

Andrzej M. Jagodziński
Marcin Pietras
Marcin K. Dyderski

MIGRACJE DRZEW I GRZYBÓW MYKORYZOWYCH W WYNIKU PRZESUWANIA SIĘ STREF KLIMATYCZNYCH

1. Wstęp

W historii życia na Ziemi miały miejsce okresy gorętsze i chłodniejsze w porównaniu z czasami współczesnymi, a szata roślinna, w tym rośliny drzewiaste, wychodziła z nich z mniejszym lub większym uszczerbkiem dla jej bogactwa. Obecnie obserwowana dynamika wzrostu temperatury globalnej nie znajduje jednak paraleli w czasach historycznych, nie tylko ze względu na rolę człowieka w zachodzących zmianach (Ceballos i in., 2015; IPBES, 2019; Vitousek i in., 1997). Konsekwencje współczesnej zmiany klimatu, za przyczynę której powszechnie przyjmuje się właśnie działalność człowieka, rozpatrywać można na różnych płaszczyznach: wzrasta globalna temperatura, redukcji ulega pokrywa lodowa i śnieżna, kurczy się zasięg kriosfery, skraca się okres, w którym gleba jest zamrożona, przymrozki oraz zimne dni i noce stają się coraz rzadsze, wzrasta poziom wód w morzach i oceanach, okresy susz nie tylko trwają coraz dłużej i są coraz częstsze, ale obejmują także coraz większą powierzchnię lądów, wzrasta czas trwania i częstotliwość upałów, które stają się bezpośrednią przyczyną śmierci ludzi, kurczą się zasoby wód słodkich, wzmagają się częstotliwość gwałtownych zjawisk atmosferycznych o katastrofalnym w skutkach przebiegu, a ponadto wydłuża się okres wegetacyjny. To tylko przykłady, do tego na wysokim poziomie ogólności, oraz niejednorodne w skutkach w zależności od rozpatrywanego miejsca na Ziemi.

Temat wpływu wzrostu koncentracji CO₂ w atmosferze oraz powiązanego z nim wzrostu temperatury na drzewa i lasy podejmowany jest przez naukowców coraz częściej. Zmiany temperatury wywierają wpływ na przyspieszenie procesów biogeochemicznych zachodzących w ekosystemach, zarówno w ich ożywionej, jak i nieożywionej części. Wpływają one m.in. na dynamikę procesu fotosyntezy i oddychania (asymilacja i emisja CO₂), tempo dekompozycji martwej materii organicznej oraz jej mineralizacji w glebie (także poprzez zmiany aktywności mikroorganizmów glebowych), fenologię roślin drzewiastych, produktywność drzewostanów, zmiany zasięgów geograficznych drzew (poziomych i pionowych)

ZMIANA KLIMATU

i gatunków z nimi powiązanych, a w konsekwencji także na różnorodność biologiczną ekosystemów leśnych. Skala zmian w funkcjonowaniu ekosystemów leśnych, będących odpowiedzią na globalne zmiany klimatu, trudna jest do przewidzenia, jednakże kompleksowe ujęcie problemu prowadzi do konkluzji, iż lasy, jakie dzisiaj znamy, zmieniają się na niespotykaną dotychczas skalę (Hanewinkel i in., 2013; McDowell i in., 2020; Wieczynski i in., 2019).

2. Zmiana klimatu a interakcje pomiędzy roślinami i grzybami

Symbioza mykoryzowa jest najpowszechniejszą w przyrodzie zależnością łączącą ze sobą dwie grupy organizmów: rośliny oraz niepatogeniczne grzyby. W przypadku drzew strefy umiarkowanej oraz borealnej półkuli północnej największe znaczenie ma symbioza ektomykoryzowa. Grzyby tworzące ten typ zależności powodują zwiększenie powierzchni chłonnej korzeni, łagodząc tym samym skutki suszy, dzięki wydzielanym przez siebie do gleby enzymom umożliwiają pobieranie związków niedostępnych dla roślin, odpowiadają za pobieranie przez rośliny większości składników mineralnych, chronią korzenie przed chorobotwórczymi mikroorganizmami glebowymi i substancjami toksycznymi (np. metalami ciężkimi) oraz stanowią bezpośrednie połączenie pomiędzy roślinami a środowiskiem glebowym ekosystemów leśnych (Hobbie i Hobbie, 2006). Dlatego też zmiany zachodzące w zbiorowisku grzybów mykoryzowych pod wpływem zmian klimatu mają bezpośrednie przełożenie na odporność roślin i ich reakcję na zmieniające się środowisko. Z drugiej strony zmiany w intensywności fotosyntezy (szerzej – wymiany gazowej) roślin powodowane zmianami klimatu wpływają na bogactwo i różnorodność grzybów mykoryzowych. Charakter tych zmian zależy od wielu czynników, najczęściej jednak wiązany jest ze strefą klimatyczną, w której dany gatunek drzewa występuje (Reich i in., 2015).

Wpływ wzrastającej koncentracji atmosferycznego CO₂ na fizjologię roślin jest stosunkowo dobrze udokumentowany w literaturze naukowej, podczas gdy jego wpływ na mikrobiotę organizmów glebowych, w tym grzyby mykoryzowe, nie został do tej pory należycie poznany (Becklin i in., 2017; Blankinship i in., 2011). Dowiedziono, że w warunkach rosnącej koncentracji CO₂ prawie zawsze odnotowuje się wzmoczenie wzrostu roślin, w tym także korzeni, jako bezpośrednią konsekwencję wzrostu dostępności CO₂ niezbędnego do procesu fotosyntezy, przy czym rośliny o typie fotosyntezy C₃, dominujące w strefie klimatu umiarkowanego, cechują się wyraźniejszą odpowiedzią na wzrost koncentracji CO₂ w porównaniu z roślinami o typie fotosyntezy C₄, które z kolei dominują w klimacie gorącym, w regionach o intensywnym nasłonecznieniu. Ponadto korzenie drobne, które są fizycznym miejscem nawiązywania relacji symbiotycznych pomiędzy roślinami a grzybami mykoryzowymi, a także są znacząco bardziej aktywne metabolicznie w porównaniu z korzeniami grubymi, w większym stopniu reagują na wzrost koncentracji CO₂ (Hodge, 1996; Norby i in., 1986; Smith i Read, 2009).

Zmiany w produktywności roślin wywierają wpływ na procesy zachodzące w środowisku glebowym, gdyż zwiększona alokacja związków węglowych do korzeni może wzmagać zawiązywanie relacji symbiotycznych, a także wpływać na nie w wymiarze ilościowym i jakościowym. Wraz ze wzrostem aktywności fotosyntetycznej roślin w warunkach wzbogaconej w CO₂ atmosfery (Ainsworth i Rogers, 2007) obserwowany jest wzmożony transfer fotosymlatów (produktów fotosyntezy) do ich korzeni, a w następstwie przepływ związków węglowych do zbiorowisk grzybów wchodzących w reakcje symbiotyczne z roślinami (Cheng i in., 2012; Drigo i in., 2010), które to z kolei przekazują je do innych mikroorganizmów glebowych (Drigo i in., 2013). W konsekwencji można przypuszczać, iż w wyniku wzrostu koncentracji CO₂ w atmosferze dochodzi do zmian zarówno w składzie gatunkowym zbiorowisk mikroorganizmów glebowych, w tym grzybów symbiotycznych, jak i dynamice ich funkcjonowania (Johnson i in., 2013; Maček i in., 2019). Ze względu na to, iż każdy układ ekologiczny, w tym las, należy rozpatrywać przez pryzmat jednoczesnego oddziaływania czynników biotycznych, abiotycznych i antropogenicznych, które także wzajemnie na siebie wpływają, na relacje pomiędzy drzewami – jako gospodarzami – i grzybami mykoryzowymi również należy spoglądać kompleksowo, uwzględniając modyfikujący wpływ wszystkich zmiennych środowiskowych na kształtowanie funkcjonalnych powiązań między nimi, szczególnie zaś przez pryzmat zmieniającego się w wyniku działalności człowieka środowiska.

Podobnie jak w przypadku innych organizmów, również grzyby charakteryzują się tolerancją pewnego zakresu temperatur (pomiędzy temperaturą minimalną a maksymalną), w którym występują, a także temperaturą optymalną (z największą ich liczebnością), w których to znajdują swoją niszę klimatyczną (Pietikäinen i in., 2005). Badania wpływu zwiększonej temperatury na grzyby nie dają jednoznacznej odpowiedzi na pytanie jak globalne ocieplenie klimatu będzie wpływało na zbiorowiska grzybów symbiotycznych związanych z drzewami. Badania przeprowadzone w tundrze oraz lasach klimatu borealnego wskazują, że zbiorowiska grzybów mykoryzowych tych właśnie regionów będą charakteryzowały się największymi zmianami bogactwa gatunkowego grzybów (Allison i Treseder, 2008; Clemmensen i in., 2006; Mucha i in., 2018). Podwyższenie temperatury gleby dla czterech północnoamerykańskich gatunków drzew o maksymalnie 3,4°C nie wpływało na bogactwo gatunkowe zbiorowisk grzybów tychże gatunków (*Picea glauca*, *Betula papyrifera*, *Pinus strobus* i *Quercus rubra*). Zmianie ulegały natomiast ilościowe i jakościowe relacje pomiędzy taksonami grzybów wchodzących w związki mykoryzowe z badanymi gatunkami drzew (Mucha i in., 2018). Inne badania wskazują z kolei na brak lub minimalny bezpośredni związek zmieniającej się temperatury i zmian zachodzących w zbiorowiskach grzybów symbiotycznych (Pöhlme i in., 2013; Rainer i in., 2015). Wpływ zmieniającej się temperatury na grzyby może mieć szerszy charakter i w sposób pośredni, np. przez zmianę długości sezonu wegetacyjnego, wpływać na zbiorowiska grzybów mykoryzowych.

