchnię pniaków. Obfitość wytwarzanych owocników, a przez to i obfitość zarodników, może wynikać także z wielkości pniaków świerka i możliwości zasiedlania dużej powierzchniowo bazy pokarmowej. Z kolei duży udział *H. annosum* wewnątrz drewna pniaków można tłumaczyć dużą plastycznością ekologiczną tego gatunku względem substratu, a zwłaszcza większymi zdolnościami saprotroficznymi rozkładu drewna świerka. Wynika z tego, że na powierzchniach, gdzie pniaki sosnowe nie występują lub są bardziej odporne na rozkład, w obecności *H. annosum*, *sensu stricto*, pniaki świerka stają się alternatywnym i odpowiednim środowiskiem rozwoju dla tego gatunku [61].

W lasach górskich patogeny korzeni są głównymi sprawcami chorób infekcyjnych, odgrywających rolę istotnego czynnika współuczestniczącego w zjawiskach wielkopowierzchniowego zamierania lasów. Na niektórych terenach głównym sprawcą zamierania drzew jest

Heterobasidion, stwierdzany nawet na 70–90% liczby drzew w drzewostanie [9], w innych zaś dominuje opieńkowa zgnilizna korzeni [91]. Diagnostyka obrazu szkód w drzewostanie, wykonywana na podstawie widocznych symptomów (przede wszystkim grzybni pod korą oraz owocników jesienią), może mylnie sugerować, że udział grzybów rodzaju *Armillaria* w zbiorowisku jest dominujący. W niektórych jednak drzewostanach udział *A. ostoyae* i *A. cepistipes*, a także w mniejszym stopniu *A. borealis*, rzeczywiście może być znaczny [91]. *A. ostoyae* to przede wszystkim patogen młodych drzew, zwłaszcza sosny zwyczajnej w uprawach; jego wirulencja maleje wraz z wiekiem drzew, z wyjątkiem drzew przeszłorębnych oraz rosnących w nieodpowiednich stanowiskach. Dwa ostatnie gatunki opieńki uważane są natomiast za grzyby saprotroficzne lub słabe wtórne patogeny [18]. Miejsce izolowania – grzybnia podkorowa oraz korzenie martwych drzew – wskazuje na przebieg procesu chorobowego. Większą częstość izolacji z grzybni podkorowej wykazuje *A. borealis*, natomiast *A. cepistipes* izolowana jest głównie z ryzomorfów znajdujących się w strefie korzeni drzew, z których wiele porażonych było także przez *H. annosum*. Oznaczałoby to, że w wypadku występowania obu grzybów na danym terenie *A. cepistipes* może saprotroficznie zasiedlać korzenie drzew dopiero po zabicciu drzewa przez *H. annosum* (lub zamarłego z innych jeszcze przyczyn). Grzyb *H. annosum* jest patogenem pierwotnym, natomiast obydwa wymienione wyżej gatunki *Armillaria* są raczej patogenami wtórnymi [69]. Rzeczywisty obraz szkód powodowanych przez korzeniowca w drzewostanach świerkowych jest znaczny, obecność sprawcy nie daje bowiem obrazu choroby w koronie drzewa – jest ona widoczna dopiero po jego ścięciu (zgnilizna wewnętrzna sięgająca nawet 15 m w górę strzały).

Strategie rozwoju poszczególnych gatunków grzybów rodzaju *Armillaria* (*A. cepistipes*, *A. gallica* oraz *A. ostoyae*) są bardzo różne. Dwa pierwsze gatunki tworzą zwykle długie, cienkie, lecz mocne i trwałe ryzomorfy w glebie i rzadziej są stwierdzane w postaci grzybni w pniakach. Kolonizują przez ryzomorfy drewno pniaków zarówno gatunków iglastych, jak i liściastych, jednak dla skutecznej infekcji niezbędna jest duża liczba ryzomorfów pokrywających powierzchnię korzeni. Opieńki do inicjacji ryzomorfów intensywnie wykorzystują substrat, ale mogą rozwijać się także bez bazy pokarmowej, na zasadzie wewnętrznej realokacji metabolitów [47]. Dlatego też łatwo adaptują się w glebie w celu wyszukiwania bazy pokarmowej. Gatunki te trudno wyeliminować przez poprawę warunków siedliskowych dla nowo wprowadzanych drzew, na przykład jodły, ponieważ sieć ryzomorfów może przetrwać: a) dzięki możliwości przekazywania metabolitów, b) przez zasiedlanie pniaków drzew iglastych jako baz pokarmowych, c) na skutek obecności w drzewostanie „starych” pniaków liściastych, d) ponieważ podrost liściasty nadal wzrasta pod okapem drzewostanu i stanowi atrakcyjną bazę pokarmową. Z kolei *A. ostoyae* w tym samym drzewostanie rozwija się w formie grzybni zasiedlającej drewno pniaków, rzadziej zaś w postaci ryzomorfów. Są one



Korzeniowiec wieloletni na sośnie – owocniki *Heterobasidion annosum* (M.M.)



Korzeniowiec drobnopory na świerku – owocniki *Heterobasidion parviporum* (Z.S.)

krótsze i wolniej rosną niż pozostałych gatunków opieniek i mniej efektywnie wykorzystują pniaki jako bazę pokarmową [6, 19].

4.4. ZAGROŻENIA BIOTYCZNE A ODPORNOŚĆ DRZEW

Jednym z podstawowych elementów strategii życia organizmów są ich mechanizmy odpornościowe względem czynników zagrażających lub mechanizmy ofensywne wobec innych organizmów. Zagadnienia te mają szczególne znaczenie w przebiegu choroby infekcyjnej i odgrywają zasadniczą rolę w wypadku ataku (infekcji) organizmów pasożytniczych. Jak wspomniano wcześniej, w układzie „gospodarz – patogen” mamy bowiem do czynienia z powstawaniem nowego jakościowo organizmu „chora roślina”, w którym przebiegają skomplikowane reakcje przyczynowo-skutkowe, indukujące różne enzymy i wyzwalające metabolity wtórne. Zupełnie inaczej przebiegają zjawiska patologiczne u drzew w wypadku żerowania owadów. Dochodzi wówczas do nagłego ubytku tkanki i wyzwalania przede wszystkim reakcji traumatycznych. Indukowane są reakcje wtórne, także o charakterze odpornościowym, zatrywane są też poszczególne komórki przez wtórne metabolity. W takim wypadku termin „defoliacja” w odniesieniu na przykład do brudnicy mniszki oznacza literalnie – „ogałanie z liści”, żerowania mszyc – „wysysanie soków”, a nakłuwania pędów przez smrekuna świerkowca – „pobudzanie rośliny do wytworzenia ochrony dla składanych jaj”. Pobieranie pokarmu przez grzyby i owady ma zatem zupełnie inną etiologię, tak jak inne są symptomy ich rozwoju osobniczego oraz inne mechanizmy zachowania gatunku. Łączy je jednak wspólny gospodarz – drzewo oraz jego mechanizmy obronne [80, 81].

W ekologii owadów leśnych istnienie zjawiska odporności u drzew odgrywa znaczącą rolę. Postęp wiedzy w tym zakresie na przestrzeni ostatnich lat jest widoczny przede wszystkim z uwagi na wykorzystywanie technik molekularnych [88]. W fitopatologii stosowany jest termin odporności *non-host*, opisującej brak możliwości patogenu do zainfekowania rośliny z powodu braku w roślinie „czegoś”, co patogen potrzebuje do rozwoju, lub z powodu obecności związków niekompatybilnych z patogenem [46]. Termin ten jest rzadziej stosowany w literaturze dotyczącej odporności drzew względem owadów, być może dlatego, że istotnym elementem odróżniającym owady od grzybów w tym zakresie jest ich skomplikowany behawior, a zwłaszcza bezpośrednio odnoszące się do rośliny-gospodarza ich odżywianie i rozmnażanie. Te fragmenty rozwoju osobniczego owadów determinowane są zarówno przez ich indywidualną strategię życiową, jak i przez określone warunki fizyczne i biochemiczne rośliny, stąd trudność opisanie tej *non-host resistance* względem poszczególnych gatunków owadów. Termin ten jest zwykle wyjaśniany jako fenotypowy czynnik kształtowany przez czynniki biotyczne i abiotyczne [88].

Gdy las choruje...

W zjawisku odporności roślin na owady ważną rolę odgrywają: metabolity pierwotne (azot jako najważniejszy składnik odżywczy dla wzrostu i przeżycia owadów, niektóre węglowodany) oraz metabolity wtórne, naturalne i indukowane wskutek żeru (terpenoidy, fenole, taniny, alkaloidy). Istotne są także czynniki fizyczne (twardość struktury roślin, włoski na powierzchni organów roślin) i fenologia (zgodność w czasie obecności owada i odpowiednich tkanek rośliny jako pokarmu lub miejsca rozrodu, składania jaj). W rozwoju populacji owadów, zwłaszcza kambiofagicznych (przykład kornika drukarza), niezwykle ważnymi czynnikami dla jego dynamiki są jakość pokarmu i wielkość bazy (liczba i wielkość drzew określonej kondycji), zapewniającej skuteczne zasiedlenie, rozwój osobniczy i wywiedzenie potomstwa. Mechanizmy informujące owady o takiej sytuacji nie są do końca poznane, mają one charakter chemiczny, a ich źródłem są zarówno same drzewa (np. żywica i jej metabolity), jak i inne osobniki tego samego lub innego gatunku (feromony, kairomony). Zagadnienia te są szeroko opisywane w literaturze zarówno z zakresu entomologii, jak i ochrony lasu



Czy te drzewa przetrwają gradację korników? (Z.S.)

