

Nielichenizujące grzyby epi- i endolityczne (litobionty)

Andrzej CHLEBICKI

CHLEBICKI A. 2007. **Non-lichenized, epilithic and endolithic fungi (litobionts).** *Wiadomości Botaniczne* 51(1/2): 5–13.

Rock inhabiting fungi belong to some orders of *Ascomycetes*: *Chaetothyriales*, *Dothideales* and *Pleosporales*. In the nature they occur exclusively as anamorphs. They often are named 'black fungi' or 'black yeasts'. These litobionts are mycodestructants of sandstones, carbonates, silicates and rocks with sulfur and phosphate. The weathering action of these endolithic fungi may occur as a result of oxidative or reductive attack and dissolution. Fungi also have an important impact on the alteration and destruction of historical buildings, works of art, antique and medieval glass. Fungi can transform metals and metalloids by reduction and methylation. Metal mobilization from rocks can be achieved by chelation by excreted metabolites and siderophores. The ability of fungi to transform metalloids has been utilized successfully in the bioremediation and biotechnology. 'Black yeasts' are also known as serious mycopathogens of human.

KEY WORDS: 'black yeasts', litobionts, rock degradation.

Andrzej Chlebicki, Zakład Mikologii, Instytut Botaniki im. W. Szafera, Polska Akademia Nauk, ul. Lubicz 46, 31-512 Kraków, e-mail: ibchlebic@ib-pan.krakow.pl

WSTĘP

Grzyby są wszędobylskie. Występują w naszym ludzkim środowisku, w miastach, spotykamy grzyby na nas samych, na roślinach i zwierzętach, na ścianach w domach, w powietrzu, w wodzie, w glebie, a także w kopalniach (Pilát 1927, Hennebert 1960, Fassatióvá 1970, Nespiak 1970, Chlebicki et al. 2005). Grzyby bytują także w starych zbiorach archiwalnych (Fassatióvá 1995), na ceramice archeologicznej (Mitkovskaya, Koval 2004), na rzeźbach antycznych (Sterflinger 2000) i na skałach (Krumbein 1969, Rossi, Ehrlich 1990, Braams 1992). Z zarodników i strzępek grzybów, które zachowały się w kopalnych warstwach lodu w lądolodzie grenlandzkim udaje się niekiedy uzyskać żywe

kultury. Takie żywe propagule grzybów liczyć mogą nawet 140 tys. lat (Ma et al. 2000).

Wydawać by się mogło, że grzyby występujące na skałach są na tyle egzotycznym tematem, że mogłyby zainteresować jedynie nieliczne grono specjalistów. Tak jednak nie jest. Te słabo poznane organizmy, trudne w identyfikacji, są ważne dla nas ludzi z wielu powodów. Po pierwsze – są niezwykle odpornymi organizmami potrafiącymi zasiedlać nawet nagrzone w słońcu skały na pustyniach, po drugie – niszczą nasze zabytki kultury (pomniki, płaskorzeźby, ornamentacje) oraz powodują rozliczne mikozy w różnych organach ludzkich i zwierzęcych. Nie bez znaczenia jest występowanie melaniny w strzępkach tych grzybów (Jacobson et al. 1995). Jest to jedna z najważniejszych substan-

cji chroniąca grzybnię i zarodniki przed różnymi czynnikami natury nieorganicznej i organicznej. Obecność melaniny ma swoje odzwierciedlenie w nazwach „czarne grzyby” bądź „czarne drożdże”, choć z prawdziwymi drożdżami te grzyby nie mają nic wspólnego.

Jak wiemy, około czterech miliardów lat temu pojawiły się na Ziemi pierwsze organizmy. Niemal równocześnie rozpoczęło się oddziaływanie tych organizmów na szereg procesów takich jak powstanie atmosfery ziemskiej, sedymentacja i powstawanie skał osadowych, rozkład skał, a później nawet tektonikę płyt i albedo Ziemi (Lovelock 1988, Westerbroek, De Bruyn 1996). Istnieją różne hipotezy opisujące pierwsze prokariotyczne organizmy, które mogły tworzyć maty składające się z sinic i archebakterii; według jednej z nich, te pierwsze organizmy powstały w skałach w głębi Ziemi. Dopiero później pojawiły się bardziej wyspecjalizowane bakterie (fotoautotroficzne, chemolitotroficzne i chemoorganotroficzne), powstały też eukariotyczne organizmy jak zwierzęta, grzyby i rośliny. Obecnie na powierzchni skorupy ziemskiej znajduje się co najwyżej 50% biomasy wszystkich organizmów żywych – drugie tyle żyje w skałach, które wydają się być przecież jednym z najbardziej niegościnnych środowisk życia. Są to różnego rodzaju bakterie litobiontyczne, niekiedy daleko sięgające w głąb Ziemi. Dzięki specjalnym wierceniom geologicznym w Teksasie wykryto obecność bakterii tlenowych i beztlenowych na głębokości 2798 m. Jednemu z odkrytych szczepów bakterii nadano nazwę TH-23, został on później zidentyfikowany jako *Bacillus infernus*. W morzach i oceanach bakterie występują do głębokości 2000–3000 m, wyjątkowo sięgają nawet do 6700 m (Lagny, Michel 2003).