ZMIANA KLIMATU

W odniesieniu do dostępności wody grzyby wydają się bardzo tolerancyjne na jej okresowy brak. Wynika to z możliwości tworzenia przez nie przetrwalników w glebie, które to stają się rezerwuarem inokulum grzybowego po okresie suszy. Zdolność do tworzenia przetrwalników ma wiele gatunków grzybów mykoryzowych, m.in. bardzo pospolite włośnianki (*Hebeloma* spp.), krowiak podwinięty (*Paxillus involutus*) czy grzyb *Cenococcum geophilum* – jeden z najbardziej pospolitych symbiontów wielu gatunków drzew. Spośród czynników klimatycznych wpływających na występowanie grzybów najistotniejsze wydają się te związane z opadami. Badania biogeograficzne różnych gatunków grzybów suiloidalnych wskazują, że najistotniejszym czynnikiem klimatycznym decydującym o występowaniu grzybów symbiotycznych jest suma opadów najchłodniejszego okresu w roku. Znaczenie ilości opadów dla występowania północnoamerykańskiego złotaka wysmukłego (*Aureoboletus projectellus*) zostało potwierdzone zarówno w naturalnym zasięgu geograficznym występowania tego grzyba, jak i w Europie (Banasiak i in., 2019a, 2019b). Powyższe doniesienia wskazują na brak prostego przełożenia pomiędzy sumą opadów okresu, w którym produkowane są owocniki grzybów a ich ilością oraz występowaniem gatunku. Na przykład za czynnik, który bezpośrednio wpływa na produktywność ogrodów truflowych (gdzie uprawianych jest kilka gatunków grzybów z rodzaju *Tuber*) w południowej Francji uznano pojawiające się okresy letnich susz w roku poprzedzającym zbiory (Baragatti i in., 2019). Te same badania wskazują, iż zmiany klimatu obserwowane w XX w. w niewielkim stopniu wpływały na tworzenie owocników przez trufle czarnozarodnikową (*Tuber melanosporum*) w rejonie Morza Śródziemnego. W związku z pojawiającymi się okresami suszy, obserwowanymi od początku XXI w., produktywność teje trufli może gwałtownie obniżyć się w krajach śródziemnomorskich. Inne badania potwierdzają pozytywną zależność pomiędzy ilością opadów w okresie letnim i wczesnowiosennym a tworzeniem się owocników grzybów ektomykoryzowych (Martínez-Peña i in., 2012; Taye i in., 2016).

3. Przewidywane zmiany zasięgów lasotwórczych gatunków drzew Europy

Zmiany zasięgów geograficznych głównych lasotwórczych gatunków drzew Europy pod wpływem zmian klimatu były przewidywane już w latach 90. ubiegłego stulecia (Booth, 2018; Sykes i in., 1996). Od tego czasu wiarygodność prognoz zwiększyła się, ponieważ wzrosła dokładność narzędzi służących estymacji zasięgów geograficznych oraz dokładność danych wejściowych (Booth i in., 2014; Elith i in., 2011; Phillips i in., 2006). Nadal jednak prognozy obciążone są niepewnością związaną z wielkością przewidywanych zmian klimatu i niepewnością globalnych modeli cyrkulacyjnych (Goberville i in., 2015; Thuiller i in., 2019).

Najnowsze kompleksowe prognozy zmian zasięgów geograficznych dwunastu lasotwórczych gatunków drzew występujących w Europie, w tym obcego

pochodzenia, wykazały zróżnicowane reakcje poszczególnych taksonów na przewidywane zmiany klimatu. W pracy tej wykorzystano dane o rozmieszczeniu gatunków w postaci współrzędnych geograficznych punktów, w których stwierdzono ich występowanie oraz 19 zmiennych bioklimatycznych (pochodnych miesięcznych pomiarów temperatur oraz opadów), dostępnych w serwisie WorldClim1.4 w postaci warstw rastrowych. Na bazie tych danych opracowano modele maksymalnej entropii (MaxEnt; Phillips i in., 2006), które estymowały prawdopodobieństwo występowania gatunku w danej komórce rastra. Modele te wykorzystano do estymacji prawdopodobieństwa występowania gatunku dla warstw rastrowych prezentujących przewidywane wartości zmiennych bioklimatycznych dla poszczególnych scenariuszy zmian klimatycznych wg IPCC. Analizy przeprowadzono dla trzech scenariuszy zmian w perspektywie 2100 roku: scenariusz optymistyczny (RCP2.6) zakładający wzrost koncentracji CO₂ do 450 ppm i wzrost temperatury o 0,2 do 1,8 °C, scenariusz pośredni (RCP4.5) zakładający wzrost koncentracji CO₂ do 650 ppm i wzrost temperatury o 1,0 do 2,6 °C oraz scenariusz pesymistyczny (RCP8.5) zakładający wzrost koncentracji CO₂ do 1350 ppm i wzrost temperatury o 2,6 do 4,8 °C.

W pracy Dyderskiego i in. (2018) wykazano, że trzy spośród czterech badanych gatunków iglastych (*Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Larix decidua*) oraz brzoza (*Betula pendula*) na większości obecnego zasięgu występowania znajdują się poza optimum klimatycznym w perspektywie 2070 roku (prognoza dla lat 2061–2080). Nie oznacza to jednak ich natychmiastowego zamierania, lecz zwiększenie ich wrażliwości na skrajne warunki pogodowe (susze, huragany, powodzie) oraz obniżenie odporności na oddziaływanie czynników biotycznych (np. grzybów patogenicznych czy owadów). Ponieważ modele te oparte są jedynie na zmiennych bioklimatycznych, nie uwzględniają zmienności warunków glebowych, które w węższych skalach przestrzennych będą modyfikować prawdopodobieństwo występowania danego gatunku drzewa (Pearson i Dawson, 2003). Z tego powodu gatunki te prawdopodobnie będą zajmować określone mikrosiedliska, np. uboższe gleby (rdzawe i bielicowe), torfowiska wysokie i przejściowe czy północne stoki górskie. Spośród gatunków liściastych buk (*Fagus sylvatica*) i dąb szypułkowy (*Quercus robur*) utracą znaczną część optimum klimatycznego, natomiast najwięcej zachowa jesion wyniosły (*Fraxinus excelsior*) i dąb bezszypułkowy (*Quercus petraea*). Modele przewidują także utratę optimum przez daglezję (*Pseudotsuga menziesii*) i dąb czerwony (*Quercus rubra*) oraz zwiększenie potencjalnego zasięgu robinii akacjowej (*Robinia pseudoacacia*). Wyniki te są częściowo zgodne z predykcjami Thurma i in. (2018), bazującymi na danych binarnych i uwzględniającymi w modelach zmienne opisujące żyzność gleby. Największa niezgodność pomiędzy naszymi modelami a pracą Thurma i in. (2018) dotyczy prognoz dla dębu czerwonego, uważanego przez cytowanych badaczy za potencjalnie przyszłościowy gatunek lasotwórczy Europy. Nasze modele przewidują natomiast, że straci on większość aktualnego zasięgu geograficznego.

W Polsce w grupie największych „przegranych” znalazły się gatunki iglaste – sosna zwyczajna, świerk pospolity, modrzew europejski. Nawet predykcja dla