– zostaną tu jedynie zaszyfrowane z uwagi na ich związek z odpornością (podatnością) drzew oraz z grzybami, współuczestniczącymi w chorobach lasu.

Drzewa dysponują wieloma uwarunkowanymi genetycznie mechanizmami obronnymi przed atakiem owadów (także grzybów). Są to mechanizmy „konstrytuwne”, związane z unikaniem czynnika stresowego, takie jak grubość kory, zwiększona zawartość garbników w korze czy ligniny w łyku, wielkość przewodów żywicznych, obecność związków fenolowych. W momencie zaatakowania rośliny (żerowanie) stanowią one pierwszą barierę obronną, a ich komponenty oddziałują na owady bezpośrednio. Na skutek reakcji traumatycznych, z systemu przewodów żywicznych w biele uwalniane są aktywne biologicznie kwasy żywiczne i monoterpeny, a z tkanek parenchymatycznych łyka rozpuszczalne fenole oraz inne kompleksy związków polifenolowych. Obezwładniają one chrząszcze czy larwy (a także towarzyszące im grzyby) bezpośrednio (kwasy żywiczne: mechanicznie – zalewanie, krystalizacja żywicy), wywołują też określone reakcje biochemiczne (terpeny: repelentnie, toksycznie lub poprzez wpływ na zmianę mechanizmu funkcjonowania układów). Wskutek wypływu żywicy następuje ucieczka owadów z atakowanego drzewa, a emisja wydzielanych przez nie związków antyagregacyjnych może zatrzymać tendencję do dalszego żerowania. Podobny efekt wywołują polifenole uwalniane z komórek miękiszowych łyka drzew, działające antyfidantnie (odstręczają od pokarmu) na owady, a także antygrzybowo [46].

Atakowane (zranione) przez owady drzewo rozpoznaje strukturę zagrożenia oraz uruchamia nowe, „indukowane” mechanizmy odpornościowe, utrudniające zasiedlanie gospodarza. W wyniku obecności aktywatora indukowanego przez żerujące owady następuje transkrypcja genów (synteza mRNA), wyrażająca się wzrostem syntezy specyficznych związków odpornościowych [46]. Aktywowane są odpowiednie geny, a następnie syntetyzowane enzymy intensyfikujące wypływ żywicy, otwierające nowe szlaki jej przepływu, następuje wysycenie okolicznych komórek terpenami i związkami fenolowymi. Drzewo „się broni”. Jednakże uwalniane związki chemiczne zawierają kolejne informacje dla owadów – o osłabieniu drzewa i możliwości bezkarnego zdobycia pokarmu czy o możliwości wywiedzenia potomstwa. Informowane są osobniki tego samego gatunku do gromadzenia się (naturalny u owadów i syntetyzowany przez drzewo feromon agregacyjny), odstraszeni potencjalni konkurenci (feromony repelentne). Z chwilą przerwania obwodu miazgi i łyka przez owady żerujące pod korą drzewa (podobnie jak w wypadku dezaktywacji tych tkanek przez toksyny grzybów), następuje zanik przepływu asymilatów do korzeni, a także związków pokarmowych i wody w kierunku korony. Drzewo choruje i powoli zamiera. Na skutek wygasania i zaniku procesów odpornościowych tkanki są wtórnie zasiedlane przez różnego rodzaju grzyby i owady. Wydzielana w coraz słabszym tempie żywica zmienia swój skład chemiczny, powstają wtórne metabolity oraz związki charakterystyczne dla fazy zamierania (fermenta-

cja, procesy rozkładu tkanek). Związki te są informacją chemiczną dla innych grup owadów o dostępnej bazie pokarmowej. Drzewo poddane silnemu żerowaniu (mimo uruchomienia wszystkich możliwych mechanizmów obronnych jednak ulega) przestaje pełnić swoje osobnicze funkcje życiowe [10].

Pozytywnym przykładem współdziałania owadów i grzybów jest wykorzystywanie owocników grzybów kapeluszowych czy hub na miejsce schronienia i bytowania (żerowania, wywodzenia potomstwa) owadów (*– Inne pospólstwo grzybów pogardzone w braku – Dla szkodliwości albo niedobrego smaku, – Lecz nie są bez użytku: one zwierza pasą – I gniazdem są owadów, i gajów okraszą* [56]). Mikroskopowe grzyby strzępkowe (tzw. pleśniowe) wielu gatunków wręcz wiążą swój rozwój z zachowaniem niektórych owadów [3]. Jednakże niekiedy tego typu „symbioza” może mieć negatywny wpływ na rozwój drzew. Doskonale znana jest holenderska choroba wiązków (*Ophiostoma ulmi*, *O. novo-ulmi*, forma konidialna: *Graphium ulmi*), której przebieg jest wyrazem wektorowego przenoszenia zarodników i fragmentów grzybni przez ogłódki (*Scolytus* spp.) w czasie ich żeru uzupełniającego w koronach drzew. Rozwijająca się w zranionych miejscach grzybnia wnika do naczyń, a utworzone następnie zarodniki, wędrując wraz z sokami po całej koronie, zwiększają rozmiar choroby. Na skutek wydzielanych enzymów i wtórnych metabolitów zamykają się naczynia, co prowadzi do wędnięcia pędów. Kolejne zakażenia wywołują zamarcie całego drzewa [54]. O skali i intensywności przebiegu tego zjawiska w większym stopniu decyduje wirulencja patogenu i wielkość populacji ogłódków niż naturalna czy indukowana odporność drzew.



Kornik drukarz w całej krasie (W.J.)

Rola grzybów – zarówno „współpracujących” z kornikami, takich jak *Ceratocystis polonica*, *Ophiostoma bicolor* i innych grzybów ophiostomatoidalnych (25), jak i patogenów korzeni obecnych w korzeniach drzew atakowanych przez owady (*Armillaria* spp., *Heterobasidion* spp.) – jest jeszcze niewystarczająco poznana i wyjaśniona. Na uwagę zasługuje zwłaszcza swoista zbieżność występowania na świerku, a może nawet „współdziałania”, korników i opieńki. Wiadomo *post factum*, że na części zasiedlanych przez korniki drzew w pniakach oraz pod korą strzał stwierdza się obecność opieńki. Nie są jednak analizowane systemy korzeniowe, a zwłaszcza korzenie cienkie (o średnicy powyżej 3 mm). Wynikać z tego może teza, że korniki w pierwszej kolejności atakują konkretne, już osłabione drzewa, a te zainfekowane przez opieńki niewątpliwie do takich należą. Jakie zatem zachodzą procesy biochemiczne w drzewie zaatakowanym przez opieńkę we wczesnej fazie infekcji? Czy te procesy, a właściwie powstające w ich wyniku metabolity, mogą być sygnałem dla owadów, że drzewo jest „osłabione” lub że stanie się dobrą bazą do złożenia jaj i rozwoju larw?

Coraz więcej wiadomo o podstawowych reakcjach biochemicznych zachodzących w fazie wyszukiwania przez korniki potencjalnego gospodarza, odnoszących się do czytelnych dla owadów sygnałów – zarówno ze strony drzewa (żywica, soki komórkowe, enzymy), jak i grzyba (metabolity wtórne) [3, 10, 11]. Również na temat fazy zasiedlania drzew przez kornika jest już znacznie więcej informacji. W sprzyjających dla rozwoju populacji warunkach pogodowych agregacja agresywnych osobników kornika drukarza, tzw. chrząszczy pionierskich (tropicieli?), może trwać zaledwie kilka dni, ich receptory odbierają bowiem sygnał w postaci lotnych związków wydzielanych przez osłabione drzewo (żywica, fenole), stanowiący impuls do gromadzenia się [46]. Mogą to być wytwarzane *ad hoc* związki terpenowe lub enzymy, w tym także aktywowane w trakcie nieoczekiwanego metabolizmu komórkowego, zainicjowanego na przykład w wyniku infekcji korzeni przez opieńkę. Przemieszczające się wraz z roztworem wodnym w górę korony produkty rozkładu miazgi czy łyka przez grzybnię opieńki (także związki fenolowe) lub (i) metabolity wydzielane przez strzępki, mogą okazywać się elicytorami wyzwalającymi kolejne reakcje przyczynowo-skutkowe.

