

Symbioza mykoryzowa obcych i inwazyjnych gatunków drzew

Mycorrhizal symbiosis of alien and invasive tree species

Robin Wilgan 

Polska Akademia Nauk Instytut Dendrologii w Kórniku, Pracownia Badania Związków Symbiotycznych, ul Parkowa 5,
62-035 Kórnik, Polska

Tel. + 48 618170033, e-mail: rwilgan@man.poznan.pl

Abstract. The introduction of alien tree species has become a worldwide phenomenon over the last centuries and the cultivation of these species is an economically important branch of forestry in many countries. However, the cultivation of alien plant species poses the threat of introducing potentially invasive species, both trees and its mutualistic symbionts, such as mycorrhizal fungi. Mycorrhizal fungi are obligatory symbionts and a key element in the proper development and functioning of trees. It is thought that mycorrhizal fungi may also profoundly influence the invasiveness of alien tree species worldwide, with the proper fungal species acting as a driver to make this invasion possible. Co-invasion of alien trees and its mutualistic symbionts are well-known in the case of pines and co-invading ectomycorrhizal fungi in the southern hemisphere.

Invasive tree species constitute a major ecological and economic problem through intense competition and modification of local habitats leading to a decline in biodiversity and potentially threatening many rare, native and endangered species, including fungi. Despite the fundamental role that fungi have in the functioning of forests, the impact alien tree species could have on mycorrhizal fungi in native forest ecosystems has not received much attention.

Understanding the relationships between mycorrhizal fungi and alien tree species can allow us to better predict and counteract alien species invasions, which is necessary in order to maintain biodiversity and preserve native ecosystems. On top of that, climate change could threaten some European tree species and thus free ecological niches for other species, like alien, invasive or potentially invasive trees.

Keywords: ectomycorrhiza, arbuscular mycorrhiza, biological invasion, nature conservation, climate change

Słowa kluczowe: ektomykoryza, mykoryza arbuskularna, inwazje biologiczne, ochrona przyrody, zmiany klimatu

1. Wstęp

Gatunki obce to wszystkie te gatunki, które występują poza swoim naturalnym zasięgiem i zostały introdukowane na skutek działalności człowieka, celowo na potrzeby upraw lub przypadkowo jako gatunki zawleczone (Richardson et al. 2000a). Do Europy obce gatunki roślin sprowadzono już od starożytności. Obecnie odgrywają one istotną rolę w europejskiej gospodarce, stanowiąc dużą część upraw zbóż (m.in. pszenica, jęczmień), warzyw (m.in. ziemniaki, pomidory), drzew owocowych (m.in. jabłoń domowa, brzoskwinie) (Eurostat 2018) czy produkcji drewna (m.in. robinia *Robinia L.*) (Krumm, Vítková 2016).

W przeciągu ostatnich stuleci uprawa drzew obcego pochodzenia stała się zjawiskiem powszechnym, niosąc ze sobą ryzyko inwazji biologicznej, zarówno drzew, jak i związanych z nimi symbiontów, takich jak grzyby mykoryzowe

(Nunez, Dickie 2014). Inwazyjne gatunki drzew, czyli te gatunki obce, które wykazują zdolność do samoistnego, gwałtownego rozprzestrzeniania się poza swoim naturalnym zasięgiem (Richardson et al. 2000a), modyfikując lokalne ekosystemy i wypierając rodzime gatunki, stanowią poważne zagrożenie dla utrzymania różnorodności rodzimych ekosystemów (Butchart et al. 2010). W procesie rozprzestrzeniania się i inwazji obcych gatunków drzew istotną rolę odgrywa nawiązywana przez nie symbioza mykoryzowa (Richardson et al. 2000b; Pringle et al. 2009; Dickie et al. 2010).

2. Historia introdukcji obcych gatunków drzew w Europie

Wraz z eksploracją i kolonizacją nowych lądów, zapoczątkowaną odkryciem Ameryki w 1492 roku, obce gatunki drzew zostały introdukowane do Europy na niespotykaną wcześniej

Wpłynęło: 19.12.2020 r., zrecenzowano: 25.01.2020 r., zaakceptowano: 6.02.2020 r.