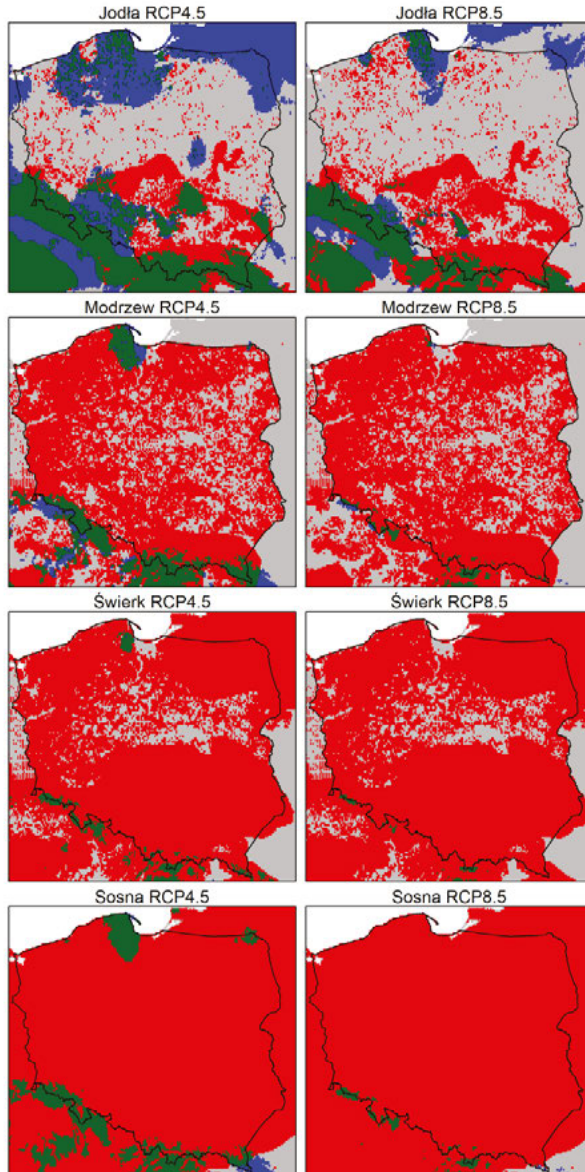
ZMIANA KLIMATU

umiarkowanego scenariusza (RCP4.5) wykazała, że na większości obszaru Polski stracą one swoje optimum klimatyczne w latach 2061–2080 (rys. 4.1). Podobne wzorce zmian zasięgu wykazano dla brzozy brodawkowatej (rys. 4.2). Wynika to z podobieństwa w funkcjonowaniu tego lekkonasiennego gatunku do sosny i modrzewia. W przypadku jodły (*Abies alba*) przewidywania dla scenariusza umiarkowanego (RCP4.5) zakładają, że zachowa ona optimum klimatyczne w dużej części stanowisk w Polsce, jednak w scenariuszu pesymistycznym (RCP8.5) przeważająca część jej niżowego zasięgu w naszym kraju znajdzie się poza optymalnymi warunkami (rys. 4.1). W obu jednak przypadkach zwiększy się obszar, na którym mogłaby potencjalnie występować (lub już występuje), np. na Pomorzu. Dąb szypułkowy, występujący dziś częściej niż dąb bezszypułkowy, w scenariuszu umiarkowanym (RCP4.5) w środkowej Polsce znajdzie się poza optimum klimatycznym, podczas gdy w scenariuszu pesymistycznym (RCP8.5) jego optimum klimatyczne ograniczy się do pasa wyżyn, Warmii, Mazur i części Pomorza (rys. 4.2). Odmienne predykcje dotyczą dębu bezszypułkowego, bardziej odpornego na suszę. Gatunek ten zachowa większość optimum klimatycznego, nawet w scenariuszu pesymistycznym (RCP8.5). W tym scenariuszu poza optimum znajdzie się Mazowsze i część Ziemi Lubuskiej. W przypadku scenariusza umiarkowanego (RCP4.5) większość obecnego zasięgu buka znajdzie się w optimum klimatycznym, zaś w scenariuszu pesymistycznym (RCP8.5) większość dzisiejszych stanowisk buka, zwłaszcza w Polsce wschodniej i centralnej, ale też na zachodzie kraju, znajdzie się poza optimum klimatycznym.

4. Wpływ zmiany zasięgów geograficznych drzew w Europie na grzyby mykoryzowe

Najbardziej rozpowszechnionym typem mykoryzy jest mykoryza arbuskularna. Szacuje się, że w skali świata ponad 250 tysięcy gatunków roślin naczyniowych wchodzi w związki symbiotyczne z około 300 taksonami grzybów arbuskularnych, przedstawicielami rzędu *Glomeromycota* (Öpik i in., 2014). Wśród roślin drzewiastych tworzących związki z grzybami arbuskularnymi możemy wyróżnić szereg gatunków ważnych w skali Europy, należących m.in. do rodzajów klon (*Acer*), jesion (*Fraxinus*), wiąz (*Ulmus*), cis (*Taxus*) oraz jałowiec (*Juniperus*). Zmiany zasięgów drzew tworzących mykoryzę arbuskularną nie będą się wiązały ze zmianami w kompozycji związanych z nimi grzybów. Bardzo niskie bogactwo gatunkowe grzybów arbuskularnych, szerokie zasięgi występowania oraz powszechne występowanie poszczególnych taksonów w wielu ekosystemach leśnych będzie wspomagało migrację drzew tworzących mykoryzę arbuskularną. Zgoła inaczej jest w przypadku symbiozy ektomykoryzowej, gdzie blisko 25 tysięcy gatunków grzybów tworzy ten typ mykoryz z około 8 tysiącami gatunków roślin (Wang i Qiu, 2006). Wśród nich są ważne ekologicznie

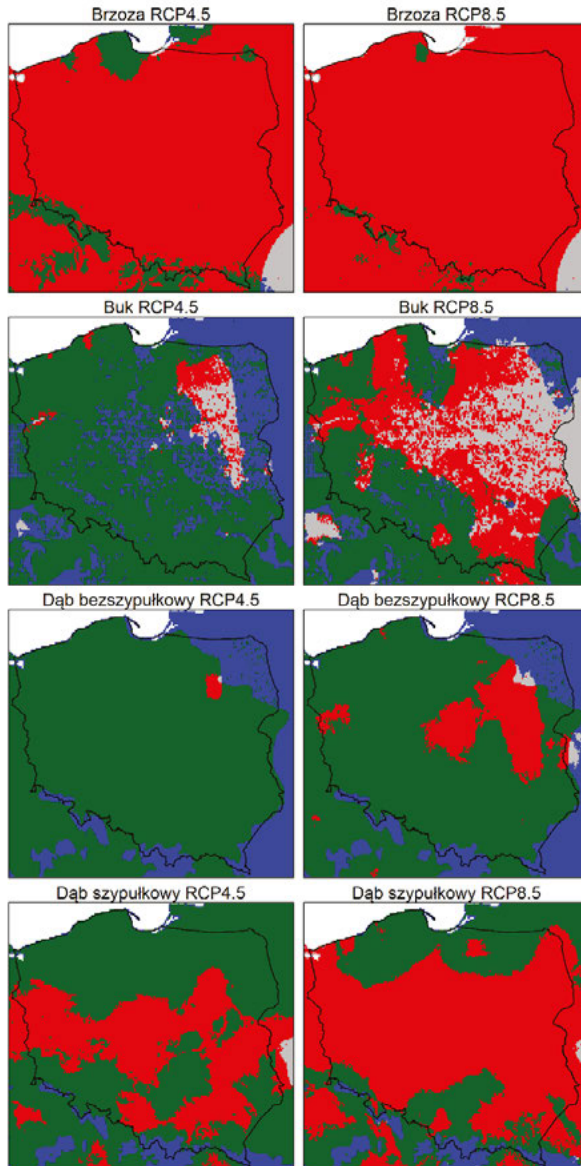
Rysunek 4.1. Prognozowane zmiany zasięgów geograficznych gatunków drzew iglastych w Polsce na lata 2061–2080, dla scenariusza umiarkowanego (RCP4.5) oraz pesymistycznego (RCP8.5). Kolor zielony – gatunek obecnie występuje i w przyszłości pozostanie w optimum klimatycznym, czerwony – gatunek obecnie występuje i w przyszłości znajdzie się poza optimum klimatycznym, niebieski – gatunek obecnie nie występuje i w przyszłości znajdzie się w optimum klimatycznym, szary – brak występowania.



Źródło: Dyderski i in. (2018).

ZMIANA KLIMATU

Rycina 4.2. Prognozowane zmiany zasięgów geograficznych gatunków drzew liściastych w Polsce na lata 2061–2080 dla scenariusza umiarkowanego (RCP4.5) oraz pesymistycznego (RCP8.5). Kolor zielony – gatunek obecnie występuje i w przyszłości pozostanie w optimum klimatycznym, czerwony – obecnie występuje i w przyszłości znajdzie się poza optimum klimatycznym, niebieski – gatunek obecnie nie występuje i w przyszłości znajdzie się w optimum klimatycznym, szary – brak występowania.



Źródło: Dyderski i in. (2018).

i ekonomicznie w skali Europy gatunki drzew należące do takich rodzin, jak sosnowate, bukowate czy brzożowate. Większość drzew strefy umiarkowanej i borealnej, takich jak przedstawione na rys. 4.1 (sosna zwyczajna, świerk pospolity, modrzew europejski, jodła pospolita) oraz rys. 4.2 (dąb szypułkowy i bezszypułkowy, buk zwyczajny, brzoza brodawkowata) nawiązuje obligatoryjnie związki ektomykoryzowe z wieloma gatunkami grzybów. Oznacza to, że nawiązanie symbiozy mykoryzowej jest warunkiem prawidłowego wzrostu i rozwoju drzew. Dowiedziono, że pojedyncze drzewo może nawiązywać relacje symbiotyczne z setkami gatunków grzybów ektomykoryzowych (Bahram i in., 2011). W skali ekosystemu leśnego bogactwo gatunkowe grzybów symbiotycznych sięga tysięcy taksonów (Tedersoo i in., 2014). Wśród nich wyróżnić można grzyby (tzw. generaliści) nawiązujące symbiozę mykoryzową z wieloma gatunkami drzew. Z reguły grzyby takie cechują się szerokimi zasięgami występowania. Gatunki, które wyróżnia przywiązanie do konkretnego gatunku lub grup blisko spokrewnionych gatunków drzew (tzw. specjaliści), występują w węższych zasięgach związanych ściśle z zasięgami występowania związanych z nimi drzew.