Nauka zajmująca się mikroorganizmami występującymi na skałach i w glebie to geomikrobiologia (Ehrlich 2002). Jedną z jej gałęzi stanowi geomikologia zajmująca się wpływem grzybów na różne procesy geologiczne (Burford et al. 2003).

Organizmy żywe, które żyją w skałach nazywamy litobiontami. Zalicza się do nich głównie bakterie chemoautotroficzne (chemoli-

totroficzne), sinice, glony, grzyby lichenizujące i grzyby nielichenizujące oraz mszaki (Rios, Ascaso 2005). Zasiedlają one zarówno skały osadowe, jak i magmowe. Na podstawie miejsca bytowania w skale, wśród litobiontów wyróżnia się kilka kategorii. Są to: chasmoendolity (żyjące w szczelinach i pęknięciach), kryptoendolity (żyjące w wewnętrznych kanalikach) i euendolity (penetrujące aktywnie skały do wewnątrz).

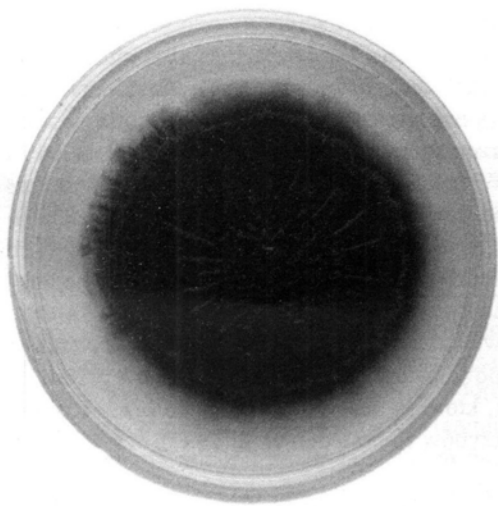
Wietrzenie skał jest bardzo dobrze poznanym procesem geologicznym, dobrze udokumentowany jest także udział bakterii w powstawaniu i wietrzeniu skał. Potrafią one wytwarzać kwasy nieorganiczne, jak kwas azotowy i kwas siarkowy, a także pobierają elektrony podczas degradowania minerałów. Dobrze poznany jest też udział w tym procesie porostów (lichenizujących grzybów), wytwarzających wtórne metabolity, polifenole (tzw. kwasy porostowe) (Zahlbruckner 1890, Easton 1994). Jedynie komponent grzybowy porostu bierze udział w tym procesie, ponadto te czynne substancje są wytwarzane wyłącznie na powierzchni plechy porostu (Hoffland et al. 2004). Porosty potrafią też produkować w trakcie procesu wietrzenia tlenki metali i inne wtórne minerały (Adamo et al. 2000). Stretch i Viles (2002) wykazali, że skały pokryte porostami ulegają szybszej degradacji niż nagie skały. Jak się jednak okazuje, zarówno grzyby jak i porosty występujące na skałach, potrafią nie tylko przyspieszać proces wietrzenia zasiedlonych skał, ale także przeciwnie – opóźnić (Mottershead et al. 2003).

W przeciwieństwie do porostów, grzyby nielichenizujące były dotąd w niewielkim stopniu badane pod względem ich aktywności w procesie wietrzenia skał. Już w 1889 roku Bornet i Flahaut zauważyli, że grzyby mogą uczestniczyć w procesie rozpadu minerałów węglanowych. Jednak dopiero Krumbein (1969) po raz pierwszy opisał dokładnie to zjawisko. Lata dziewięćdziesiąte XX wieku to okres intensywnych prac nad grzybami litobiontycznymi. Hoffland et al. (2004) wymieniają obok porostów także grzyby mikoryzowe, „czarne drożdże”, saprotrofy (takie jak np. *Aspergillus niger*) i saprotrofy powodujące białą i brunatną zgniliznę. Wszystkie te grzyby

w mniejszym lub większym stopniu potrafią uwalniać do środowiska substancje powodujące wietrzenie minerałów. W moim przeglądzie zostaną uwzględnione głównie „czarne drożdże” i dwa typy grzybów saprotroficznymi. Pominięte zostaną grzyby mikoryzowe pomimo, że potrafią rozkładać minerały, uwalniać kationy i aniony, wykorzystywane później przez same grzyby a także przez rośliny i inne organizmy (Mehta et al. 1979). Zagadnienie to zostało szczegółowo opracowane przez Landeweerta et al. (2001).