skalę. Już od XVI wieku zakładano w Europie liczne ogrody botaniczne dedykowane kolekcjonowaniu i hodowli roślin z całego świata oraz badaniom nad ich aklimatyzacją i możliwościami uprawy. Szczególną uwagę zwrócono na rośliny z Ameryki Północnej, ponieważ pod względem warunków klimatycznych USA i Kanada są zbliżone do Europy. Kiedy pod koniec XIX wieku, wraz z postępującą industrializacją, zasoby drewna w europejskich lasach zaczęły się kurczyć, rozpoczęto testowanie obcych gatunków drzew na potrzeby gospodarki leśnej. Pionierskie badania w tej dziedzinie przeprowadzili niemieccy i austriaccy leśnicy: Schwappach, Ciešlar i Wiedemann, którzy na przełomie XIX i XX wieku założyli w lasach środkowej Europy liczne, eksperymentalne powierzchnie z obcymi gatunkami drzew. Niektóre z ponad pięćdziesięciu obcych gatunków drzew, które wprowadzili do lasów, takie jak dąb czerwony *Quercus rubra* L., sosna wejmutka *Pinus strobus* L. czy daglezwia zielona *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, wykazały zadowalające rezultaty w produkcji drewna. Doprowadziło to do masowego sadzenia tych drzew w europejskich lasach (Białobok, Chylarecki 1965), gdzie z czasem zaczęły się samoistnie rozprzestrzeniać (Krumm, Vítková 2016).

Wśród wielu introdukowanych gatunków obcych, nie-liczne wykazują tendencję do ekspansywnego rozprzestrzeniania się poza swoim naturalnym zasięgiem i mogą stać się gatunkami inwazyjnymi (Richardson et al. 2000a). Występowanie gatunków inwazyjnych to istotny problem współczesnej ochrony przyrody i gospodarki. Poprzez modyfikację siedliska oraz konkurencję o zasoby pokarmowe obce gatunki drzew wpływają na lokalne ekosystemy i mogą stanowić zagrożenie dla gatunków rodzimych, w tym rzadkich i zagrożonych, a także prowadzić do obniżenia różnorodności biologicznej (Butchart et al. 2010; Dueñas et al. 2018). Na szczeblu krajowym i międzynarodowym podejmowane są liczne działania mające na celu ograniczenie ekspansji gatunków inwazyjnych, a mimo to w samej Europie inwazyjne gatunki roślin generują straty oceniane na 4 mld euro rocznie (Kettunen et al. 2008).

3. Symbioza obcych i inwazyjnych gatunków drzew i jej znaczenie

Badania ostatnich lat zwracają uwagę, że w procesie inwazji roślin istotną rolę może odgrywać symbioza mykoryzowa (Richardson et al. 2000b; Pringle et al. 2009), czyli związek pomiędzy korzeniami roślin i grzybami (Smith, Read 2008). Najpowszechniejszym typem symbiozy drzew w lasach strefy umiarkowanej i borealnej jest ektomykoryza (EM), którą współtworzą różne rodzaje drzew (m.in. dęby, buki, graby, sosny i świerki) oraz wiele gatunków grzybów z gromady podstawczaków (np. borowiki, kurki, rydze) i workowców (np. trufle). Niektóre drzewa (m.in. klony, jesiony, kasztanowce) tworzą mykoryzę arbuskularną (AM) z grzybami z gromady Glomeromycota. Symbioza mykoryzowa ma charakter mutualistyczny, czyli wzajemnie korzystny dla obu partnerów związku symbiotycznego:

grzyby mykoryzowe otrzymują od drzew węglowodany, a zapewniają drzewom zwiększony dostęp do wody i soli mineralnych oraz ochronę przed patogenami i niekorzystnymi warunkami środowiska, warunkując ich prawidłowy rozwój (Smith, Read 2008). Dlatego symbiozę mykoryzową należy rozpatrywać jako czynnik, mogący wpływać na rozprzestrzenianie się obcych gatunków drzew poza ich naturalnym zasięgiem. Dyspersja obcych gatunków drzew jest uzależniona od ich zdolności do reprodukcji na nowym terenie, konkurencji ze strony innych organizmów, czy dostępności nisz ekologicznych. W latach 90. XX wieku sformułowano tzw. „hipotezę uwolnienia od wrogów”, która zakłada, że na nowym terenie gatunki obce są pozbawione naturalnych wrogów, takich jak patogeny czy wyspecjalizowani roślinożercy, co ułatwia im konkurencję z rodzimymi gatunkami, a w efekcie umożliwia rozprzestrzenianie się (Keane, Crawley 2002). Callaway i in. (2011) wskazali, że czynnikiem zwiększającym inwazyjność robinii akacjowej *Robinia pseudoacacia* L. w Europie może być brak pasożytów z jej naturalnego zasięgu, takich jak grzyb *Fomes rimosus* (Berk.) Cooke czy chrząszcz *Megacyllene robiniae* Forster. Podobne obserwacje, wskazujące, że brak naturalnych wrogów może zwiększać inwazyjność gatunku obcego, poczyniono dla klonu jesionolistnego *Acer negundo* L. i czeremchy amerykańskiej *Prunus serotina* Ehrh. (Reinhart et al. 2003; Reinhart, Callaway 2004). Dalsze badania pozwoliły postawić hipotezy dotyczące roli symbiozy mutualistycznej w procesie inwazji gatunków obcych. Hipoteza wzmocnienia mutualizmu (ang. enhanced mutualism hypothesis) zakłada, że nawiązywanie przez gatunki rosnące poza naturalnym zasięgiem nowych, wydajniejszych relacji symbiotycznych ułatwia rozprzestrzenianie się gatunków obcych (Reinhart, Callaway 2006). Z kolei hipoteza osłabienia mutualizmu (ang. degraded mutualism hypothesis) mówi, że gatunki inwazyjne czerpią mniej korzyści z symbiozy, a więc są od niej mniej zależne niż gatunki rodzime (Vogelsang, Bever 2009). Jak dotąd hipotezy te nie zostały jednoznacznie potwierdzone w badaniach grzybów mykoryzowych związanych z obcymi gatunkami drzew (Bunn et al. 2015).