Zmiany zasięgów geograficznych głównych gatunków drzew lasotwórczych w Europie będą pociągały za sobą zagrożenia głównie dla ich specyficznych grzybów symbiotycznych. W przeciwieństwie do roślin drzewiastych grzyby mają ograniczone możliwości dyspersji. Owocniki grzybów należą do najbardziej efemerycznych struktur, których występowanie uzależnione jest od wielu czynników. Dodatkowo zarodniki grzybów zwykle bardzo krótko zachowują zdolność do rozwoju, często do ich przemieszczenia potrzebny jest również wektor, zazwyczaj zwierzęcy, dzięki któremu propagule mogą być przenoszone na nowe miejsca. Dobrym przykładem na to są gatunki kulinarnie wykorzystywanych trufli, które w naturze przenoszone są głównie przez gryzonie. Zmiany zasięgów występowania roślin drzewiastych (takich jak dąb szypułkowy, dąb burgundzki – *Quercus cerris*, kasztan jadalny – *Castanea sativa*, leszczyna pospolita – *Corylus avellana*) wykorzystywanych w ogrodach truflowych w rejonie śródziemnomorskim oraz krajach zachodniej Europy może skutkować ustępowaniem cennych gatunków trufli w naturze oraz znacząco ograniczyć możliwość produkcji tych grzybów (Baragatti i in., 2019). Z drugiej strony w naszej rodzimej mykobiocie coraz częściej obserwujemy gatunki grzybów uznawanych dotychczas za grzyby „ciepłolubne”, takie jak np. borowik szatański (*Rubroboletus satanas*). Zmiany zachodzące w kierunku łagodzenia klimatu regionu Europy środkowo-wschodniej otwierają możliwość powolnej, ale systematycznej migracji takich gatunków grzybów na północ.

Współczesne zmiany zasięgów geograficznych drzew, będące w głównej mierze konsekwencją gwałtownych i wzmacniających się zmian klimatu w epoce Antropocenu, niosą za sobą ryzyko masowego zamierania lasów. Procesy takie obserwowane są głównie na granicach dzisiejszych zasięgów i dotyczą także ważnych gatunków lasotwórczych Europy, takich jak sosna zwyczajna, świerk pospolity czy dąb szypułkowy. Zamieranie lasów, obserwowane w ostatnich latach w Europie (choć nie tylko na naszym kontynencie), skutkuje gwałtowną redukcją różnorodności

ZMIANA KLIMATU

biologicznej ekosystemów leśnych, w tym również zachodzącą w zbiorowiskach grzybów (mykocenozach). Proces zamierania drzewostanów (rozłożony w czasie), podczas którego obserwowane jest powolne pogarszanie kondycji drzew, skutkuje zmianami w zbiorowiskach grzybów, postępującymi w kierunku dominacji gatunków pospolitych o małych wymaganiach w stosunku do partnera roślinnego (Lancellotti i Franceschini, 2013). W przypadku zamierania drzewostanu o charakterze gwałtownym (np. w przypadku sosny zwyczajnej i świerka pospolitego, co aktualnie obserwujemy w wielu regionach Polski), całkowitej zmianie ulega garnitur grzybów symbiotycznych (Štursová i in., 2014; Veselá i in., 2019). Prawie całkowicie ustępują gatunki ektomykoryzowe związane z drzewami zamierającego lasu, a na ich miejsce wkraczają grzyby związane z gatunkami drzew zastępującymi uprzednio rosnące. Przykładem gatunku drzewa będącego obecnie w fazie ekspansji w Polsce jest klon jawor (*Acer pseudoplatanus*), drzewo tworzące symbiozę arbuskularną, którego odnowienie naturalne bardzo często odnotowywane jest w ekosystemach leśnych środkowej i północnej części naszego kraju.

5. Zmiany zasięgów geograficznych drzew w Europie a różnorodność biologiczna lasów

Dominujący gatunek drzewa determinuje różnorodność biologiczną i funkcjonowanie ekosystemu leśnego. Różnice w cechach gatunków determinują ilość, chemizm oraz tempo, w jakim materia krąży w układzie ekologicznym (Finzi i in., 1998; Hobbie i in., 2006; Horodecki i Jagodziński, 2017; Mueller i in., 2012; Reich i in., 2005). Dodatkowo budowa koron i liści determinuje ilość promieniowania słonecznego docierającego do dna lasu (Dyderski i Jagodziński, 2019b; Knight i in., 2008; Niinemets, 2010). Przekłada się to bezpośrednio na warunki mikroklimatyczne pod okapem drzewostanu (von Arx i in., 2012; Wild i in., 2019; Zellweger i in., 2020), a więc także na aktywność mikroorganizmów i bezkręgowców (Kamczyc i in., 2019; Kohyt i Skubała, 2020; Mueller i in., 2016). Gatunki drzew są też siedliskiem życia wielu organizmów ściśle z nimi związanych, np. mszaków i porostów żyjących na korze żywych czy martwych drzew (Király i Ódor, 2010; Łubek i in., 2020; Wierzcholska i in., 2018), czy wyspecjalizowanych pokarmowo owadów. Z poszczególnymi gatunkami drzew związana jest też różnorodność biologiczna roślin runa (Ampoorter i in., 2015; Augusto i in., 2003; Barbier i in., 2008) czy przeżywalność i struktura gatunkowa młodego pokolenia drzew i krzewów (Dyderski i Jagodziński, 2019a, 2020; Emborg, 1998; Götmark i in., 2005). Z tego powodu drzewa uważa się za kluczowe elementy ekosystemów, determinujące ich funkcjonowanie oraz różnorodność biologiczną (Ellison i in., 2005).

Utrata gatunków drzew kluczowych dla funkcjonowania poszczególnych gatunków zależnych będzie częściowo determinować ich regres, związany z brakiem odpowiednich siedlisk. Z drugiej strony może warunkować adaptację do

warunków panujących na siedliskach zastępczych. Przywiązanie gatunków epifitycznych do gatunków drzew związane jest m.in. z właściwościami fizykochemicznymi kory, zwłaszcza jej odczynem i zdolnością do gromadzenia wody (Barkman, 1958; Jagodziński i in., 2018; Łubek i in., 2020). Z tego powodu niektóre gatunki drzew mogą tworzyć lokalne ostoje różnorodności biologicznej, gromadząc niewspółmiernie dużą w stosunku do zajmowanej powierzchni liczbę taksonów epifitycznych (Wierzycholska i in., 2018). Z drugiej strony gatunki te, często przywiązane do specyficznego mikroklimatu starych lasów (Cieśliński i in., 1996; Parker i in., 2004; Snäll i in., 2004), są bardziej związane z ciągłością ekosystemu leśnego niż z samym klimatem (Wierzycholska i in., 2020). Z tego względu regres poszczególnych gatunków drzew może przynieść zróżnicowane lokalnie skutki dla różnorodności biologicznej. Zależec będą one od roli, jaką dane drzewo pełni w kształtowaniu biot organizmów zależnych i ich udziału w den-droflorze. Ważnym aspektem jest też związane z ustępowaniem poszczególnych gatunków drzew kształtowanie zasobów siedlisk dla gatunków epiksylicznych. W zależności od podjętych działań gospodarczych mogą one zwiększyć bogactwo gatunków związanych z martwymi drzewami. W dłuższej perspektywie brak dopływu zamierających drzew o określonych właściwościach może determinować zanik poszczególnych grup epiksyli, zwłaszcza o silnej specjalizacji w stosunku do zajmowanego przez nie substratu.

Mimo dobrze poznanej siedliskotwórczej roli drzew, niewiele badań w sposób kompleksowy określiło możliwość zajmowania siedlisk zastępczych przez gatunki wyspecjalizowane. Utrata poszczególnych kluczowych gatunków drzew może być skompensowana przez gatunki współwystępujące (Łubek i in., 2020). Ważną rolę w możliwości kreowania siedlisk dla zbiorowisk zależnych określa podobieństwo funkcjonalne – podobne cechy budowy i chemizmu poszczególnych organów, ale także współdzielona historia ewolucyjna (Sande i in., 2020; Schittko i in., 2020). Ocena wpływu zmian zasięgów geograficznych drzew w zmieniającym się klimacie wymaga większego zaangażowania, szczególnie w warunkach intensyfikacji przemian ekosystemów (Ceballos i in., 2015; Steffen i in., 2015; Steinbauer i in., 2018). Brakuje informacji nie tylko na temat przywiązania poszczególnych taksonów do drzew, ale też możliwości ich występowania na siedliskach suboptymalnych. Szczególne znaczenie mogą tu mieć powtarzane inwentaryzacje różnorodności biologicznej, zwłaszcza porównujące nie tylko stan „przed” i „po” zaburzeniu, ale także różne warianty przemian ekosystemów.

6. Gospodarka leśna w obliczu zmian zasięgów geograficznych drzew Europy

Główną konsekwencją zmian zasięgów gatunków lasotwórczych będzie zmiana struktury dominacji gatunków w lasach Polski. Przewidywane zastąpienie sosny i świerka przez dąb i buk może przynieść spadek wartości ekonomicznej

ZMIANA KLIMATU

drzewostanów (Hanewinkel i in., 2013). Warto zaznaczyć, że prognoza ta zakłada utrzymanie dotychczasowych warunków rynku surowca drzewnego, co może nie do końca odpowiadać proporcji zapotrzebowania na poszczególne sortymenty w przyszłości. Redukcja powierzchni lasów zdominowanych przez drzewostany gatunków o względnie szybkim tempie wzrostu spowoduje zwiększenie długości cyklu produkcyjnego – z 80–120 lat dla sosny i świerka do 120–160 lat dla buka i dębu (*Zasady Hodowli Lasu*, 2012). Z uwagi na zróżnicowaną strukturę wiekowo-gatunkową polskich lasów zmiana ta, wyprzedzana działaniami leśników związanymi z przebudową drzewostanów iglastych, następować będzie stopniowo. Przyspieszając ją będą zdarzenia o charakterze katastroficznym, np. huragany, pożary czy gradacje owadów, których częstość zwiększy się pod wpływem zmian klimatycznych (Seidl i in., 2011, 2014, 2018). Przyspieszona śmiertelność drzew będzie konsekwencją zwiększenia tempa wzrostu wskutek wyższej temperatury i koncentracji CO₂. Wymusi też obniżenie wieków rębności (Meilby i in., 2001), a co za tym idzie – zmieni strukturę podaży poszczególnych sortymentów drzewnych na rynku.