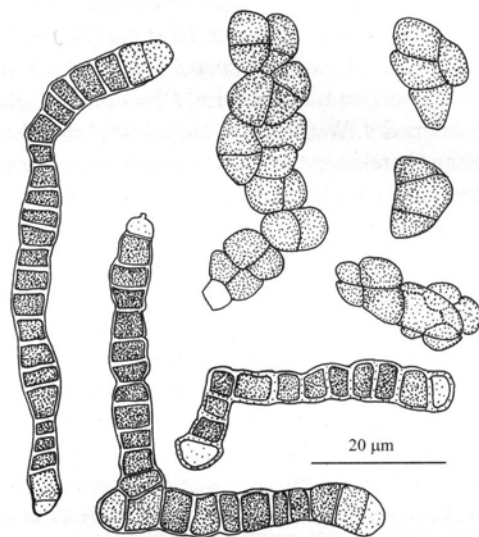
TAKSONOMICZNA PRZYNALEŻNOŚĆ GRZYBÓW EPI- I ENDOLITYCZNYCH

Lista niewyspecjalizowanych grzybów naskalnych, występujących także poza skałami na innych podłożach jest dość obszerna (Ryc. 1). Wymienię jedynie najbardziej znane rodzaje saprotroficznymi grzybów z tej grupy: *Alternaria* Nees ex Fr., *Aspergillus* Micheli ex Fr., *Aureobasidium* Viala & G. Boyer, *Botrytis* Micheli, *Cladosporium* Link, *Coniothyrium* Sacc., *Epicoccum* Link ex Schlecht., *Penicillium* Link, *Phialophora* Medlar, *Rhodotorula* F. C. Harrison,



Ryc. 1. *Taeniolella* sp., grzyby z tego rodzaju występują na korze drzew, porostach i na skałach.

Fig. 1. *Taeniolella* sp., fungi from this genus occur on bark of trees, lichens and rock surface.



Ryc. 2. *Trimmatostroma salicis*, grzyb występujący głównie na korze wierzb.

Fig. 2. *Trimmatostroma salicis*, fungus which occurs mostly on willow bark.

Trichoderma Pers, *Verticillium* Nees ex Link. Na skałach i budynkach występują rozmaite grzyby, w tym także szereg taksonów ubikwistycznych. W drobnych szczelinach skał może się gromadzić różnego rodzaju detrytus, jak np. martwe glony i bakterie, pyłki roślin, aerozole, odchody zwierząt itp. Nawet tak niewielka ilość materii organicznej wystarczy, aby nawet niewyspecjalizowane grzyby mogły egzystować na skałach. Przykładem może tu być saprotroficzny grzyb *Physisporinus vitraeus* (Pers.) P. Karst., będący typowym leśnym grzybem, rozkładającym kłody drzew, który w zmienionych warunkach, na skalnych ścianach „Sztolni Książęcej” w kopalni złota w Złotym Stoku potrafił nawet wytwarzać owocniki (Chlebicki, Lorenc 2006).

Wyspecjalizowane grzyby naskalne, tzw. „czarne grzyby” (black fungi), są zaliczane głównie do grzybów anamorficznymi, nazywanych potocznie dla wygody „czarnymi drożdżami”, jak np.: *Exophiala* Carmichael, *Sarcinomyces* Lindner, *Phaeosclera* Sigler, *Botryomyces* de Hoog & Rubio, *Lichenothelia* Hens sen, *Moniliella* Stolk & Dakin, *Ramichloridium* Sta-

hel ex de Hoog, *Trimmatostroma* Corda (Ryc. 2), *Capnobotryella* Sugiyama, *Hortaea* (Horta) Nishimura & Miyaji, *Phaeococcomyces* de Hoog, *Coniosporium* Link ex Fries, *Phaeotheca* Sigler, Tsuneda & J. W. Carmich. Jak już wspomniałem, cechą charakterystyczną tych grzybów są ciemne strzępki i konidia zawierające melaninę.

Do ustalenia taksonomicznej przynależności grzybów, oprócz metod klasycznych, tzn. określania cech morfologicznych, stosowany jest test bioMerieux i analizy genetyczne. Przy użyciu technik molekularnych udało się z grubsza określić przynależność „czarnych drożdży” do kilku rzędów *Ascomycetes*: *Chaetothyriales*, *Dothideales* i *Pleosporales*. Ale zdarzają się i wyjątki. Niewątpliwie naskalnym grzybem jest workowiec *Microascus caviariformis* odkryty w jaskini Ramioul w Belgii (Malloch, Hubart 1987) i należący do rzędu *Microascales*.

ROZKŁAD SKAŁ I MINERAŁÓW

Grzyby mogą w różny sposób uczestniczyć w procesie wietrzenia skał. Opisano dotychczas dwa podstawowe procesy:

1) geochemiczny proces rozpuszczania minerałów poprzez wydzielanie kwasów organicznych i nieorganicznych oraz wydzielanie protonów przez membranę cytoplazmatyczną (Sterflinger 2000, Gadd 2004),

2) geofizyczny (biomechaniczny) rozpad minerałów poprzez fizyczne działanie apikalnie rosnących strzępek (tigmotropizm), powodujących zmiany struktury i wielkości powierzchni skał (Sterflinger 2000).

Ponadto, grzyby wydzielają szereg substancji organicznych mogących chelatować metale, jak np. siderofory, kwas karboksylowy, aminokwasy i związki fenolowe.

Grzyby potrafią żyć w środowiskach skrajnie niekorzystnych, w skałach zawierających toksyczne ilości metali. Na bytowanie w takich warunkach pozwalają im szczególne właściwości, np. tolerancja względem związków toksycznych, wychwytywanie metali przez produkcję specyficznych białek chelatujących czy aktywny

transport metali przez błony cytoplazmatyczne. Jony metali mogą być też zatrzymywane przez zawierające melaninę chitynowe ściany strzępek „czarnych grzybów” (Gadd, Griffiths 1978).