Jak dotąd nie potwierdzono jednak w badaniach biochemicznych wyraźnego i bezpośredniego związku między kornikiem a grzybnią opieńką (a także grzybnią sprawcy huby korzeni), polegającego na atakowaniu przez chrząszcze drzew znajdujących się we wczesnej fazie infekcji pasożytniczej [10]. A może Natura sama obmyśliła swoistą jej strategię, polegającą na naturalnej wymianie składu gatunkowego drzewostanu rosnącego na nieodpowiednim doń siedlisku, wymianie powodowanej wspólnie przez owady i grzyby? Można by wówczas przyjąć, że pewne produkty metabolizmu u takiego drzewa stają się wyjściowym sygnałem dla grzybni, tak jak w wypadku witaminy B₁, wydzielanej przez korzenie sosny, witaminy, której grzybnia *Heterobasidion* nie jest w stanie syntetyzować [54]. W wyniku tak



Czas na zmiany (Z.S.)

zasygnalizowanej infekcji pasożytniczej drzewo „poddaje się” opieńce, a metabolity powstające w trakcie procesów przewyciężania reakcji odpornościowych stają się sygnałem dla korników-tropicieli: jest pokarm, są bazy lęgowe, czas na gradację. A potem Natura sama ją wygasza – i brakiem zasobów pokarmowych, i rozwojem wrogów naturalnych. Zamarte drzewo daje miejsce nowemu życiu... Któż to wie, jak jest naprawdę...

5. Równowaga, rozwój, czy zrównoważony rozwój?

5.1. ZMIANY KLIMATYCZNE A ADAPTACJA EKOSYSTEMU LEŚNEGO

Obserwowane narastanie częstości występowania krótko- lub długookresowych anomalii pogody, zarówno lokalnie, jak i globalnie, wynika z wielu czynników egzo- i endogennych, wśród nich także z działalności gospodarczej człowieka [46]. Dyskutowany jest dziś na łamach prasy naukowej zarówno wariant ocieplenia, jak i równie prawdopodobnego oziębienia klimatu kuli ziemskiej, zależnie od przyjętej perspektywy czasu. Należy przy tym zdać sobie sprawę, że konsekwencją tych anomalii będą poważne zmiany w naszej biosferze. Nie wdajemy się w tym miejscu w istotę powstawania tych zmian – czy mają wymiar kosmiczny, atmosferyczny lub (i) geologiczny, czy powoduje je CO_2 , SO_2 , NO_x , freon lub metan, czy to skutek działalności przemysłowej człowieka, ruchów tektonicznych Ziemi albo też wybuchów na Słońcu itp. Należy jednakże skonstatować, że stwierdzone jest podwyższanie się średniej temperatury powietrza i gleby, co może powodować przyspieszenie topnienia lodowców, zmiany objętości wody o różnej gęstości w oceanach, zmiany szybkości i kierunków przemieszczania się prądów oceanicznych, silne ruchy mas powietrza, nadmierne opady i wyjątkowe susze, prowadzące do wyjąłowania gleb i stepowienia terenu. Lokalnie

zaś coraz częściej i przemiennie występować mogą gwałtowne burze i huragany, nieoczekiwane powodzie, upały, silne mrozy i opady śniegu.

W scenariuszu „ocieplenie klimatu”, w konsekwencji zachodzących zmian, nieuchronne jest przesuwanie się cieplejszych stref klimatycznych w kierunku północno-wschodnim. Wraz z tym zjawiskiem jedne siedliska ulegać będą degradacji, inne zaś uzyskają nową jakość. Ulegną zmianie granice zasięgów drzew i krzewów – gatunki iglaste strefy umiarkowanej będą przesuwać się w strefę obecnej tajgi i rozmarzającej tundry, a ich miejsce zajmą przede wszystkim gatunki liściaste. Prognozy opracowane w połowie lat 90. ubiegłego stulecia dla Polski w perspektywie 2050 r. [16] przewidują wzrost powierzchni siedlisk lasowych o 8,7%, a co za tym idzie zwiększony (o około 10%) udział gatunków wolniej przyrastających, acz długowiecznych, takich jak lipa, jesion, wiąz czy dąb. Wzrośnie także udział buka, grabu, robinii, czerechy amerykańskiej, klonu, a także brzozy, osiki i olszy. Pojawią się także nowe gatunki drzew i krzewów, a wraz z nimi mogą zostać zawleczone nowe zagrożenia ze strony



Przebudowa całkiem udana, ale to dopiero początek (Z.S.)

owadów i gryzoni. Ujawnią się także nowe gatunki patogenów (inwazyjne, kwarantannowe) lub ulegnie zmianie aktywność już występujących [16].

Na uwagę zasługują możliwe do przewidzenia zmiany w funkcjonowaniu roślin i zwierząt zarówno na poziomie komórki, organizmu, jak i ekosystemu. Nastąpi zapewne zwiększona ekspresja genów odpowiedzialnych za reakcje stresowe i odpornościowe, w tym także za zjawiska przystosowawcze, związane ze zmianą temperatury otoczenia, wydłużeniem się okresu wegetacyjnego, wzrostem amplitudy temperatur ekstremalnych (dzień – noc, lato – zima). Założyć można, że wraz z ociepleniem się klimatu, zwiększonymi koncentracjami dwutlenku węgla, a także innych związków o charakterze elicytorów oraz z pogłębiającą się eutrofizacją siedlisk, nastąpią zmiany przebiegu procesów fizjologicznych związanych z hartowaniem się roślin i ich mrozoodpornością. To z kolei może wywoływać nieznane dotychczas reakcje w przebiegu procesów infekcyjnych, także z udziałem organizmów endofitowych oraz rozwojem patogenów w osłabionych roślinach.

Podwyższona wrażliwość drzew na abiotyczne, a następnie na biotyczne czynniki szkodotwórcze (sekwencję zdarzeń opisuje tzw. *spirala Maniona* z 1981 r.), może być rezultatem zarówno braku oporności, wynikającej z braku okresu hartowania, bądź ze zmienionej odporności genetycznej na nowe genotypy patogenów, jak i z braku ich naturalnych wrogów – organizmów antagonistycznych i konkurencyjnych. Rozwój i aktywność tych ostatnich może być również zakłócona przez wyżej wymienione czynniki. Wskutek braku naturalnych wrogów lub ograniczonej ich skuteczności mogą wystąpić negatywne zjawiska wielkoskalowe (przykład niezakłóconej rozmnoży królika w Australii czy dżdżownic w Kanadzie).

Opisane wyżej zmiany składu gatunkowego zbiorowisk roślinnych, przede wszystkim drzewostanów, będą miały istotny wpływ na produkcję biomasy. Dotyczy to nie tylko wpływu tego procesu na ekosystem i kształtowanie biocenoz, czy na regulowanie sekwestracji węgla i bilansu CO₂, lecz także na funkcjonowanie przemysłu wykorzystującego drewno i jego pochodne. Zwiększona lokalnie podaż drewna innych niż dotychczas gatunków drzew (na przykład buka zamiast świerka), na składnicach przyleśnych i placach tartacznych może wyrazić się także zmianami w intensywności i rozmiarze zasiedlania pozyskiwanego surowca przez grzyby zasiedlające przelegujące drewno [86].

Rola grzybów saprotroficznych w przebiegu wielu procesów ekologicznych jest niedoceniana, a ich wpływ na obieg węgla w przyrodzie niedoszacowany. Ocenia się, że wielkość puli węgla wynosi w atmosferze około 750 GtC, a w roślinach 610 GtC, z czego w lasach tylko 121 Gt, przy czym korzenie kumulują 60 Gt, pień i liście 60 Gt, a martwe drewno 1,6 Gt węgla. Dla porównania, w glebie puła węgla wynosi 1580 Gt, a w oceanach 40 000 GT, podczas gdy w emisjach przemysłowych zawarte jest 4000 GT węgla [42]. Tymczasem rozkład drewna powodowany przez grzyby jest szybki i znaczny. W wypadku korzeni sosny (korzeni o średnicy

około 1 cm) utrata masy zainfekowanego drewna tylko w okresie trzech miesięcy wynosi około 20%, a w ciągu roku może dochodzić do 80% [83]. O skali aktywności grzybów (udziału w obiegu materii i przepływie energii w środowisku leśnym) z jednej strony, z drugiej zaś o rozmiarze uwalnianego dwutlenku węgla do atmosfery, może świadczyć przykład rozwoju huby korzeni w 80-letnim drzewostanie sosnowym (Sierota, nieopublikowane). Przyjmując, że tylko 20% drzew jest porażonych, a miąższość korzeni stanowi 20% miąższości grubizny, udział zaś celulozy w drewnie wynosi 72%, to przy przykładowej zasobności drzewostanu w tym wieku, 462 m³/ha, ilość dwutlenku węgla uwolnionego w wyniku rozkładu celulozy przez patogeny grzybowe obecne w systemach korzeniowych wynosi około 60,25 T/ha, węgla zaś 16,4 T/ha/rok. Są to ilości dotychczas nie brane pod uwagę w wyliczeniach bilansu dwutlenku węgla w przyrodzie.