Zmiana struktury dominacji gatunków drzew będzie niosła także za sobą konsekwencje dla dynamiki obiegu węgla (a także i innych makro- i mikroelementów) w ekosystemach leśnych. Ponieważ w lasach zgromadzone są zasoby węgla stanowiące jeden z najważniejszych rezerwuarów tego pierwiastka wśród ekosystemów lądowych (Pan i in., 2011; Woodbury i in., 2007), będzie to miało konsekwencje dla zdolności retencjonowania węgla i łagodzenia tempa zmian klimatycznych. Zamiana gatunków szybko- i średnio-rosnących na gatunki o wolniejszym tempie wzrostu wydłuży czas retencjonowania węgla w biomacie (Brienen i in., 2020; Luysaert i in., 2018). Spowoduje to zmniejszenie puli węgla akumulowanego w poziomie organicznym gleby, lecz za to zwiększy się retencja tego pierwiastka w głębszych warstwach (Mayer i in., 2020).

Konieczność dostosowania gospodarki leśnej do niepewnych warunków klimatycznych wymagać będzie zmiany paradygmatów hodowli lasu (Jandl i in., 2019; Pretzsch, 2009; Seidl i in., 2016), gdyż ich realizacja nie będzie możliwa w sytuacji, gdy główne gatunki lasotwórcze znajdą się poza optimum klimatycznym. Nowe zasady powinny zwiększyć nacisk na zachowanie ciągłości pokrywy leśnej (stosowanie rębni złożonych), odnowienie naturalne drzewostanu, a także ograniczenie mechanicznego przygotowania gleby. Ważną rolę odegrają gatunki traktowane dziś jako domieszkowe lub niepełniące ważnej roli w gospodarce leśnej, których przewidywane przyszłe zasięgi geograficzne nie będą zagrożone w warunkach zmian klimatycznych. Szczególnie istotne jest tutaj określenie kierunków zmian ich zasięgów w różnych scenariuszach nasilenia zmian klimatycznych. Dotychczasowy stan wiedzy jest niewystarczający – na przykład dla grabu odnaleziono pięć publikacji, dla klonu jaworu, jesionu oraz osiki – po cztery, dla klonu polnego, lipy drobnolistnej i olszy szarej – po dwie, a dla klonu zwyczajnego, jarzębu pospolitego i cisa – po jednej (Dyderski i in., 2018). Co więcej, modele te zostały sporządzone różnymi metodami, w różnych skalach przestrzennych, dla różnych obszarów oraz dla różnych scenariuszy zmian

klimatycznych (głównie na podstawie czwartego raportu IPCC). Z tego względu ocena reakcji poszczególnych gatunków wymaga sporządzenia nowych modeli, w oparciu o ujednoczoną metodykę i te same zmienne objaśniające. Zastosowanie szerszego wachlarza gatunków w hodowli lasu będzie szczególnie istotne dla rozproszenia ryzyka hodowlanego na więcej niż jeden gatunek docelowy (Bolte i in., 2009; Jandl i in., 2019). Pozwoli także korzystać z synergii wykorzystania przestrzeni i zasobów ekosystemalnych, zwiększając nie tylko produktywność, ale też poziom i zakres usług ekosystemowych świadczonych przez lasy (Hisano i in., 2018; Liang i in., 2016).

W najbardziej pesymistycznym scenariuszu szybka utrata optimum klimatycznego przy braku adaptacji i przepływu genów pomiędzy poszczególnymi pochodzeniami głównych lasotwórczych gatunków drzew może doprowadzić do przekształcenia terenów leśnych w lasostepy lub stepy (Bussotti i in., 2015). Dla drzew główną przeszkodą adaptacji jest długi czas wymiany pokoleń (Chmura i in., 2010; Kuparinen i in., 2010). Dlatego kluczową potrzebą badawczą jest opracowanie nie tylko predykcji zmian rozmieszczenia i dobór odpowiednich gatunków alternatywnych, ale także zachowanie jak największej różnorodności genetycznej (Bolte i in., 2009; Chmura i in., 2010; Jandl i in., 2019; Schueler i in., 2014).

7. Podsumowanie

Zmiany klimatyczne powodują przesuwanie się zasięgów geograficznych organizmów, które mogą się zaadaptować, przetrwać, przenieść lub wyginąć (Bussotti i in., 2015; Steinbauer i in., 2018). Prognoza zmian zasięgów geograficznych głównych lasotwórczych gatunków drzew Europy wskazuje na potrzebę uwzględnienia ryzyka klimatycznego zarówno w planowaniu ochrony przyrody, jak i gospodarki leśnej. Poprzez wpływ na organizmy zależne zmiana dominujących gatunków drzew będzie determinować przekształcenia całych ekosystemów, wpływając na poziom usług ekosystemowych. Z tego względu należy jak najszybciej określić potencjalne skutki poszczególnych scenariuszy emisyjnych w kontekście ochrony różnorodności biologicznej oraz przekształcenia paradygmatów gospodarki leśnej, w szczególności planowania hodowlanego i urzędzeniowego. Uwzględniając aktualną wiedzę na temat wpływu globalnych zmian klimatycznych na ekosystemy leśne, za priorytetowe zdanie stojące przed gospodarką leśną uznać należy zwiększenie odporności lasów na zaburzenia (rozpatrywane w różnych skalach i mające różną genezę), a realizując to zadanie należy kierować się zasadą rozproszenia ryzyka hodowlanego poprzez wykorzystanie pełnej puli rodzimych w Polsce gatunków drzew, nie tylko tych, które dzisiaj uważamy za lasotwórcze. Ważne jest także określenie zestawu przyszłych gatunków drzew docelowych i ocena możliwości adaptacji drzewostanów znajdujących się obecnie w młodszych klasach wieku. Niezwykle istotne jest zatem opracowanie programu adaptacji gospodarki leśnej do zmiany klimatu, bazującego

ZMIANA KLIMATU

na rzetelnych podstawach naukowych, w którym uwzględnione powinny zostać uwarunkowania przyrodnicze, społeczne i gospodarcze Polski na tle strategii i umów międzynarodowych.

Bibliografia

- Ainsworth, E.A., & Rogers, A. (2007). The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂]: Mechanisms and environmental interactions. *Plant, Cell & Environment*, 30(3), 258–270. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01641.x>
- Allison, S.D., & Treseder, K.K. (2008). Warming and drying suppress microbial activity and carbon cycling in boreal forest soils. *Global Change Biology*, 14(12), 2898–2909. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01716.x>
- Ampoorter, E., Baeten, L., Vanhellemont, M., Bruelheide, H., Scherer-Lorenzen, M., Baasch, A., Erfmeier, A., Hock, M., & Verheyen, K. (2015). Disentangling tree species identity and richness effects on the herb layer: First results from a German tree diversity experiment. *Journal of Vegetation Science*, 26(4), 742–755. <https://doi.org/10.1111/jvs.12281>
- Augusto, L., Dupouey, J.-L., & Ranger, J. (2003). Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Annals of Forest Science*, 60(8), 823–831. <https://doi.org/10.1051/forest:2003077>
- Bahram, M., Pöhlme, S., Kõljalg, U., & Tedersoo, L. (2011). A single European aspen (*Populus tremula*) tree individual may potentially harbour dozens of *Cenococcum geophilum* ITS genotypes and hundreds of species of ectomycorrhizal fungi. *FEMS Microbiology Ecology*, 75(2), 313–320. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2010.01000.x>
- Banasiak, Ł., Pietras, M., Wrzosek, M., Okrasińska, A., Gorczak, M., Kolanowska, M., & Pawłowska, J. (2019a). *Aureoboletus projectellus* (Fungi, Boletales) – Occurrence data, environmental layers and habitat suitability models for North America and Europe. *Data in Brief*, 23, 103779. <https://doi.org/10.1016/j.dib.2019.103779>
- Banasiak, Ł., Pietras, M., Wrzosek, M., Okrasińska, A., Gorczak, M., Kolanowska, M., & Pawłowska, J. (2019b). *Aureoboletus projectellus* (Fungi, Boletales) – An American bolete rapidly spreading in Europe as a new model species for studying expansion of macrofungi. *Fungal Ecology*, 39, 94–99. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2018.12.006>
- Baragatti, M., Grollemund, P.-M., Montpied, P., Dupouey, J.-L., Gravier, J., Murat, C., & Le Tacon, F. (2019). Influence of annual climatic variations, climate changes, and sociological factors on the production of the Périgord black truffle (*Tuber melanosporum* Vittad.) from 1903–1904 to 1988–1989 in the Vaucluse (France). *Mycorrhiza*, 29(2), 113–125. <https://doi.org/10.1007/s00572-018-0877-1>
- Barbier, S., Gosselin, F., & Balandier, P. (2008). Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved – a critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 254(1), 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.038>