Sterflinger i Krumbein (1997) opracowali model mechanicznego (biomechanicznego) rozkładu skał przez grzyby. Okazało się, że penetrowanie skał ułatwia im apikalny kierunek wzrostu strzępek, ich morfologia i tigmotropizm. Grzybnia, rozprzestrzeniając się radialnie, tworzy trójwymiarową strukturę, dzięki czemu obejmuje swoim działaniem małe fragmenty substratu. Mechaniczny sposób kolonizowania skał i konkrecji skalnych w budynkach można obserwować na mikrofotografiach SEM. Z obserwacji przeprowadzonych na marmurze kararyjskim wynika, że początkowo strzępki grzybów ściśle przylegają do powierzchni marmuru dzięki obecności apresoriów, a następnie, wykorzystując puste miejsca między kryształami, strzępki przedostają się do wnętrza skały. Penetracja strzępek wewnątrz marmuru powoduje powstawanie kolejnych pęknięć i powstawanie wolnych przestrzeni, które są zasiedlane przez następne kolonie grzybów. Od skały macierzystej powoli odrywają się drobiny minerałów i proces penetracji skały postępuje dalej. Jest to proces powolny, jednak skuteczny – powoduje czasem powstawanie luk i wgłębień o średnicy 2 cm (Sterflinger, Krumbein 1997). Prawdopodobnie czynnikiem wzmacniającym penetrację skał przez strzępki grzybów jest również melanina (Wheeler, Bella 1988), choć użycie jej inhibitora nie powoduje zauważalnej różnicy w działaniu strzępek. Promienie słoneczne są w różny sposób absorbowane przez skolonizowane i wolne fragmenty minerału, co doprowadza do lokalnego zwiększania się skolonizowanych kryształów i powstawania dodatkowych wolnych przestrzeni, które są następnie zasiedlane przez strzępki grzybów (Dornieden et al. 1997).

ROZKŁAD SKAŁ WĘGLANOWYCH

Skały węglanowe (wapienie) są głównie produktem działalności organizmów żywych, takich jak zwierzęta i rośliny. Znane są także wapienie

nieorganiczne, ale ich znaczenie w przyrodzie jest znacznie mniejsze (Bolewski, Parachoniak 1974). Krumbein (1969) wykazał, że grzyby biorą udział w procesie rozpadu węglanów. Braams (1992) wyizolował z piaskowca 70 gatunków grzybów należących do *Hyphomycetes*. Grzyby te produkowały kwasy: octowy, szczawiowy, cytrynowy, mrówkowy, fumarynowy, glioksynowy, glukonowy i tartarowy. Najwięcej gatunków należało do typowo glebowych grzybów z takich rodzajów jak *Penicillium*, *Trichoderma* i *Cladosporium*. Wśród nich był jeden gatunek zaliczany do czarnych drożdży *Exophiala jeanselomei* (Langer.) McGinnis & Padhye. Od tego czasu geomikrobiologowie zainteresowali się „czarnymi drożdżami”. W środowisku naturalnym „czarne drożdże” i inne grzyby zawierające ciemno zabarwione strzępki występują na nasłonecznionych skałach w chłodnych i gorących pustyniach (Staley et al. 1981). W przeciwieństwie do szybko rosnących saprotroficznych grzybów *Hyphomycetes*, te typowe grzyby naskalne tworzą mikrokolonie, rosną bardzo wolno i nie tworzą kwasów w laboratoriach (Wollenzien et al. 1995). Czarne grzyby były również notowane jako wtórni kolonizatorzy osadów szczawianu wapnia na granitach, uprzednio wytworzonych przez bakterie i dopiero wtedy atakowane przez grzyby. W warunkach antropogenicznych grzyby te przyczyniają się w głównej mierze do zmiany koloru marmurowych i alabastrowych rzeźb oraz ornamentów na budynkach.

ROZKŁAD GLINOKRZEMIANÓW

Glinokrzemiany i krzemiany są stosunkowo łatwo rozkładane przez grzyby na drodze geochemicznej poprzez produkcję kwasów, zasad i złożonych substancji (Rossi, Ehrlich 1990). Powstający w czasie oddychania CO₂ reaguje z powierzchnią minerałów. W przeciwieństwie do bakterii które, jak wspomniano wyżej, produkują kwasy nieorganiczne, jak np. kwas azotowy i kwas siarkowy, grzyby wytwarzają kwasy organiczne, zwłaszcza rozpuszczający glinokrzemiany kwas szczawiowy. Najbardziej

aktywnym producentem tego kwasu jest *Aspergillus niger* Tiegh., degradujący oliwin, dunit, serpentynit i muskowitz. *Penicillium simplicissimum* (Oudem.) Thom degraduje skały bazaltowe (Mehta et al. 1979). Z kolei *Penicillium expansum* Link i *Scopulariopsis brevicaulis* (Sacc.) Braunier uwalniają glin z glinokrzemianów (Rossi 1979). Antyczne szkło i witraże często są uszkodzane przez grzyby i bakterie (Krumbein et al. 1991). Dzięki higroskopijności grzyby tworzą żel na jego powierzchni, a pobieranie jonów Fe(II) i Mn(II) powoduje powstawanie charakterystycznych ciemnych plam.