W ocenie pośredniego wpływu zmian klimatycznych środowiska na organizmy grzybowe przyjąć można również wariant rozumowania mniej katastroficzny. Ocieplenie klimatu



To Puszcza Białowieża, a widok jakby znajomy... (W.G.)

i związane z tym zjawiskiem zmiany w szacie roślinnej nie wpłyną znacząco na zmiany statusu organizmów patogenicznych. Nowe roślinne czy grzybowe komponenty ekosystemów leśnych zostaną w sposób „naturalny” zaadaptowane i nie spowodują drastycznych zmian w statusie żywotności i zdrowotności rodzimych roślin. Przykłady takich „pożądanych” zmian w ekosystemach leśnych można odnaleźć choćby w trakcie gradacji owadów czy epifitów grzybowych. Częściową utratę igieł czy liści, prowadzącą wówczas do przerzedzenia koron drzew, można potraktować jako wyraz naturalnych zjawisk kompensacyjnych zachodzących w okresie suszy czy w wyniku obfitego kwitnienia drzew [81]. Z drugiej strony, co niejednokrotnie jest pomijane w analizach strat powodowanych przez owady, w wypadku intensywnych żerów owadów w okresie gradacyjnym dno lasu jest wzbogacane w znaczne ilości bogatych w białko ekskrementów oraz niedojedzonych części igieł czy liści. Żer brudnicy mniszki może spowodować dostarczenie do gleby około 70% masy igieł [86], a utracona w wyniku żerowania strzygoni choinówki biomasa drzew może być w ekosystemie uzupełniona masą około 75 ton ciał gąsienic na 1 tys. ha [43].

W alternatywnym i kontestowanym wariacie „ochłodzenia klimatu”, rozpatrywanym przez wielu wybitnych naukowców fizyki, geologii i klimatologii (Don Easterbrook, Roy Spencer, Mike Lockwood, Joe d’Aleo) z czołowych placówek naukowych, wskazuje się na zakończenie trwającej od końca lat 70. ubiegłego wieku fazy ocieplenia klimatu (związanej ze wzrostem średniej temperatury powietrza) na skutek obniżenia aktywności plam słonecznych. Stwierdza się zmniejszenie aktywności huraganów i tajfunów, a także zmiany w intensywności światła ultrafioletowego, co według M. Lockwooda z Uniwersytetu w Reading (Wlk. Brytania) powoduje zatrzymanie napływu ciepłego powietrza morskiego przez zstępujące chłodne prądy północno-wschodnie znad Arktyki i Syberii. Również stwierdzane (także z udziałem polskich uczonych z Instytutu Oceanografii PAN) topnienie lodowców powoduje napływ do Atlantyku wielkich mas zimnej wody, co może wyrazić się zatrzymaniem ogrzewającego nasz kontynent prądu Golsztröm w jego północnym biegu. Komitet Geofizyki PAN, biorąc pod uwagę skalę geologiczną zjawisk wpływających na zmiany klimatyczne oraz niedostateczną wiedzę na ten temat, w świetle nieudokumentowanych należycie badań o jednostronnym, antropogenicznym wpływie na tzw. efekt szklarniowy, apeluje o ostrożne traktowanie wypowiedzi opartych na cząstkowych analizach przyczyn współczesnej zmiany klimatu (www.kgeof.pan.pl – Aktualności, stanowisko Komitetu).

W wypadku lasów i leśnictwa można domniemywać, że przy obniżeniu średniej temperatury powietrza ustępować będą światłolubne i wrażliwe na mrozy gatunki roślin, a wraz z nimi grzyby, owady, a nawet inne zwierzęta. Wzrosnie zasięg i znaczenie gatunków drzew iglastych oraz towarzyszących im chorób infekcyjnych (grzyby wewnątrz substratu drzewnego mogą rozwijać się także w temperaturach ujemnych). Skala „powrotu” borealnych

lasów iglastych na nasze tereny i ujawniających się zagrożeń ich stanu zdrowotnego jest jednak trudna do określenia, aczkolwiek współczesne lasy tajgi kanadyjskiej czy syberyjskiej w znacznym stopniu zostały już opisane.

Niezależnie od przebiegu warunków klimatycznych w naszej strefie, trwałość lasów jako formacji roślinnej może być zachowana nawet w krótkich przedziałach czasowych dzięki mechanizmom regulacyjnym i zdolności ekosystemu do odtwarzania utraconych lub zniekształconych struktur troficznych oraz rozsądnej ingerencji człowieka. Przykłady obecnej regeneracji drzewostanów jodłowych, zamierających pod koniec lat 80., odtworzenie lasu w Sudetach, przetrwanie drzewostanów sosnowych po epifitozie grzybów powodujących zamieranie pędów w 1996/1997 r. czy zachowanie ekosystemów leśnych po destrukcyjnych gradacjach brudnicy mniszki w latach 1980–1983 są przekonującym argumentem na potwierdzenie tej hipotezy [71]. Ponadto należy pamiętać, że w prawidłowo (z punktu widzenia przyrody) funkcjonującym ekosystemie obecność patogenów, gradacji, katastrof jest zjawiskiem naturalnym, a niejednokrotnie pożądanym jako stymulator przebiegu procesu lasotwórczego [72].

Pytanie „Czy będzie las?” jest nadal aktualne. Jest ważne zarówno dla społeczeństwa oczekującego od lasu wielorakich funkcji, jak i dla środowiska, z uwagi na rolę w bilansie tlenu i dwutlenku węgla oraz przepływie biogenów przez różne poziomy troficzne. Czy ma znaczenie w skali kosmosu – to już inne zagadnienie.

5.2. PRZYRODA... CZŁOWIEK... PRZYRODA...

Określenie „choroby lasu” zawiera wieloznaczne pojęcia „choroby” i „lasu”. Zostały one wielokrotnie przeanalizowane w bogatej literaturze przedmiotu z zakresu hylopatologii, hylosozologii, fitopatologii, entomologii, a także hodowli i urządzania lasu. Z jednej strony determinują przebieg naturalnych procesów biologicznych zachodzących w ekosystemie leśnym, z drugiej zaś są odzwierciedleniem wielu różnorodnych zjawisk uruchamianych przez abiotyczne i biotyczne czynniki (także człowieka), zakłócających rozwój drzewostanu, głównego składnika tegoż ekosystemu. Zagadnienia te zostały szczegółowo omówione we wcześniejszej pracy autora – „Choroby lasu?” [83] – z punktu widzenia gospodarza lasu, mają zatem konotację antropocentryczną. Zakłócenia te należy jednak traktować jako immanentne komponenty funkcjonowania Natury* (w tym i lasu), wywołujące lub wyzwalaające nowe, lub innego rodzaju procesy (chorobę), i oceniać ich wpływ na środowisko z punktu widzenia

* Natura – w interpretacji Autora jest to całościowy twór i zjawisk przyrodniczych oraz łączących je mechanizmów, powiązań i zależności, zarówno wewnętrznych (na wszelkich poziomach funkcjonalnych), jak i zewnętrznych (makrokosmicznych), kreujących w czasie i przestrzeni dostrzeganą i niedostrzeganą przez człowieka rzeczywistość.

czynników sprawczych. Obydwa pojęcia (choroba i las) mają wówczas inne, nie antropocentryczne i nie przeciwstawne znaczenie, odnoszą się bowiem do siebie właściwych, wyznaczonych przez Naturę i czas, mechanizmów funkcjonowania zasobów przyrodniczych w trwającym nieustannie procesie lasotwórczym. Bo wszystko podlega naturze (*Omnia subiecta sunt naturae* – Demokryt i Epikur). Z antropocentrycznego punktu widzenia – wobec twórczej działalności ludzkiej, zmierzającej w swej istocie do zapewnienia trwałego rozwoju naszej planety – działalności, w której równoważny udział ma Przyroda, Społeczeństwo i Ekonomia – obecność zakłóceń (czynników sprawczych) może mieć charakter komplementarny, przeciwstawny lub sprzyjający środowisku.

Profesor Rykowski, jeden ze współautorów polskiej koncepcji trwałego i zrównoważonego rozwoju lasu i leśnictwa [71], w interesujący sposób opisuje pojęcie choroby i zdrowia lasu. Wskazuje, że *las, w którym nie ma chorych drzew, nie jest lasem zdrowym*. Zadaje pytanie: *ile musi być w lesie chorych drzew, aby las był zdrowy?* [31]. Te stwierdzenia zawierają w sobie istotę pojmowania zdrowia w odniesieniu do lasu-ekosystemu, w którego głównym elemencie – drzewostanie – zachodzą naturalne procesy narodzin (odnowienia), wzrostu i śmierci (zamieranie) drzew, konkurencji (wydzielanie) i kooperacji (mikoryza). Te same procesy życiowe (behawioralne) dotyczą pozostałych składowych ekosystemu, także zwierząt. W takim lesie „choroba” rozumiana jako zamieranie, rozkład, jest pojęciem naturalnym, normalnym w procesie rozwoju osobniczego, wynikającym z odwiecznych zasad funkcjonowania przyrody. Odporność, tolerancja, adaptacja oraz selekcja, podatność, zamieranie – to cechy organizmów i procesy wytworzone w trakcie filogenezy poszczególnych gatunków i zespołów, tworzących pospołu z innymi elementami biocenozy właściwy im ekosystem.