- Barkman, J.J. (1958). *Phytosociology and Ecology of Cryptogamic Epiphytes*. Van Gorcum and Company, Assen.
- Becklin, K.M., Walker, S.M., Way, D.A., & Ward, J.K. (2017). CO₂ studies remain key to understanding a future world. *New Phytologist*, 214(1), 34–40. <https://doi.org/10.1111/nph.14336>
- Blankinship, J.C., Niklaus, P.A., & Hungate, B.A. (2011). A meta-analysis of responses of soil biota to global change. *Oecologia*, 165(3), 553–565. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1909-0>
- Bolte, A., Ammer, C., Löf, M., Madsen, P., Nabuurs, G.-J., Schall, P., Spathelf, P., & Rock, J. (2009). Adaptive forest management in central Europe: Climate change impacts, strategies and integrative concept. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 24(6), 473–482. <https://doi.org/10.1080/02827580903418224>
- Booth, T.H. (2018). Why understanding the pioneering and continuing contributions of BIOCLIM to species distribution modelling is important. *Austral Ecology*, 43(8), 852–860. <https://doi.org/10.1111/aec.12628>
- Booth, T.H., Nix, H.A., Busby, J.R., & Hutchinson, M.F. (2014). bioclim: The first species distribution modelling package, its early applications and relevance to most current MaxEnt studies. *Diversity and Distributions*, 20(1), 1–9. <https://doi.org/10.1111/ddi.12144>
- Brienen, R.J.W., Caldwell, L., Duchesne, L., Voelker, S., Barichivich, J., Baliva, M., Ceccantini, G., Di Filippo, A., Helama, S., Locosselli, G.M., Lopez, L., Piovesan, G., Schöngart, J., Villalba, R., & Gloor, E. (2020). Forest carbon sink neutralized by pervasive growth-lifespan trade-offs. *Nature Communications*, 11(1), 4241. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-17966-z>
- Bussotti, F., Pollastrini, M., Holland, V., & Brüggemann, W. (2015). Functional traits and adaptive capacity of European forests to climate change. *Environmental and Experimental Botany*, 111, 91–113. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.11.006>
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Barnosky, A.D., García, A., Pringle, R.M., & Palmer, T.M. (2015). Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances*, 1(5), e1400253. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1400253>
- Cheng, L., Booker, F.L., Tu, C., Burkey, K.O., Zhou, L., Shew, H.D., Ruffy, T.W., & Hu, S. (2012). Arbuscular Mycorrhizal Fungi Increase Organic Carbon Decomposition Under Elevated CO₂. *Science*, 337(6098), 1084–1087. <https://doi.org/10.1126/science.1224304>
- Chmura, D.J., Howe, G.T., Anderson, P.D., & St. Clair, B. (2010). Przystosowanie drzew, lasów i leśnictwa do zmian klimatycznych. *Sylvan*, 154(9), 587–602.
- Cieśliński, S., Czyżewska, K., Faliński, J.B., Klama, H., Mułenko, W., & Żarnowiec, J. (1996). Relicts of the primeval (virgin) forest. Relict phenomena. Cryptogamous plants in the forest communities of Białowieża National Park. *Phytocoenosis* 8, *Seminarium Geobotanicum*, 4, 47–64.
- Clemmensen, K.E., Michelsen, A., Jonasson, S., & Shaver, G.R. (2006). Increased ectomycorrhizal fungal abundance after long-term fertilization and warming of two arctic tundra ecosystems. *New Phytologist*, 171(2), 391–404. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01778.x>
- Drigo, B., Kowalchuk, G.A., Knapp, B.A., Pijl, A.S., Boschker, H.T. S., & van Veen, J.A. (2013). Impacts of 3 years of elevated atmospheric CO₂ on rhizosphere carbon flow

ZMIANA KLIMATU

- and microbial community dynamics. *Global Change Biology*, 19(2), 621–636. <https://doi.org/10.1111/gcb.12045>
- Drigo, B., Pijl, A.S., Duyts, H., Kielak, A.M., Gamper, H.A., Houtekamer, M.J., Boschker, H. T.S., Bodelier, P.L.E., Whiteley, A.S., van Veen, J.A., & Kowalchuk, G.A. (2010). Shifting carbon flow from roots into associated microbial communities in response to elevated atmospheric CO₂. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(24), 10938–10942. <https://doi.org/10.1073/pnas.0912421107>
- Dyderski, M.K., & Jagodziński, A.M. (2019a). Seedling survival of *Prunus serotina* Ehrh., *Quercus rubra* L. and *Robinia pseudoacacia* L. in temperate forests of Western Poland. *Forest Ecology and Management*, 450, 117498. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117498>
- Dyderski, M.K., & Jagodziński, A.M. (2019b). Similar Impacts of Alien and Native Tree Species on Understorey Light Availability in a Temperate Forest. *Forests*, 10(11), 951. <https://doi.org/10.3390/f10110951>
- Dyderski, M.K., & Jagodziński, A.M. (2020). Impact of Invasive Tree Species on Natural Regeneration Species Composition, Diversity, and Density. *Forests*, 11(4), 456. <https://doi.org/10.3390/f11040456>
- Dyderski, M.K., Paż, S., Frelich, L.E., & Jagodziński, A.M. (2018). How much does climate change threaten European forest tree species distributions? *Global Change Biology*, 24(3), 1150–1163. <https://doi.org/10.1111/gcb.13925>
- Elith, J., Phillips, S.J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y.E., & Yates, C.J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17(1), 43–57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- Ellison, A.M., Bank, M.S., Clinton, B.D., Colburn, E.A., Elliott, K., Ford, C.R., Foster, D. R., Kloeppel, B.D., Knoepp, J.D., Lovett, G.M., Mohan, J., Orwig, D.A., Rodenhouse, N.L., Sobczak, W.V., Stinson, K.A., Stone, J.K., Swan, C.M., Thompson, J., Von Holle, B., & Webster, J.R. (2005). Loss of foundation species: Consequences for the structure and dynamics of forested ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3(9), 479–486. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2005\)003\[0479:LOFSCF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2005)003[0479:LOFSCF]2.0.CO;2)
- Emborg, J. (1998). Understorey light conditions and regeneration with respect to the structural dynamics of a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. *Forest Ecology and Management*, 106(2), 83–95. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00299-5](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00299-5)
- Finzi, A.C., Van Breemen, N., & Canham, C.D. (1998). Canopy tree-soil interactions within temperate forests: Species effects on soil carbon and nitrogen. *Ecological Applications*, 8(2), 440–446. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1998\)008\[0440:CTSIWT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1998)008[0440:CTSIWT]2.0.CO;2)
- Goberville, E., Beaugrand, G., Hautekèete, N.-C., Piquot, Y., & Luczak, C. (2015). Uncertainties in the projection of species distributions related to general circulation models. *Ecology and Evolution*, 5(5), 1100–1116. <https://doi.org/10.1002/ece3.1411>
- Götmark, F., Fridman, J., Kempe, G., & Norden, B. (2005). Broadleaved tree species in conifer-dominated forestry: Regeneration and limitation of saplings in southern Sweden. *Forest Ecology and Management*, 214(1–3), 142–157. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.04.001>

- Hanewinkel, M., Cullmann, D.A., Schelhaas, M.-J., Nabuurs, G.-J., & Zimmermann, N.E. (2013). Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. *Nature Climate Change*, 3(3), 203–207. <https://doi.org/10.1038/nclimate1687>
- Hisano, M., Searle, E.B., & Chen, H.Y.H. (2018). Biodiversity as a solution to mitigate climate change impacts on the functioning of forest ecosystems. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 93(1), 439–456. <https://doi.org/10.1111/brv.12351>
- Hobbie, J.E., & Hobbie, E.A. (2006). 15n in Symbiotic Fungi and Plants Estimates Nitrogen and Carbon Flux Rates in Arctic Tundra. *Ecology*, 87(4), 816–822. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[816:NISFAP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[816:NISFAP]2.0.CO;2)
- Hobbie, S.E., Reich, P.B., Oleksyn, J., Ogdahl, M., Zytowski, R., Hale, C., & Karolewski, P. (2006). Tree species effects on decomposition and forest floor dynamics in a common garden. *Ecology*, 87(9), 2288–2297. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[2288:TSEODA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[2288:TSEODA]2.0.CO;2)
- Hodge, A. (1996). Impact of elevated CO₂ on mycorrhizal associations and implications for plant growth. *Biology and Fertility of Soils*, 23(4), 388–398. <https://doi.org/10.1007/BF00335912>
- Horodecki, P., & Jagodziński, A.M. (2017). Tree species effects on litter decomposition in pure stands on afforested post-mining sites. *Forest Ecology and Management*, 406, 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.09.059>
- IPBES. (2019). Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. E.S. Brondizio, J. Settele, S. Díaz, and H. T. Ngo (editors). IPBES Secretariat, Bonn.
- Jagodziński, A.M., Wierzcholska, S., Dyderski, M.K., Horodecki, P., Rusińska, A., Gdula, A. K., & Kasprowicz, M. (2018). Tree species effects on bryophyte guilds on a reclaimed post-mining site. *Ecological Engineering*, 110, 117–127. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2017.10.015>
- Jandl, R., Spathelf, P., Bolte, A., & Prescott, C.E. (2019). Forest adaptation to climate change—Is non-management an option? *Annals of Forest Science*, 76(2), 48. <https://doi.org/10.1007/s13595-019-0827-x>
- Johnson, N.C., Angelard, C., Sanders, I.R., & Kiers, E.T. (2013). Predicting community and ecosystem outcomes of mycorrhizal responses to global change. *Ecology Letters*, 16, 140–153. <https://doi.org/10.1111/ele.12085>
- Kamczyc, J., Dyderski, M.K., Horodecki, P., & Jagodziński, A.M. (2019). Mite Communities (Acari, Mesostigmata) in the Initially Decomposed ‘Litter Islands’ of 11 Tree Species in Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) Forest. *Forests*, 10(5), 403. <https://doi.org/10.3390/fl10050403>
- Király, I., & Ódor, P. (2010). The effect of stand structure and tree species composition on epiphytic bryophytes in mixed deciduous–coniferous forests of Western Hungary. *Biological Conservation*, 143(9), 2063–2069. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.05.014>
- Knight, K.S., Oleksyn, J., Jagodziński, A.M., Reich, P.B., & Kasprowicz, M. (2008). Overstorey tree species regulate colonization by native and exotic plants: A source of positive relationships between understorey diversity and invasibility. *Diversity and Distributions*, 14(4), 666–675. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00468.x>