ROZKŁAD SKAŁ ZAWIERAJĄCYCH SIARKE I FOSFORANY

Grzyby z takich rodzajów, jak *Trichoderma*, *Aspergillus* Link, *Mucor* Fresen., *Fusarium* Link oraz niektóre drożdże potrafią utleniać siarkę i uwalniać siarczany do środowiska. Utlenianie siarki związanej z metalami dodatkowo uwalnia jony metali i przyczynia się do zatruwania gleby, przez co hamuje rozwój organizmów wrażliwych na działanie metali ciężkich. Utlenianie związków siarki przez grzyby jest znacznie słabsze niż np. przez bakterię *Thiobacillus ferrooxidans*, jednak w środowisku glebowym ma ono istotne znaczenie (Wainwright, Killham 1980). *Aspergillus niger* zmienia nierozpuszczalne siarczany miedzi, ołowiu i cynku w związki rozpuszczalne. Jeden z gatunków drożdży, *Rhodotorula rubra* (Schimn) F. C. Harrison często występuje razem z *Thiobacillus ferrooxidans* (Lópes-Archilla et al. 1995). Grzyb *R. rubra* stymuluje wzrost bakterii i tym samym szybkość utleniania związków siarki przez *T. ferrooxidans* (Fournier et al. 1998).

Grzyby mają większe możliwości rozpuszczania skał zawierających fosforany niż bakterie. Jest to związane z pH i możliwością wyłapywania metali Fe³⁺, Ca²⁺, Al³⁺. *Aspergillus ochraceus* G. Wilh. i *Penicillium implicatum* Biourge potrafią intensywnie rozpuszczać skały fosforanowe (Nahas 1996). Również grzyby mikoryzowe mają takie możliwości, stając się ważnymi dostarczycielami fosforanów dla

roślin w glebie (Azcon-Aguilar et al. 1986). Inokulowanie gleby przez grzybnie *Penicillium bilaii* Chalab. (Cunningham, Kjuiaek 1992) dało podobny efekt.

POBIERANIE JONÓW METALI I ICH AKUMULOWANIE

Grzyby potrafią odnajdywać w środowisku potrzebne pierwiastki, a nawet zmieniać stan ich utlenienia, potrafią też transportować jony do cytoplazmy. Dotyczy to zwłaszcza jonów żelaza Fe^{3+} przenoszonych przez siderofory takie jak ferrochrom, koprogen, fusigen, rizoferrin, fuzarynina, kwas rodotorulowy, neurosporyna i in. (Renshav et al. 2002). Inne grzyby, jak np. *Saccharomyces cerevisiae* Meyen ex E. C. Hansen, nie produkują sideroforów, niemniej potrafią redukować jony poza komórką, wykorzystując do tego siderofory obce.

Pobieranie jonów żelaza i manganu jest powszechnym zjawiskiem wśród grzybów. Wykorzystywana jest wtedy ATP-aza przenosząca protony przez błonę cytoplazmatyczną i w efekcie dochodzi do produkcji kwasów organicznych (Gadd 2001). Równie powszechne jest wytrącanie jonów żelaza i manganu na drodze redukcji Fe^{3+} i Mn^{4+} do Fe^{2+} i Mn^{2+} (Ehrlich 2002; Grote, Krumbein 1992; Gadd 1993), a także jonów rtęci Hg^2 do Hg^0 (Gadd 1993). Z kolei, izolowane ze skalnej glazury grzyby z rodzajów *Alternaria*, *Cladosporium*, *Fusarium*, *Penicillium* oraz *Pleospora* Rabenh. Ces. & De Not. potrafiły utleniać żelazo i mangan. Również inne jony metali mogą być transportowane do komórek, pomimo że nie biorą udziału w metabolizmie.

Zarówno Hyphomycetes, jak też drożdże, potrafią pobierać ze środowiska różne metale, np. Fe, Ni, Zn, Ag, Cu, La, Pb, Cr i Mo (Gadd 1990, 1993). Przykładowo: 1 kg grzybów może absorbować 63 mg miedzi (Siegel et al. 1990), a 1 g grzybni zaabsorbował aż 1 g cynku (Luef et al. 1991). Metale są zatrzymywane pasywnie – poprzez wyprodukowane i wydzielone na zewnątrz polimery lub też aktywnie – poprzez błonę cytoplazmatyczną. Proces pobierania jonów metali jest stymulowany przez niższe pH,

a także koncentrację masy grzybni i wielkość samych jonów. Akumulację metali zwiększa również obecność chityny i melaniny w strzępkach (Gadd, Mowl 1995). Najprawdopodobniej jest to związane z grubością ściany komórkowej, ponieważ melanina jest obecna jedynie w grubych ścianach komórkowych, możliwości sorbyjne takich ścian są więc większe. Metale są absorbowane zarówno przez żywe jak i martwe grzybnie. W wyniku procesów metabolicznych grzyby potrafią wytrącać liczne związki organiczne i nieorganiczne jak np. szczawiany ($CaC_2O_4 \cdot H_2O$) i kalcyt ($CaCO_3$). Są to biogeniczne minerały produkowane przez grzyby (Burford et al. 2003).