Czemu zatem przypominam o tych pojęciach w kontekście tytułu niniejszego rozdziału (równowaga a rozwój)? Czy – aby te sformułowania miały sens – należy pozostawić je żywiołowi przypadku (konserwatorskie „nic nierobienie”), czy też nadać im określone znaczenie, zdefiniować cele, określić rozsądne granice kompromisu, wyznaczyć kierunki działania? Ponownie wracamy zatem do postrzegania przyrody przez pryzmat widzenia człowieka i jego oczekiwań. Pojawiają się kolejne dylematy. Z jednej strony bowiem jesteśmy Cywilizacją, w której przyroda, ekologia odgrywają bardzo ważną rolę, ale na obecnym poziomie rozwoju społecznego nie mogą przesłonić różnorodnych oczekiwań współczesnego człowieka (*Czyńcie sobie Ziemię poddaną* – Rdz. 1, 28; *doglądać ją [Ziemię] i uprawiać* – Rdz. 2, 15). Z drugiej zaś, by zgodnie współdziałać z przyrodą, musimy jako ludzkość rozumieć przebieg procesów naturalnych, potrafić zrezygnować z własnych potrzeb, gdy stoją w sprzeczności z prawami naturalnymi, i dostosowywać je do warunków otoczenia (*Człowiek jest częścią przyrody* – Jan Gwalbert Pawlikowski, 1860–1939). Wobec społeczeństw stoją zatem poważne pytania, szczególnie dostrzegane w obliczu widocznych zmian o charakterze globalnym,



Drzewo – cudowny układ łączący ziemię z niebem (Z.S.)

nowych zagrożeń środowiskowych płynących zarówno od strony Ziemi (gazy cieplarniane, erupcje wulkanów, zmiany cyrkulacji powietrza i prądów oceanicznych), jak i w kierunku naszej planety (wybuchy na Słońcu, promieniowanie kosmiczne, planetoidy). Takie uwarunkowania zmuszają do postaw kompromisowych, ponieważ jesteśmy świadomą (rozumną) i odpowiedzialną częścią przyrody. Tak jak inne elementy Natury, człowiek podlega prawom starzenia się i przemiany pokoleń. Jako jednostka ma poczucie nieuchronności przemijania, a będąc istotą myślącą – możliwość wyboru sposobu działania. Samemu tworząc rzeczywistość opartą na rozumie i kreatywności, człowiek równocześnie jest świadkiem niezależnych od niego aktów tworzenia. Wynikają one z niepoznanych w pełni oddziaływań (zależności) zewnętrznych, o charakterze kosmologicznym, mających swoje źródło w otaczającym nas Wszechświecie. Wybuchy wulkanów, trzęsienia ziemi, zmienne prądy morskie czy ruchy wielkich mas powietrza wynikają z praw fizyki, ale ożywione elementy przyrody podlegają prawom biologii, fizyki i cybernetyki (nauka o efektywnej organizacji, mechanizmach kontroli i komunikacji u zwierząt i maszyn). W wypadku człowieka dochodzą jeszcze uwarunkowania wynikające z psychologii, socjologii i ekonomii.

Człowiek, choćby z uwagi na swój intelekt, umiejętność tworzenia, zdolność kojarzenia faktów i przewidywania, powinien czuć się odpowiedzialny za stan przyrody. W poprzednich rozdziałach opisałem przyczyny i tło zmian, które nastąpiły wraz z rozwojem cywilizacyjnym, zdobywaniem nowych przestrzeni do życia, tworzeniem przemysłu. W dążeniu do swoiście rozumianej doskonałości (rozum, postęp, władza, majątek) człowiek często zatracza poczucie zależności od przyrody, która jest w stanie (przypadek lub naturalna kolej rzeczy) zniweczyć jego plany i osiągnięcia. Przykładów takich negatywnych zależności jest wiele, zarówno bezpośrednich, jak i pośrednich – wylesienia to powodzie; rewolucja przemysłowa to zwiększone emisje CO_2 , SO_2 , NO_x ; emisje to efekt szklarniowy, zmiany klimatyczne. Także budownictwo wielkomiejskie z drapaczami chmur, sztuczne zbiorniki wodne, głębokie wiercenia, kopalnictwo, wydobywanie ropy, a nawet topnienie lodowców – to znane w geologii czynniki wpływające na nierównomierne obciążenia skorupy ziemskiej i zmiany położenia jej osi. Być może w skali kosmosu tego typu zmiany antropogeniczne są niewielkimi odkształceniami dotychczasowego porządku, bo potężny wybuch wulkanu, trzęsienie ziemi połączone z tsunami, wzmożone wydzielanie się metanu w arktycznej tundrze czy zmiana natężenia energii słonecznej i promieniowania kosmicznego przynoszą daleko groźniejsze zagrożenia. Ale w skali Ziemi, kraju, naszego otoczenia zaburzenia tego typu niosą ze sobą katastrofalne skutki nie tylko dla przyrody, zmieniając jej oblicze, ale i dla społeczeństwa, niszcząc jego dorobek.

Działalność gospodarcza w leśnictwie również ma wpływ na tworzenie lub przeciwdziałanie wielu zagrożeniom dotyczącym lasu, także w kontekście poruszanej problematyki sta-

nu zdrowotnego. Należy mieć nadzieję, że nie jest jeszcze zbyt późno na działania profilaktyczne i ochronne. Są jeszcze możliwości podejmowania kroków zaradczych, rozpraszania ryzyka, stymulowania działalności gospodarczej we właściwym kierunku. Coraz powszechniej akceptowana jest w gospodarce leśnej pragmatyka zarządzania ekosystemowego (*ecosystem management, ecosystem approach*), uwzględniającego zasady ochrony różnorodności biologicznej. Podkreśla ona właściwe wykorzystanie jej elementów oraz zrównoważony podział korzyści wynikających z użytkowania zasobów przyrody [4, 71, 72]. Na przestrzeni ostatniego stulecia podejście do gospodarki leśnej zmieniało się wielokrotnie – powstawały nowe modele jej funkcjonowania (las wielostronny, las normalny, las celowy, las wielofunkcyjny) [4, 31, 66, 71]. Mamy na szczęście za sobą okres surowcowego modelu gospodarki leśnej, kiedy to obowiązywało *de facto* pozyskiwanie surowca bez względu na konsekwencje przyrodnicze. Jeszcze 40–30 lat temu tworzone monokultury, stosowano zręby zupełne, cięcia liniowe, wykonywano ścinę letnią, tworzone zręby kopalniakowe, rozwijano uprzemysłowione niemal szkółki wieloletnie. Współczesny, proekologiczny model gospodarki leśnej w sposób równoważny traktuje pozyskanie drewna z innymi funkcjami lasu i względy ekonomiczne nie dominują już nad uwarunkowaniami społecznymi (rekreacyjnymi, kulturowymi, poznawczymi) i przyrodniczymi (ochrona zasobów i procesów). Obecne zadania szeroko rozumianej ochrony takiego lasu to elastyczne dostosowywanie się do realiów przyrodniczych i gospodarczych.

5.3. RÓWNOWAGA, CZY ROZWÓJ?

Współczesne leśnictwo stawia sobie za cele zarówno, a czasem równocześnie, trwałą i zrównoważoną gospodarkę leśną na podstawach ekologicznych (cokolwiek to oznacza), pełnienie wielu różnorodnych zadań pozaprodukcyjnych – wzmaganie różnorodności biologicznej, ochronę zasobów genowych, gatunków i siedlisk, czyli szerzej: dziedzictwa narodowego – jak i służebność społeczną. Niemal w każdym drzewostanie stara się realizować postulaty koncepcji leśnictwa wielofunkcyjnego, co z natury rzeczy prowadzi do konfliktów i uproszczeń podejmowanych działań. Trwałość lasów wiąże się także z ich stanem zdrowotnym. Dość dobrze są już znane rozliczne przyczyny dotychczasowych zaburzeń w stanie zdrowotnym lasów determinujących „gospodarkę” zasobami przyrody (cudzysłów oznacza tu podejście antropocentryczne). Można te przyczyny wytłumaczyć oraz wskazać środki postępowania z zakresu monitoringu, profilaktyki i terapii. Jak wiadomo, jedna z zasadniczych przyczyn powstawania tych zaburzeń wyraża się dużym stopniem niezgodności biocenozy z biotopem oraz monokulturowością upraw i drzewostanów. Jest to konsekwencja zarówno wspomnianej, realizowanej w przeszłości, polityki kapitałowej lasu, jak i zalesień w czasach

nam współczesnych. Zalesienia porolne, które z pewnością przyczyniły się do wzrostu leśności kraju, pod względem ówczesnej sztuki leśnej były jednak traktowane w podobny sposób jak typowe odnowienia w lesie. Wynikało to z nieznamomości wielu zagadnień, nowych dla tej problematyki – braku wiedzy o specyfice gleby rolnej, o roli mikoryz, o konieczności odpowiedniej pielęgnacji powstających w oszałamiającym tempie nowych zalesień. Nie było takiej świadomości, bo nie było w świecie odpowiednich przykładów – o znaczeniu więzby sadzenia, o wpływie przesuszonych i podwiniętych w trakcie sadzenia korzeni, o konieczności zwalczania owadów uszkadzających korzenie i aparat asymilacyjny. To wszystko powodowało, że osłabione drzewa rosły w ciągłym stresie, były wrażliwe na przymrozki, owady i na mało nawet groźne choroby infekcyjne igieł czy liści (osutki, mączniak). Las cierpiał, bo był wówczas osłabiony, wrażliwy, podatny. Poddawał się kolejnym stresom i ginął lub przewycięzał je i powracał do „normalności”.