ZMIANA KLIMATU

- Kohyt, J., & Skubała, P. (2020). Oribatid mite (Acari: Oribatida) communities reveal the negative impact of the red oak (*Quercus rubra* L.) on soil fauna in Polish commercial forests. *Pedobiologia*, 79, 150594. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2019.150594>
- Kuparinen, A., Savolainen, O., & Schurr, F.M. (2010). Increased mortality can promote evolutionary adaptation of forest trees to climate change. *Forest Ecology and Management*, 259(5), 1003–1008. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.12.006>
- Lancellotti, E., & Franceschini, A. (2013). Studies on the ectomycorrhizal community in a declining *Quercus suber* L. stand. *Mycorrhiza*, 23(7), 533–542. <https://doi.org/10.1007/s00572-013-0493-z>
- Liang, J., Crowther, T.W., Picard, N., Wiser, S., Zhou, M., Alberti, G., Schulze, E.-D., McGuire, A.D., Bozzato, F., Pretzsch, H., de-Miguel, S., Paquette, A., Hérault, B., Scherer-Lorenzen, M., Barrett, C.B., Glick, H.B., Hengeveld, G.M., Nabuurs, G.-J., Pfautsch, S., ... Reich, P.B. (2016). Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science*, 354(6309), aaf8957. <https://doi.org/10.1126/science.aaf8957>
- Luyssaert, S., Marie, G., Valade, A., Chen, Y.-Y., Djomo, S.N., Ryder, J., Otto, J., Naudts, K., Lansø, A.S., Ghattas, J., & McGrath, M. J. (2018). Trade-offs in using European forests to meet climate objectives. *Nature*, 562(7726), 259. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0577-1>
- Łubek, A., Kukwa, M., Czortek, P., & Jaroszewicz, B. (2020). Impact of *Fraxinus excelsior* dieback on biota of ash-associated lichen epiphytes at the landscape and community level. *Biodiversity and Conservation*, 29, 431-450. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01890-w>
- Maček, I., Clark, D.R., Šibanc, N., Moser, G., Vodnik, D., Müller, C., & Dumbrell, A.J. (2019). Impacts of long-term elevated atmospheric CO₂ concentrations on communities of arbuscular mycorrhizal fungi. *Molecular Ecology*, 28(14), 3445–3458. <https://doi.org/10.1111/mec.15160>
- Martínez-Peña, F., de-Miguel, S., Pukkala, T., Bonet, J.A., Ortega-Martínez, P., Aldea, J., & Martínez de Aragón, J. (2012). Yield models for ectomycorrhizal mushrooms in *Pinus sylvestris* forests with special focus on *Boletus edulis* and *Lactarius group deliciosus*. *Forest Ecology and Management*, 282, 63–69. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.06.034>
- Mayer, M., Prescott, C.E., Abaker, W.E.A., Augusto, L., Cécillon, L., Ferreira, G.W.D., James, J., Jandl, R., Katzensteiner, K., Laclau, J.-P., Laganière, J., Nouvellon, Y., Paré, D., Stanturf, J.A., Vanguelova, E.I., & Vesterdal, L. (2020). Tamm Review: Influence of forest management activities on soil organic carbon stocks: A knowledge synthesis. *Forest Ecology and Management*, 466, 118127. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118127>
- McDowell, N.G., Allen, C.D., Anderson-Teixeira, K., Aukema, B.H., Bond-Lamberty, B., Chini, L., Clark, J.S., Dietze, M., Grossiord, C., Hanbury-Brown, A., Hurr, G.C., Jackson, R.B., Johnson, D.J., Kueppers, L., Lichstein, J.W., Ogle, K., Poulter, B., Pugh, T.A.M., Seidl, R., ... Xu, C. (2020). Pervasive shifts in forest dynamics in a changing world. *Science*, 368(6494). <https://doi.org/10.1126/science.aaz9463>
- Meilby, H., Strange, N., & Thorsen, B.J. (2001). Optimal spatial harvest planning under risk of windthrow. *Forest Ecology and Management*, 149(1), 15–31. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00542-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00542-9)

- Mucha, J., Peay, K.G., Smith, D.P., Reich, P.B., Stefański, A., & Hobbie, S. E. (2018). Effect of Simulated Climate Warming on the Ectomycorrhizal Fungal Community of Boreal and Temperate Host Species Growing Near Their Shared Ecotonal Range Limits. *Microbial Ecology*, 75(2), 348–363. <https://doi.org/10.1007/s00248-017-1044-5>
- Mueller, K.E., Eisenhauer, N., Reich, P.B., Hobbie, S.E., Chadwick, O.A., Chorover, J., Dobies, T., Hale, C.M., Jagodziński, A.M., Kałucka, I., Kasprowicz, M., Kieliszewska-Rokicka, B., Modrzyński, J., Rożen, A., Skorupski, M., Sobczyk, Ł., Stasińska, M., Trocha, L.K., Weiner, J., ... Wierzbicka, A., Oleksyn, J. (2016). Light, earthworms, and soil resources as predictors of diversity of 10 soil invertebrate groups across monocultures of 14 tree species. *Soil Biology and Biochemistry*, 92, 184–198. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.10.010>
- Mueller, K.E., Eissenstat, D.M., Hobbie, S.E., Oleksyn, J., Jagodziński, A.M., Reich, P.B., Chadwick, O.A., & Chorover, J. (2012). Tree species effects on coupled cycles of carbon, nitrogen, and acidity in mineral soils at a common garden experiment. *Biogeochemistry*, 111(1–3), 601–614. <https://doi.org/10.1007/s10533-011-9695-7>
- Niinemets, Ü. (2010). A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. *Ecological Research*, 25(4), 693–714. <https://doi.org/10.1007/s11284-010-0712-4>
- Norby, R.J., O'Neill, E.G., & Luxmoore, R.J. (1986). Effects of Atmospheric CO₂ Enrichment on the Growth and Mineral Nutrition of *Quercus alba* Seedlings in Nutrient-Poor Soil. *Plant Physiology*, 82(1), 83–89. <https://doi.org/10.1104/pp.82.1.83>
- Öpik, M., Davison, J., Moora, M., & Zobel, M. (2014). DNA-based detection and identification of Glomeromycota: The virtual taxonomy of environmental sequences. *Botany*, 92, 135–147. <https://doi.org/10.1139/cjb-2013-0110>
- Pan, Y., Birdsey, R.A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P.E., Kurz, W.A., Phillips, O.L., Shvidenko, A., Lewis, S.L., Canadell, J.G., Ciais, P., Jackson, R.B., Pacala, S.W., McGuire, A.D., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S., & Hayes, D. (2011). A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science*, 333(6045), 988–993. <https://doi.org/10.1126/science.1201609>
- Parker, G.G., Harmon, M.E., Lefsky, M.A., Chen, J., Van Pelt, R., Weiss, S.B., Thomas, S.C., Winner, W.E., Shaw, D.C., & Franklin, J.F. (2004). Three dimensional structure of an old-growth *Pseudotsuga-Tsuga* canopy and its implications for radiation balance, microclimate, and atmospheric gas exchange. *Ecosystems*, 7(5), 440–453. <https://doi.org/10.1007/s10021-004-0136-5>
- Pearson, R.G., & Dawson, T.P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12(5), 361–371. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00042.x>
- Phillips, S.J., Anderson, R.P., & Schapire, R.E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3–4), 231–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Pietikäinen, J., Pettersson, M., & Bååth, E. (2005). Comparison of temperature effects on soil respiration and bacterial and fungal growth rates. *FEMS Microbiology Ecology*, 52(1), 49–58. <https://doi.org/10.1016/j.femsec.2004.10.002>
- Pölme, S., Bahram, M., Yamanaka, T., Nara, K., Dai, Y.C., Grebenc, T., Kraigher, H., Toivonen, M., Wang, P.-H., Matsuda, Y., Naadel, T., Kennedy, P.G., Kõljalg, U.,