KOLONIZACJA KAMIENNYCH POMNIKÓW I BUDYNKÓW

Mechanizmy destrukcji historycznych rzeźb i budynków są takie same jak w przypadku skał i minerałów uprzednio opisanych (Sterflinger 2000). Zmiana struktury powierzchni elementów z piaskowca i marmuru zostaje zapoczątkowana przez porosty, które wykorzystują drobne pory w skale – nawet o średnicy 500 μm – i mogą je zwiększyć do 2 cm. Grzyby dzięki higroskopijności potrafią na powierzchni skały wytworzyć żel, uwalniając i utleniając metale, co powoduje powstawanie ciemnych plam na powierzchni materiału skalnego. Powierzchnia rzeźb z biegiem czasu pokrywa się patyną, która powstaje dzięki działalności owadów, depozycji jonów żelaza i manganu, rozwojowi biofilmu składającego się z sinic i glonów, a także kolorowych bakterii i grzybów. Krumbein (1993) oraz Urzi et al. (1991) dokładnie określili, czym jest nalot (crust) i patyna, podając jako źródło przebarwień karotenoidy, melaninę i chlorofil.

Gódyová (2002) wyizolowała z gotyckich budowli na Słowacji 69 gatunków grzybów. Podobne badania były przeprowadzone w Rosji (Vlasov et al. 2002) i na Ukrainie. Zhdanova et al. (2000) odnotowali występowanie 37 gatunków grzybów na ścianach reaktora atomowego w Czernobylu po jego awarii. 80% tych gatunków grzybów zawierało w strzępkach melaninę.

Przypuszcza się, że to właśnie melanina umożliwiła egzystencję tym organizmom w silnie radioaktywnym środowisku (Moore 2001).

PODSUMOWANIE

Grzyby naskalne przyczyniają się do stopniowej degradacji wielu minerałów i skał. Znaczną część naskalnych grzybów stanowią niewyspecjalizowane saprotrofy, a jedynie niewielką grupę tzw. „czarnych drożdży” można nazwać grzybami naskalnymi *sensu stricto*. „Czarne drożdże” charakteryzują się dużą zawartością melaniny w ścianach komórkowych. Potrafią egzystować nawet na skałach w gorących pustyniach. Nie powinien nas zatem dziwić fakt, że te grzyby potrafią niszczyć powierzchni kamiennych pomników, szkło i ceramikę, oraz materiały skalne stosowane w budownictwie. Wszystkie „czarne grzyby” są anamorfami workowców. W trudnych warunkach cykl życiowy grzybów ulega daleko idącemu uproszczeniu. Znaczna część workowców żyjących w skrajnych warunkach bezpowrotnie utraciła możliwość przejścia w fazę generatywną. Zatem „czarne drożdże” nie są organizmami prymitywnymi a jedynie dobrze przystosowanymi do trudnych warunków życia. Badania z ostatnich lat przynoszą nam również informacje o patogenicznych właściwościach tych grzybów w stosunku do człowieka i zwierząt. Znaczenie tych mikroorganizmów jest coraz lepiej rozumiane i poznawane.

PODZIĘKOWANIA. Dziękuję dr Marii Kossowskiej i anonimowemu recenzentowi za krytyczne uwagi oraz prof. dr. hab. Markowi Lorencowi za udostępnienie danych geologicznych. Praca zrealizowana w ramach grantu PBZ-KBN 111/T09/2004.

LITERATURA

- ADAMO P., VIOLANTE P. 2000. Weathering of rocks and neogenesis of minerals associated with lichen activity. *Appl. Clay Sci.* **16**: 229–256.
- AZCON-AGUILAR C., GIANINAZZI-PEARSON V., FARDEAU J. C., GIANINAZZI S. 1986. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and phosphate solubilizing bacteria on growth and nutrition of soybean in a neutral-calcareous soil amended with ^{32}P - ^{45}Ca -tricalcium phosphate. *Plant and Soil* **96**: 3–15.
- BOGOMOLOVA E. V., MINTER D. W. 2003. A new microcolonial rock-inhabiting fungus from marble in Chersonesos (Crimea, Ukraine). *Mycotaxon* **86**: 195–204.
- BOLEWSKI A., PARACHONIAK W. 1974. Petrografia. Wydawnictwa Geologiczne, Warszawa.
- BRAAMS J. 1992. Ecological studies of the fungal microflora inhabiting historical sandstone monuments. PhD thesis, University of Oldenburg.
- BURFORD E. P., KIERANS M., GADD G. M. 2003. Geomycology: fungi in mineral substrata. *Mycologist* **17**: 98–107.
- CHLEBICKI A., GODZIK B., LORENC M. W., SKŁODOWSKA A. 2005. Fungi and arsenic-tolerant bacteria in the hypogean environment of an ancient gold mine in Lower Silesia, SW Poland. *Polish Bot. Stud.* **19**: 81–95.
- CHLEBICKI A., LORENC M. 2006. The troglophile fungus *Physosporinus vitreus* on a mine wall at Złoty Stok, Poland. *Polish Bot. Stud.* **22**: 149–154.
- CUNINGHAM J. E., KJUIACK C. 1992. Production of citric and oxalic acids and solubilization of calcium phosphate by *Penicillium bilaii*. *Appl. Environ. Microbiol.* **58**: 1451–1458.
- DORNIEDEN T., GORBUSHINA A. A., KRUMBEIN W. E. 1997. Änderungen der physikalischen Eigenschaften von Marmor durch Pilzbewuchs. *Int. Bauinstandsetzen* **3**: 441–454.
- EASTON R. M. 1994. Lichens and rocks: a review. *Geosci. Can.* **21**: 59–76.
- EHRlich H. L. 2002. Geomicrobiology, 4th edition. Marcel Dekker, New York.
- FASSATIOVÁ O. 1970. Micromycetes inhabiting the mines of Příbram (Czechoslovakia). *Česka Mykol.* **24**: 162–165.
- FASSATIOVÁ O. 1995. Micromycetes in archives and book depositories in the Czech Republic. *Czech Mycol.* **48**: 77–86.
- FOURNIER D., LEMIEUX R., COUILLARD D. 1998. Essential interactions between *Thiobacillus ferrooxidans* and heterotrophic microorganisms during wastewater sludge bioleaching process. *Environ. Pollut.* **101**: 303–309.
- GADD G. M. 1990. Fungi and yeasts for metal accumulation. W: H. L. EHRlich, C. L. BRIERLEY (red.), *Microbial Mineral Recovery*. McGraw-Hill Book Co., New York, s. 249–275.
- GADD G. M. 1993. Interactions of fungi with toxic metals. *New Phytol.* **124**: 25–60.
- GADD G. M. 2001. Metal transformations. W: G. M. GADD, (red.), *Fungi in Bioremediation*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, s. 359–383.
- GADD G. M. 2004. Mycotransformation of organic and inorganic substrates. *Mycologist* **18**: 60–70.