Pytanie zawarte w tytule tego podrozdziału nie oznacza alternatywy, ale jest pretekstem, kolejną próbą wyjaśnienia modnego, ale zarazem trudnego do wytłumaczenia pojęcia: trwały i zrównoważony rozwój (*sustainable development*). Trwały, a zatem niewzruszony (bez zmian), czy trwały w sensie: wieczny i odtwarzalny (*neverending story*)? Zrównoważony, czyli traktowany po równo (równą wagą), czy też spokojnie się rozwijający? Cechą wspólną tego pojęcia, opisanego w Traktacie z Maastricht (1992), jest w gruncie rzeczy dążenie do optymalizacji, czy też harmonizacji, gospodarki zapewniającej zachowanie równowagi i równoznaczności celów ekologicznych (poszanowanie środowiska naturalnego), ekonomicznych (bezinflacyjny rozwój i wzrost gospodarczy) oraz społecznych (wyższy poziom życia) w bliższej i dalszej przyszłości. W odniesieniu do ekosystemu leśnego, specyficznego tworu Natury, wymienione wyżej interpretacje są sensowne, a równocześnie wszystkie mogą być rozumiane przeciwstawnie. Istnieje wiele definicji, schematów i miar określających trwały i zrównoważony rozwój, odnoszący się do lasu (różnorodności biologicznej ekosystemu), zasobów leśnych (drewna i innych pożytków) czy gospodarki leśnej (leśnictwa). Zostały one szeroko omówione w pracach profesorów Szujckiego, Rykowskiego, Paschalisa-Jakubowicza czy Brzezieckiego. To piękna idea, ale jak ją zrealizować w skali nadleśnictwa czy nawet w skali kraju w modelu leśnictwa wielofunkcyjnego, opartego na podstawach ekologicznych? Na przeszkodzie stają jak zwykle względy polityczne, ekonomiczne, przyrodnicze i społeczne. Dbałość o przyrodę i zachowanie jej dla przyszłych pokoleń w obecnej rzeczywistości wymaga nakładów finansowych, a te w gospodarce leśnej (hodowla, ochrona, urządzenie) pochodzą ze sprzedaży drewna, a zatem z użytkowania lasu.

Od wielu lat trwa dyskusja nad przeformułowaniem celów gospodarki leśnej. W gruncie rzeczy to człowiek – społeczeństwo – zdecyduje o takim lub innym paradygmacie leśnictwa, a możliwości jest wiele. Zakładając trwałość i zrównoważenie w funkcjonowaniu dotychczas-



Tu ekosystem powraca do normalności (Z.S.)

sowych struktur leśnictwa, rozumianego jako własność wspólna Narodu, zarządzana przez PGL Lasy Państwowe, parki narodowe czy samorządy, należałoby uzgodnić dyskusowaną już wielokrotnie, wyważoną i zaaprobowaną koncepcję bardziej wyraźnego rozdziału kompetencji zarządzania i funkcji naszych lasów, zarówno pod względem służebności wobec przyrody, jak i społeczeństwa. Przedstawione poniżej zakresy funkcjonalne (uwzględniające pojęcie „choroby lasu”) są swoistym, i z natury rzeczy bardzo ogólnym, podsumowaniem poglądów reprezentowanych przez różne środowiska naukowe i praktykę leśną. Trzeba również zdawać sobie sprawę z realiów gospodarczych, możliwości finansowych Państwa, jak i zróżnicowanego postrzegania relacji las – człowiek. Las powinien być ponad podziałami politycznymi i socjoekonomicznymi – jest on naszym wspólnym dobrem, bo „bez lasu nie ma życia”.

Pewne lasy powinny być w całości wyłączane z gospodarki leśnej jako chronione lasy narodowe, zawierające w sobie parki narodowe oraz rezerwy przyrody wraz z sensownymi

otulinami. Procesy biologiczne powinny przebiegać tam w sposób niezakłócony przez człowieka, przynajmniej bezpośrednio (nie odnosi się to do imisji), a konserwatorska koncepcja ochrony przyrody znajdowałaby swój wyraz. Tam przede wszystkim, jak w banku genów, przechowywane byłyby zasoby różnorodności biologicznej oraz zachowywane procesy przyrodnicze. Choroba lasu stanowiłaby tu immanentne zjawisko procesu lasotwórczego.

Częściowo wyłączone z produkcji powinny być natomiast szeroko rozumiane lasy ochronne, i to w takim sensie częściowo, że usuwanie drzew (po prostu ścinka) winno służyć zachowaniu ciągłości funkcjonowania (trwania) lasu i jego procesów. Zapewniałoby to realizację i ochronę określonych lokalnie funkcji (wodo-, glebo-, wiatro-, erozjo-, klimato-, rekreacyjno-estetyczno-chronnych, itd.). Tu – pojęcie choroby drzew, wydzielen, kompleksów leśnych miałyby wyraźne konotacje patologiczne (szkodliwe owady, choroby), a działania w zakresie ochrony zmierzałyby do zapewnienia trwałości lasu i dominujących funkcji. W tej kategorii lasów znajdowałyby się kompleksy leśne podlegające ochronie w ramach Europejskiej Sieci Ekologicznej Natura 2000, z wyjątkiem obszarów zaliczonych do grupy pierwszej (lasy narodowe). Dyrektywy Unijne (tzw. ptasia 79/409/EWG z późniejszymi modyfikacjami oraz siedliskowa 92/43/EWG, zmieniona dyrektywą 97/62EWG) wskazują, że wymienione rodzaje siedlisk wymagają tylko ochrony ich odpowiedniej reprezentacji w ramach sieci „Natura 2000”, a ochrona gatunków z załącznika II DS polega na zachowaniu i (w razie potrzeby) na odtwarzaniu ich siedlisk. Uwzględniają, obok *zachowania cennych, a przy tym zagrożonych siedlisk przyrodniczych*, także *integrację ochrony przyrody z działalnością człowieka* [53]. Ani Dyrektywa Ptasia, ani Dyrektywa Siedliskowa nie nakazują zaniechania dotychczas prowadzonej gospodarki leśnej na obszarach włączonych do sieci ekologicznej Natura 2000 i utożsamiania ich z rezerwatami ścisłymi. Nie wykluczają zatem prowadzenia na terenach Natura 2000 dotychczasowych działań gospodarczych, o ile nie wpływają one negatywnie na realizację ustalonych celów ochronnych obszaru. Kwestia wielkości (lokalizacji i masy) ograniczenia pozyskania drewna na obszarach tej kategorii lasów winna być szczegółowo analizowana przez leśników i przyrodników, aby wzmocnić potencjał realizowania przez dany las określonych funkcji. Rozbieżności w interpretacji prawa polskiego i unijnego w tym zakresie, a także konsensus w zakresie sporządzania jednolitych planów urządzania lasu z oceną oddziaływania na środowisko, powinny być jak najszybciej uzgodnione.

Pozostała część lasów natomiast, rekompensując utracone dla gospodarki narodowej korzyści wynikające z ograniczenia dotychczasowego rozmiaru pozyskania sortymentów, powinna zapewniać wysokowydajną, opartą na genetyce i hodowli selekcyjnej, produkcję drewna. Produkcja ta powinna odbywać się przede wszystkim w drzewostanach na gruntach porolnych (około 2 mln ha), w istniejących monokulturach (zwłaszcza w okresie ich przebudowy), a także na plantacjach na glebach nie wykorzystywanych rolniczo, być może

z zastosowaniem nawożenia i nawet nawadniania. Zapewniałaby realizację oczekiwań przemysłu tartaczno-papierniczego, energetyki, a także innych odbiorców (palety, drewno kominkowe, choinki itp.). Należałoby zaaprobować czynne i ukierunkowane stosowanie środków ochrony roślin, krótkie cykle produkcyjne, zręby zupełne, karczowanie, a także intensywną produkcję szkółkarską. Pojęcie choroby i zagrożenia miałyby tu sens antropocentryczny, gospodarczy. Certyfikacja dotyczyłaby produktu i jakości oraz procesu jego przetwarzania, nie zaś zgodności z kryteriami i uwarunkowaniami odnoszącymi się do obecnej gospodarki leśnej.

Na konieczność bardziej czytelnego rozdzielenia funkcji gospodarczych gospodarki leśnej od pozagospodarczych funkcji lasów w wytypowanych (w sposób zrównoważony – pod względem powierzchni i realizowanych zadań) obszarach funkcjonalnych leśnictwa, wskazywano w przeszłości wielokrotnie [71]. Wydaje się, że wobec nierównoważnych oczekiwań społecznych (tzw. syndrom rzeźnika, czyli w naszym przypadku: lubimy drewno, ale nie lubimy ścinać drzew, a zwłaszcza nie lubimy drwała), rozdzielenie wielofunkcyjności lasów (zwłaszcza wielofunkcyjności drzewostanów) – przynajmniej lasów stanowiących własność Skarbu Państwa – jest kwestią czasu i skali przestrzennej. Pogodzone byłyby wówczas dyrektywy programu Natura 2000, postulaty w zakresie ochrony zasobów przyrody, oczekiwania przemysłu drzewnego, a także różnych lobby oraz działania służb ochrony środowiska i Lasów Państwowych.

Trwałość lasów i konieczność ich zachowania, ale także zachowania ciągłości produkcji leśnej, naturalnej i gospodarczej – dla nas i dla przyszłych pokoleń – jest poza dyskusją.