ZMIANA KLIMATU

- & Tedersoo, L. (2013). Biogeography of ectomycorrhizal fungi associated with alders (*Alnus* spp.) in relation to biotic and abiotic variables at the global scale. *New Phytologist*, 198(4), 1239–1249. <https://doi.org/10.1111/nph.12170>
- Pretzsch, H. (2009). Forest dynamics, growth, and yield. From Measurement to Model. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Rainer, G., Kuhnert, R., Unterholzer, M., Dresch, P., Gruber, A., & Peintner, U. (2015). Host-Specialist Dominated Ectomycorrhizal Communities of *Pinus cembra* are not Affected by Temperature Manipulation. *Journal of Fungi*, 1(1), 55–75. <https://doi.org/10.3390/jof1010055>
- Reich, P.B., Oleksyn, J., Modrzyński, J., Mrozinski, P., Hobbie, S.E., Eissenstat, D.M., Chorover, J., Chadwick, O.A., Hale, C.M., & Tjoelker, M.G. (2005). Linking litter calcium, earthworms and soil properties: A common garden test with 14 tree species. *Ecology Letters*, 8(8), 811–818. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00779.x>
- Reich, P.B., Sendall, K.M., Rice, K., Rich, R.L., Stefanski, A., Hobbie, S.E., & Montgomery, R. A. (2015). Geographic range predicts photosynthetic and growth response to warming in co-occurring tree species. *Nature Climate Change*, 5(2), 148–152. <https://doi.org/10.1038/nclimate2497>
- Sande, M.T., Bruelheide, H., Dawson, W., Dengler, J., Essl, F., Field, R., Haider, S., Kleunen, M., Kreft, H., Pagel, J., Pergl, J., Purschke, O., Pyšek, P., Weigelt, P., Winter, M., Attorre, F., Aubin, I., Bergmeier, E., Chytrý, M., ... Knight, T.M. (2020). Similar factors underlie tree abundance in forests in native and alien ranges. *Global Ecology and Biogeography*, 29, 281–294. <https://doi.org/10.1111/geb.13027>
- Schittko, C., Bernard-Verdier, M., Heger, T., Buchholz, S., Kowarik, I., Lippe, M. von der, Seitz, B., Joshi, J., & Jeschke, J.M. (2020). A multidimensional framework for measuring biotic novelty: How novel is a community? *Global Change Biology*, 26(8), 4401–4417. <https://doi.org/10.1111/gcb.15140>
- Schueler, S., Falk, W., Koskela, J., Lefèvre, F., Bozzano, M., Hubert, J., Kraigher, H., Longauer, R., & Olrik, D.C. (2014). Vulnerability of dynamic genetic conservation units of forest trees in Europe to climate change. *Global Change Biology*, 20(5), 1498–1511. <https://doi.org/10.1111/gcb.12476>
- Seidl, R., Aggestam, F., Rammer, W., Blennow, K., & Wolfslehner, B. (2016). The sensitivity of current and future forest managers to climate-induced changes in ecological processes. *Ambio*, 45(4), 430–441. <https://doi.org/10.1007/s13280-015-0737-6>
- Seidl, R., Klöner, G., Rammer, W., Essl, F., Moreno, A., Neumann, M., & Dullinger, S. (2018). Invasive alien pests threaten the carbon stored in Europe's forests. *Nature Communications*, 9(1), 1626. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-04096-w>
- Seidl, R., Schelhaas, M.-J., & Lexer, M.J. (2011). Unraveling the drivers of intensifying forest disturbance regimes in Europe. *Global Change Biology*, 17(9), 2842–2852. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02452.x>
- Seidl, R., Schelhaas, M.-J., Rammer, W., & Verkerk, P.J. (2014). Increasing forest disturbances in Europe and their impact on carbon storage. *Nature Climate Change*, 4(9), 806–810. <https://doi.org/10.1038/nclimate2318>
- Smith, S.E., & Read, D.J. (2009). *Mycorrhizal symbiosis* (3. ed). Elsevier/Acad. Press.
- Snäll, T., Hagström, A., Rudolphi, J., & Rydin, H. (2004). Distribution pattern of the epiphyte *Neckera pennata* on three spatial scales – importance of past landscape

- structure, connectivity and local conditions. *Ecography*, 27(6), 757–766. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2004.04026.x>
- Steffen, W., Broadgate, W., Deutsch, L., Gaffney, O., & Ludwig, C. (2015). The trajectory of the Anthropocene: The Great Acceleration. *The Anthropocene Review*, 2(1), 81–98. <https://doi.org/10.1177/2053019614564785>
- Steinbauer, M.J., Grytnes, J.-A., Jurasinski, G., Kulonen, A., Lenoir, J., Pauli, H., Rixen, C., Winkler, M., Bardy-Durchhalter, M., Barni, E., Bjorkman, A.D., Breiner, F.T., Burg, S., Czortek, P., Dawes, M.A., Delimat, A., Dullinger, S., Erschbamer, B., Felde, V. A., ... Wipf, S. (2018). Accelerated increase in plant species richness on mountain summits is linked to warming. *Nature*, 556(7700), 231–234. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0005-6>
- Štursová, M., Šnajdr, J., Cajthaml, T., Bárta, J., Šantrůčková, H., & Baldrian, P. (2014). When the forest dies: The response of forest soil fungi to a bark beetle-induced tree dieback. *The ISME Journal*, 8(9), 1920–1931. <https://doi.org/10.1038/ismej.2014.37>
- Sykes, M.T., Prentice, I.C., & Cramer, W. (1996). A Bioclimatic Model for the Potential Distributions of North European Tree Species Under Present and Future Climates. *Journal of Biogeography*, 23(2), 203–233.
- Taye, Z.M., Martínez-Peña, F., Bonet, J.A., Martínez de Aragón, J., & de-Miguel, S. (2016). Meteorological conditions and site characteristics driving edible mushroom production in *Pinus pinaster* forests of Central Spain. *Fungal Ecology*, 23, 30–41. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2016.05.008>
- Tedersoo, L., Bahram, M., Põlme, S., Kõljalg, U., Yorou, N.S., Wijesundera, R., Villarreal Ruiz, L., Vasco-Palacios, A.M., Pham, Q.T., Suija, A., Smith, M.E., Sharp, C., Saluveer, E., Saitta, A., Rosas, M., Riit, T., Ratkowsky, D., Pritsch, K., Põldmaa, K., ... Abarenkov, K. (2014). Global diversity and geography of soil fungi. *Science*, 346, 1078–1088. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1256688>
- Thuiller, W., Guéguen, M., Renaud, J., Karger, D.N., & Zimmermann, N.E. (2019). Uncertainty in ensembles of global biodiversity scenarios. *Nature Communications*, 10(1), 1446. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-09519-w>
- Thurm, E.A., Hernandez, L., Baltensweiler, A., Ayan, S., Rasztovits, E., Bielak, K., Zlatanov, T.M., Hladnik, D., Balic, B., Freudenschuss, A., Büchsenmeister, R., & Falk, W. (2018). Alternative tree species under climate warming in managed European forests. *Forest Ecology and Management*, 430, 485–497. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.08.028>
- Veselá, P., Vašutová, M., Hofmannová, K., Edwards-Jonášová, M., & Cudlín, P. (2019). Ectomycorrhizal Community on Norway Spruce Seedlings Following Bark Beetle Infestation. *Forests*, 10(9), 740. <https://doi.org/10.3390/f10090740>
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., & Melillo, J.M. (1997). Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277, 494–499. <https://doi.org/10.1126/science.277.5325.494>
- von Arx, G., Dobbertin, M., & Rebetez, M. (2012). Spatio-temporal effects of forest canopy on understory microclimate in a long-term experiment in Switzerland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 166–167, 144–155.
- Wang, B., & Qiu, Y.-L. (2006). Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza*, 16(5), 299–363. <https://doi.org/10.1007/s00572-005-0033-6>

ZMIANA KLIMATU

- Wieczynski, D.J., Boyle, B., Buzzard, V., Duran, S.M., Henderson, A.N., Hulshof, C.M., Kerkhoff, A. J., McCarthy, M.C., Michaletz, S.T., Swenson, N.G., Asner, G.P., Bentley, L.P., Enquist, B.J., & Savage, V.M. (2019). Climate shapes and shifts functional biodiversity in forests worldwide. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116, 587–592. <https://doi.org/10.1073/pnas.1813723116>
- Wierzcholska, S., Dyderski, M.K., & Jagodziński, A.M. (2020). Potential distribution of an epiphytic bryophyte depends on climate and forest continuity. *Global and Planetary Change*, 193, 103270. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2020.103270>
- Wierzcholska, S., Dyderski, M.K., Pielech, R., Gazda, A., Smoczyk, M., Malicki, M., Horodecki, P., Kamczyc, J., Skorupski, M., Hachułka, M., Kałucka, I., & Jagodziński, A.M. (2018). Natural forest remnants as refugia for bryophyte diversity in a transformed mountain river valley landscape. *Science of the Total Environment*, 640–641, 954–964. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.05.340>
- Wild, J., Kopecký, M., Macek, M., Šanda, M., Jankovec, J., & Haase, T. (2019). Climate at ecologically relevant scales: A new temperature and soil moisture logger for long-term microclimate measurement. *Agricultural and Forest Meteorology*, 268, 40–47. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.12.018>
- Woodbury, P.B., Smith, J.E., & Heath, L.S. (2007). Carbon sequestration in the U.S. forest sector from 1990 to 2010. *Forest Ecology and Management*, 241(1–3), 14–27. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.12.008>
- Zasady Hodowli Lasu. (2012). Centrum Informacyjne Lasów Państwowych, Warszawa.
- Zellweger, F., Frenne, P.D., Lenoir, J., Vangansbeke, P., Verheyen, K., Bernhardt-Römermann, M., Baeten, L., Hédli, R., Berki, I., Brunet, J., Calster, H.V., Chudomelová, M., Decocq, G., Dirnböck, T., Durak, T., Heinken, T., Jaroszewicz, B., Kopecký, M., Máliš, F., ... Coomes, D. (2020). Forest microclimate dynamics drive plant responses to warming. *Science*, 368(6492), 772–775. <https://doi.org/10.1126/science.aba6880>