- GADD G. M., GRIFFITHS A. J. 1978. Microorganisms and heavy metal toxicity. *Microbial Ecology* **4**: 303–317.
- GADD G. M., MOWL J. L. 1995. Copper uptake by yeast-like cells, hyphae and chlamydo-spores of *Aureobasidium pullulans*. *Exp. Mycol.* **9**: 230–240.
- GÓDYOVÁ M. 2002. The biocorrosive action of soil microscopical fungi in atypical biotopes and ecotopes. *Ekológia (Bratislava)* **21**: 397–403.
- GROTE G., KRUMBEIN W. E. 1992. Microbial precipitation of manganese by bacteria and fungi from desert rock and rock varnish. *Geomicrobiol. J.* **10**: 49–57.
- HENNEBERT G. L. 1960. Note sur le Micromycètes des Cavernes. *Fédération Spéléologique Belg.* **1**: 3–13.
- HOFFLAND E., KUYPER T. W., WALLANDER H., PLASSARD C., GORBUSHINA A. A., HASELWANDTER K., HOLMSTRÖM S., LANDEWEERT R., LUNDSTRÖM U. S., ROSLING A., SEN R., SMITS M. M., VAN HEES P. A. W., VAN BREEMEN N. 2004. The role of fungi in weathering. *Front. Ecol. Environ.* **2**(5): 258–264.
- JACOBSON E. S., HOVE E., EMERY H. S. 1995. Antioxidant function of melanin in black fungi. *Infect. Immun.* **63**: 4944–4945.
- KRUMBEIN W. E. 1969. Über den Einfluss Gesteinsverwitterung auf die exogene Dynamik (Verwitterung und Krustenbildung). *Geol. Rundsch.* **58**: 333–363.
- KRUMBEIN W. E., URZÍ C., GEHRMANN C. 1991. On the biocorrosion and biodeterioration of antique and medieval glass. *Geomicrobiol. J.* **9**: 139–160.
- KRUMBEIN W. E. 1993. Zum Begriff Patina, seiner Beziehung zu Krusten und Verfärbungen und deren Auswirkungen auf den Zustand von Monumenten. *Jahresberichte Steinerzerfall Steinkonservierung* **3**: 215–229.
- LAGNY PH., MICHEL J. C. 2003. Qui sont les bactéries? *Géochronique* **86**: 13–16.
- LANDEWEERT R., HOFFLAND E., FINLAY R. D. 2001. Linking plants to rocks: ectomycorrhizal fungi mobilize nutrients from minerals. *Trends Ecol. Evol.* **16**: 248–254.
- LÓPES-ARCHILLA A. I., MARIN I., AMILS R. 1995. Microbial ecology of an acidic river: biotechnological applications. W: C. A. JEREZ, T. VARGAS, H. TOLEDO, J. W. WIERTZ (red.), Biohydrometallurgical processing, Proc. Int. Biohydrometallurgical Symp. IBS-95, 2, Vina del Mar, University of Chile, s. 63–73.
- LOVELOCK J. 1988. The ages of Gaya – a biography of our living earth. W. W. Norton, New York.
- LUEF E., PREY T., KUBICEK C. P. 1991. Biosorption of zinc by fungal mycelial wastes. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* **34**: 688–692.
- Ma Li-J., CATRANIS S. O., STARMER W. T. 2000. Detection and characterization of ancient fungi entrapped in glacial ice. *Mycologia* **92**(2): 286–295.
- MALLOCH D., HUBART J. M. 1987. An undescribed species of *Microascus* from the Cave of Ramioul. *Canad. J. Bot.* **65**: 1281–1283.
- MEHTA A. P., TORMA A. E., MURR L. E. 1979. Effect of environmental parameters on the efficiency of biodegradation of basalt rock by fungi. *Biotechnol. Bioeng.* **21**: 875–885.
- MITKOVSKAYA T. I., KOVAL E. Z. 2004. Mycodestructors of archeological ceramics in the museums of Ukraine. *Mikol. Fitopatol.* **38**: 27–33.
- MOORE R. T. 2001. Hot fungi from Chernobyl. *Mycologist* **15**: 63–64.
- MOTTERSHEAD D., GORBUSHINA A., LUCAS G., WRIGHT J. 2003. The influence of marine salt, aspect and microbes in the weathering of sandstone in two historic structures. *Build Environ.* **38**: 1193–1204.
- NAHAS E. 1996. Factors determining rock phosphate solubilization by microorganisms isolated from soil. *World J. Microbiol. Biotechnol.* **12**: 567–572.
- NESPIAK A. 1970. Quelques observations sur les champignons isolés de l'intérieur des grottes polonaises dans les montagnes Tatras et Sudetes. *Schweiz. Z. Pilz.* **48**: 107–110.
- PILÁT A. 1927. La mycoflore des mines de Příbram. *Sborn. Českoslov. Acad. Záměd.* **2**: 445–533.
- RENSHAW J. C., ROBSON G. D., TRINCI P. J., WIEBE M. G., LIVENS F. R., COLLISON D., TAYLOR R. J. 2002. Fungal siderophores: structures, functions and applications. *Mycol. Res.* **106**: 1123–1142.
- RIOS A., ASCASO C. 2005. Contributions of *in situ* microscopy to the current understanding of stone biodeterioration. *Int. Microbiol.* **8**: 181–188.
- ROSSI G. 1979. Potassium recovery through leucite bioleaching: possibilities and limitations. W: L. E. MURR, A. E. TORMA, J. A. BRIERLEY (red.), Metallurgical applications of bacterial leaching and related microbiological phenomena. Academic Press, New York, s. 279–319.
- ROSSI G., EHRLICH H. L. 1990. Other bioleaching processes. W: H. L. EHRLICH, C. L. BRIERLEY (red.), Microbial mineral recovery. McGraw-Hill Book Co., New York, s. 149–170.
- SIEGEL S. M., GALUN M., SIEGEL B. Z. 1990. Filamentous fungi as metal biosorbents: a review. *Water Air Soil Pollut.* **53**: 335–344.
- STALEY J. T., PALMER F., ADAMS J. B. 1981. Microcolonial fungi: common inhabitants of desert rocks? *Science* **215**: 1093–1095.
- STERFLINGER K. 2000. Fungi as geologic agents. *Geomicrobiol. J.* **17**: 97–124.
- STERFLINGER K., KRUMBEIN W. E. 1997. Dematiaceous fungi as a major agent of biopitting for Mediterranean marbles and limestones. *Geomicrobiol. J.* **14**: 219–230.