*Dziękuję wszystkim życzliwym Osobom,
które zechciały wnieść cenne uwagi
do treści tego opracowania.*

Autor

LITERATURA

1. Borkowski J. 2011. Jak wyglądały lasy pierwotne Europy pod presją dużych roślinożerców? Leśn. Pr. Bad. 72 (2): 183–190.
2. Borkowski P. 2006. Ministerialny proces ochrony lasów w Europie. Bibl. Leśn. 242. Wyd. Świat, Warszawa.
3. Brignolas F., Lieutier F., Sauvard D., Christiansen E. & Berryman A.A. 1998. Phenolic predictors for Norway spruce resistance to the bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) and an associated fungus *Ceratocystis polonica*. Can. J. For. Res. 28: 720–728.
4. Brzeziecki B. 2008. Podejście ekosystemowe i półnaturalna hodowla lasu (w kontekście zasady wielofunkcyjności lasu). Stud. Mat. Centrum Ed. Przyr.-Leśn. 3 (19): 41–54.
5. Burgsdorf von F.A.L. 1809. Umiejętność lasowa czyli rękopiśm dla właścicieli lasów i ich leśniczych. Tłum. F.J. Nałęcz Kobierzycki. Wyd. Jan Gołębiewski, Przemysł.
6. Camy C., Marcais B. 2001. Relationship between soil factors, root infection by *Collybia fusipes* and tree health in *Quercus robur* and *Q. rubra*. [W:] Laflamme G., Berube J.A., Bussières G. (red.) *Root and butt rots of forest trees*: 71–77; Micromedia Ltd., Ontario, Canada.
7. Capecki Z. 1989. Rejony zdrowotności lasów sudeckich. Prace Inst. Bad. Leśn. A, 688.
8. Chapin III, F.S., Matson P.A., Mooney H.A., 2002. Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. Springer Verl. N.Y.
9. Chomicz E., Niemtur S. 2008. Występowanie zgnilizny odziomkowej w wybranych drzewostanach świerkowych Karpat Zachodnich. Leśn. Pr. Bad. 69 (3): 233–242.
10. Christiansen E., Huse K.J. 1980. Infestation ability of *Ips typographus* in Norway spruce in relation to butt rot, tree vitality, and increment. Medd. NISK 35.8: 469–482.
11. Christiansen E., Waring R.H., Berryman A.A. 1987. Resistance of conifers to bark beetle attack: searching for general relationships. For. Ecol. Manag. 22: 89–106.
12. Courtois H. 1973. Einfluss von Temperatur, Licht und anderen Faktoren auf das Myzelwachstum von *Fomes annosus*. Angew. Bot. 47: 141–158.
13. Dobrowolska D. 2008. Odnowienie naturalne na powierzchniach uszkodzonych przez pożar w Nadleśnictwie Rudy Raciborskie. Leśn. Pr. Bad. 69 (3): 255–264.
14. Domański S. 1983. Lignicolous macrofungi occurring on felled pine wood in forests injured by air pollutants in Upper Silesia Industrial Region. Rev. Biol. 12: 121–130.
15. Garbowski L. 1964. Zarys fitopatologii ogólnej. PWRiL, Warszawa.
16. Głaz J., Smykała J. 1994. Prognoza zmian zasobów leśnych w XXI w. na tle alternatywnych scenariuszy zmian klimatu i rozwoju gospodarczego do 2050 r. Inst. Bad. Leśn., Warszawa.
17. Grodzki W. 2009. Forest decline in mountain spruce stands affected by bark beetle outbreaks in Poland. Attempt to spatial characteristics. [W:] Marušák R., Kratochvílová Z., Trnková E., Hajnalá M. (Eds.) *Forest, Wildlife and Wood Sciences for Society Development. Conf. Proc., Czech Univ. of Life Sci., Prague*: 259–266.

18. Guillaumin J-J., Mohammed C., Courtecuisse A.E., Gregory S.C., Holdenrieder O., Intini M., Lung B., Marxmiller H., Morrison D., Rishbeth J., Termorshuizen A.J., Tirro A., van Dam B. 1993. Geographical distribution and ecology of the *Armillaria* species in Western Europe. *Eur. J. For. Path.*, 23: 321–341.
19. Guillaumin J-J., Legrand Ph. 2001. Evolution of *Armillaria* genets over eight years (1992–2000). [W:] Laflamme G., Berube J.A., Bussieres G. (red.) *Root and butt rots of forest trees*: 267–275. Micromedia Ltd., Ontario, Canada.
20. Gutowski J.M., Bobiec A., Pawlaczyk P., Zub K. 2004. *Drugie życie drzewa*. Wyd. WWF Polska, Warszawa – Hajnówka.
21. Hinshaw Patent D. 1998. *Fire: Friend or Foe* Clarion Books.
22. Henry G. 1987: The ecological significance of fructans in contemporary flora. *New. Phytol.* 106: 201–216.
23. Hilszczańska D. 1997. Mikoryzy i ich rola w środowisku. *Sylwan* nr 2: 59–64.
24. Hilszczańska D. 2001. Stan symbiozy mikoryzowej i wzrost inokulowanych siewek sosny *Pinus sylvestris* L. rosnących w szklarni w warunkach różnej wilgotności podłoża. *Sylwan* nr 7: 89–95.
25. Hintikka V. 1970. Stimulation of spore germination of wood-decomposing Hymenomycetes by carbon dioxide. *Karstenia* XI: 23–27.
26. Jankowiak R., Hilszczański J. 2005. Ophiostomatoid fungi associated with *Ips typographus* L. on *Picea abies* [(L.) H. Karst.] and *Pinus sylvestris* L. in North-Eastern Poland. *Acta Soc. Bot. Pol.* 74 (4): 345–350.
27. Jasienica P. 1965. *Polska Jagiellonów*. PIW, Warszawa.
28. Jasienica P. 1966. *Polska Piastów*. PIW, Warszawa.
29. Jung T. 2008: Beech decline in Central Europe driven by the interaction between *Phytophthora* infections and climatic extremes. *For. Path.* 39 (2): 77–94.
30. Kawecki W. 1939. *Lasy Żywiecczyzny, ich terażniejszość i przeszłość*. *Prace Roln. Leśne* nr 35. PAU, Kraków.
31. Klocek A., Oesten G., Rykowski K. 1994. Bioekonomika – szansa trwałego rozwoju gospodarstwa leśnego. *Pr. Inst. Bad. Leśn.* 777: 3–58.
32. Klocek A., 2006. Państwowa administracja oraz gospodarka leśna w wybranych krajach. Wyd. CILP, Warszawa.
33. Koehler W., 1981. *Zarys hylopatologii*. PWN, Warszawa.
34. Kolk A., Sierota Z., Małecka M., 1994. Ocena wpływu zagrożeń biotycznych (szkodników leśnych i chorób infekcyjnych) na stan lasów w Polsce w latach 1970–1992. *Bibl. Monit. Środ. PIOŚ. Ag. Wyd. Bibliofil, Warszawa*.
35. Kolk A., Lech P., Sierota Z. 1996. Określenie stref zagrożeń lasów Polski przez czynniki biotyczne. *Bibl. Monitor. Środ. PIOŚ. Wyd. Ars Sp. Warszawa*.
36. Kornaś J., Medwecka-Kornaś A. 2002. *Geografia roślin*. Wyd. Nauk. PWN, Warszawa.