- STRECH R. C., VILES H. A. 2002. The nature and rate of weathering by lichens on lava flows on Lanzarote. *Geomorphology* **47**: 87–94.
- URZI C., KRUMBEIN W. E., WARSCHIED T. 1991. On the question of biogenic color changes of Mediterranean monuments (Coating - Crust - Microstomatolite - Patina - Scialbatura - Skin - Rock varnish). W: D. DECROUEZ, J. CHAMAY, F. ZEZZA (red.), The conservation of monuments in the Mediterranean Basin. Proceedings of the 2nd International Symposium. Genève, Musée d'Art et Histoire de Genève, 19–21 November, s. 397–420.
- VLASOV D. Y., ZELENSKAYA M. S., FRANK-KEMENETSKAYA O. V. 2002. Micromycetes on marble monuments of Alexander-Nevskaia Lavra museum necropolis (St. Petersburg). *Mikol. Fitopatol.* **36**: 7–10.
- WAINWRIGHT M., KILLHAM K. 1980. Sulphur oxidation by *Fusarium solani*. *Soil Biol. Biochem.* **12**: 555–558.
- WESTBROEK P., DE BRUYN G. J. 1996. The geological impact of life. W: P. BUNYARD (red.), Gaia in action. Wilts, UK: Floris Books, Cromwell Press, s. 105–114.
- WHEELER M. H., BELL A. A. 1988. Melanins and their importance in pathogenic fungi. *Curr. Topics Med. Mycol.* **2**: 338–385.
- WOLLENZIEN U., DE HOOG G. S., KRUMBEIN W. E., URZI C. 1995. On the isolation of microcolonial fungi occurring on and in marble and other calcareous rocks. *Sci. Total Environ.* **167**: 287–294.
- ZAHLBRUCKNER A. 1890. Die Abhängigkeit der felsenbewohnenden Flechten von ihrer Unterlage. *Mitt. Sect. Naturkd. Österr. Tour Club* **11**: 81–83.
- ZHDANOVA N. N., ZAKHARCHENKO V. A., VEMBER V. V., NAKONECHNAYA L. T. 2000. Fungi from Chernobyl: mycobiota of the inner regions of the containment structures of the inner regions of the damaged reactor. *Mycol. Res.* **104**: 1421–1426.