37. Kossak S. 2001. Saga Puszczy Białowieskiej. Wyd. Muza SA, Warszawa.
38. Kowalski T. 1994. Jesienna osutka igieł *Pinus sylvestris* L. a emisje przemysłowe. [W:] Siwecki R. (red.) *Reakcje biologiczne drzew na zanieczyszczenia przemysłowe*. T. 2: 515–520.
39. Kowalski T., Nowik K. 1998. Mycobiota korzeni sadzonek dębów *Quercus robur* L. i *Q. rubra* L. masowo obumierających w zachodniej Polsce. Zesz. Nauk. AR w Krakowie, 344, Leśn. 27: 59–74.
40. Kraszewski J.I. 1983. Stara Baśń. Ludowa Spółdzielnia Wydawnicza, Warszawa.
41. Krebs Ch.J. 2001. Ekologia. Wyd. Nauk. PWN, Warszawa.
42. Lal R. 2008. Sequestration of atmospheric CO₂ in global carbon pools. *Energy and Environm. Sci.* 1: 86–100.
43. Lech A. 1991. Opracowanie modelu cybernetycznej regulacji liczebności strzygoni choinówki (*Panolis flammea* Schiff.) na przykładzie wybranych nadleśnictw. Inst. Bad. Leśn., Warszawa.
44. Lech P., Sierota Z., Małecka M. 1994. Metody diagnozowania i prognozowania stanu zagrożenia środowiska leśnego. Inst. Bad. Leśn., Warszawa.
45. Lech P., Żółciak A. 2006. Wzrost sadzonek sosny zwyczajnej i rozwój ryzomorf opieńki ciemnej w warunkach podwyższonej koncentracji CO₂ w powietrzu. Leśn. Pr. Bad. 4: 17–34.
46. Lieutier F. 2002. Mechanisms of resistance in conifers and bark beetle attack strategies. [W:] Wagner MR, Clancy K.M., Lieutier F., Paine T.D. (Eds.) *Mechanisms and deployment of resistance in trees to insects*. Kluwer Ac. Publ.
47. Luterbacher J., Dietrich D., Xoplaki E., Grosjean M., Wanner H. 2004. European seasonal and annual temperature variability, trends and extremes since 1500. *Science*, 303 (5663), 1499–1503.
48. Łakomy P., Werner A., Marczyński P. 2005. *Armillaria* spp. rhizomorphs production in polluted soils. [W:] Mańka M., Łakomy P.: *Root and butt rots of forest trees*: 340–345. Wyd. A.C. Agric. Univ., Poznań.
49. Łowmiański H. 1963–1985. Początki Polski. T. I–VI. PWN.
50. Łukomski S. 1968. Badania nad biologią i szkodliwością grzyba *Cenangium ferruginosum* Fr. ex Fr. *Prace IBL* 358.
51. Majernik O., Mansfield T.A. 1972: Stomatal response to raised atmospheric CO₂ concentrations during exposure of plants to SO₂ pollution. *Environ. Poll.* 3 (1): 149–154.
52. Malarczyk E., Kozak D., Bryła A., Leonowicz A. 1994. Zmiany w metabolizmie fenolowym grzybów wyższych hodowanych w atmosferze bogatej w N₂O. [W:] Siwecki R. (red.) *Reakcje biologiczne drzew na zanieczyszczenia przemysłowe*. T. 2: 537–542.
53. Malinowski H., Tarwacki G., Wierzbowski Z. 2004. Wpływ gradacji choinka szarego (*Brachyderes incanus* L.) na rozwój upraw sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris* L.) na terenach popożarowych. Leś. Pr. Bad., 4: 103–128.
54. Mańka K. 2005. Fitopatologia leśna. Wyd. 6. PWRiL, Warszawa.
55. Manion P.D. 1981. Tree disease concept. Prentice Hall Inc., New Jersey.

56. Mickiewicz A. 1980. Pan Tadeusz. Wyd. Zakł. Narod. im. Ossolińskich, Wrocław.
57. Kolk A., Mikułowski M., Sierota Z. 1993. Zamieranie świerczyn w Kotlinie Kłodzkiej. I. Ocena stanu zdrowotnego i sanitarnego. Las. Pol. nr 21: 14–16.
58. Minkievich I.I., Stoyanov S.M. 1987. Prognoz razvitiya muchnistey rosy duba po danym o fenologii rastenya-choziaina v narodnoy respublike Bulgaria. Les. Cas. 3.
59. Mykhayliv O. 2010. Wpływ czynników meteorologicznych na występowanie chorób infekcyjnych w lasach. Rozpr. dokt. Inst. Bad. Leśn.
60. Mykhayliv O., Sierota Z. 2010. Zagrożenie drzewostanów ze strony huby korzeni w zależności od temperatury gleby i opadów. Leśn. Pr. Bad. v. 71 (1): 51–59.
61. Nicolotti G., Gonthier P., Garbelotto M., Varese G.C., Cellerino G.P. 2001. Swiss-stone pine trees and spruce stumps may represent the primary habitat for *Heterobasidion annosum* s.s. in Western Italian Alps. [W:] Laflamme G., Berube J.A., Bussières G. (red.) *Root and butt rots of forest trees*: 63–70; Micromedia Ltd., Ontario, Canada.
62. Orlikowski L., Oszako T. 2009. Fytoftorazy w szkółkach i drzewostanach leśnych. CILP, Warszawa.
63. Ostoja-Zagórski J. 2005. Najdawniejsze dzieje ziem polskich. Wyd. Akad. Bydg., Bydgoszcz.
64. Oszako T. 1997. Zamieranie buków w Polsce. Bibl. Leśn. 81. Wyd. Świat, Warszawa.
65. Paul E.A., Clark F.E. 2000. Mikrobiologia i biochemia gleb. Wyd. UMCS, Lublin.
66. Poznański R. 2003. Wpływ czynników otoczenia na przeżywanie i ubywanie drzewostanów w klasach wieku. Wyd. AR Kraków.
67. Prus-Głowacki W., Wojnicka A. 1994. Wpływ skażenia przemysłowego na pule genowe populacji drzew leśnych. [W:] Siwecki R. (red.) *Reakcje biologiczne drzew na zanieczyszczenia przemysłowe*. T. 2: 391–400.
68. Rayner ADM., Boddy L. 1988. Fungal decomposition of wood. Its biology and ecology. J. Wiley & Sons, Chichester.
69. Rigling D. 2001. *Armillaria* and *annosum* root rot diseases in a mountain pine (*Pinus mugo* var. *uncinata*) stand in the Alps. [W:] Laflamme G., Berube J.A., Bussières G. (red.) *Root and butt rots of forest trees*: 35–39; Micromedia Ltd., Ontario, Canada.
70. Rudawska M., Leski T. 2007. Doświadczenia światowe w praktycznym stosowaniu mikoryzacji sadzonek drzew leśnych – historia i współczesność. [W:] Kowalski W.S. (red.): *Ektomikoryzy. Nowe biotechnologie w szkółkarstwie polskim*: 17–27.
71. Rykowski K. 1989–1990. Ekologizacja gospodarki leśnej (1–6). Las. Pol.: (1) 10/1989: 6–9; (2) 11/1989: 6–7; (3) 12/1989: 8–11; (4) 21–22/1989: 4–6; (5) 23–24/1989: 8–10; (6) 1/1990: 8–11.
72. Rykowski K. 2006. O leśnictwie trwałym i zrównoważonym. W poszukiwaniu definicji i miar. Wyd. CILP, Warszawa.
73. Rykowski K., Sierota Z. 1983. Wpływ huby korzeni w drzewostanie sosnowym na gruncie porolnym na powstanie wiatrowałów w 1981 r. Sylwan, r.127, nr 12; 59–70.

74. Schmidt O. 2006. Wood and tree fungi. Biology, damage, protection and use. Springer-Ver. Berlin Heidelberg.
75. Siedlecka-Siwuda J. 2010. Droga wojsk Witolda pod Grunwald. Czasopis nr 9/10. Wyd. Ostrów-Krynki.
76. Sierota Z. 1988. Prawo a dymy. Problem stary jak świat. Biuletyn IBL 3 (7), 33–35.
77. Sierota Z. 1988. Hipotezy dotyczące antropogenicznych przyczyn zamierania lasu. Sylwan nr 8: 5–24.
78. Sierota Z. 1988. Kryteria wczesnego wykrywania zmian w stanie zdrowotnym drzew rosnących w warunkach stresu. Sylwan nr 11–12: 53–61.
79. Sierota Z. (zbiorowa). 1991. Diagnostyka i prognoza wieloczynnikowego zagrożenia lasów w układzie przestrzennym. Inst. Bad. Leśn., Warszawa.
80. Sierota Z. 1995. Zdrowotność a żywotność – próba definicji. Sylwan nr 2: 105–118.
81. Sierota Z. 1995. Przerzedzenie koron drzew jako źródło stresu i jako efekt stresu. Sylwan nr 8: 5–24.
82. Sierota Z. 1998. Kryteria i metody oceny stanu zdrowotnego drzew i drzewostanów. Prace Inst. Bad. Leśn., ser. A, nr 854: 75–102.
83. Sierota Z. 2001. Choroby lasu. Wyd. CILP, Warszawa.
84. Sierota Z., Małecka M., Lech P. 1993. Ocena zagrożenia środowiska leśnego w 1992 r. i prognoza na 1993 rok. Not. Nauk. IBL, Warszawa, 1–6.
85. Sierota Z., Kolk A., Ślusarski S. 1998. Przyczyny i przebieg zjawiska zamierania pędów sosny zwyczajnej na terenie północno-zachodniej części Polski w latach 1995–1997. Prace Inst. Bad. Leśn., ser. B nr 34: 75–94.
86. Symonides E. 1993. Natura 2000 – koncepcja i podstawy prawne. Parki Narod. 1: 3–4.
87. Szczepkowski A. 2010. Odporność drewna buka zwyczajnego (*Fagus sylvatica* L.) z drzew o zróżnicowanym stanie zdrowotnym na rozkład powodowany przez grzyby. Leśn. Pr. Bad. 71 (1): 29–38.
88. Śliwa E. 1987. Brudnica mniszka. Bibl. Leśn. Wyd. Świat, Warszawa.
89. Wagner M.R., Clancy K.M., Lieutier F., Paine T.D. 2002. Mechanisms and deployment of resistance in trees to insects. Kluwer Acad. Publ., The Netherlands.
90. Wawrzoniak J. i zespół. 1990–2010. Monitoring środowiska leśnego. Stan uszkodzenia lasów (corocznie). Bibl. Monit. Środ. GIOŚ, Warszawa.
91. Woś A. 1995. Zarys klimatu Polski. Wyd. Nauk. Bogucki, Poznań.
92. Zbiorowa (1980–2010). Krótkoterminowa prognoza występowania ważniejszych szkodników i chorób infekcyjnych drzew leśnych w Polsce (coroczna). Inst. Bad. Leśn., Warszawa Sękocin.
93. Żółciak A. 2005. Opieńki. Wyd. CILP, Warszawa.