Obce gatunki drzew, rosnące poza swoim naturalnym zasięgiem, mogą nawiązać symbiozę mykoryzową z grzybami kosmopolitycznymi, występującymi zarówno w naturalnym zasięgu obcego gatunku drzewa, jak i na nowym terenie, jak również z grzybami rodzimymi, które nie występują w naturalnym zasięgu obcego gatunku drzewa. Jednakże rozprzestrzenianie się obcych gatunków drzew może być uzależnione od obecności specyficznych gatunków grzybów, występujących tylko w naturalnym zasięgu drzew (Pringle et al. 2009; Dickie et al. 2010). Kiedy obce gatunki drzew nawiązują symbiozę z obcymi gatunkami grzybów, które zostały zawleczone razem z drzewami, możemy mówić o koinwazji drzew i grzybów obcego pochodzenia (Nunez, Dickie 2014).

Większość inwazyjnych gatunków drzew w Europie nawiązuje symbiozę z grzybami arbuskularnymi (tab. 1). Wiele spośród około 250–350 zidentyfikowanych grzybów ar-

buskularnych to gatunki o zasięgu globalnym, które nie są specyficzne wobec partnera roślinnego (Davison et al. 2015). Powoduje to, że niewiele miejsc na świecie można uznać za „wolne” od kompatybilnych grzybów arbuskularnych. Wykazano, że rośliny obcego pochodzenia, w tym najbardziej inwazyjne w Europie gatunki drzew, jak klon jesionolistny, czeremcha amerykańska czy robinia akacjowa, powszechnie nawiązują symbiozę z szeroko rozpowszechnionymi grzybami arbuskularnymi (Moorra et al. 2011; Majewska et al. 2015). Można więc wnioskować, że obce gatunki drzew, tworzące mykoryzę arbuskularną, nie wymagają zawleczenia grzybów arbuskularnych ze swojego naturalnego zasięgu, aby mogły stać się gatunkami inwazyjnymi.

W przeciwieństwie do mykoryzy arbuskularnej symbioza ektomykoryzowa jest współtworzona przez wiele gatunków grzybów należących do 160 rodzajów z 66 linii filogenetycznych (Tedersoo et al. 2010). Przypuszcza się, że grzybów ektomykoryzowych może być nawet 25 tys. gatunków (Rinaldi et al. 2008). Drzewa mogą nawiązywać symbiozę mykoryzową zarówno z niewyspecjalizowanymi symbiontami ektomykoryzowymi, jak czerniak pospolity *Cenococcum geophilum* Fr. czy krowiak podwinięty *Paxillus involutus* (Batsch) Fr., jak również z symbiontami specyficznymi. Przykładem specyficznych symbiontów mogą być różne gatunki maślaków *Suillus* P. Micheli spp., które są związane z sosnami i występują w zasięgu sosen w strefie umiarkowanej i borealnej półkuli północnej (Tedersoo et al. 2010).

Sosny należą do najbardziej inwazyjnych gatunków drzew na świecie. Rodzina sosnowatych *Pinaceae* obejmuje 32 gatunki inwazyjne: 23 gatunki sosen oraz pojedyncze gatunki świerków, jodeł, modrzewi i daglezi (Rejmánek, Richardson 2013). Sosny były powszechnie introdukowane poza swój naturalny zasięg i są do dziś uprawiane na całym świecie. Ze względu na wysoką produktywność, uprawy sosen często zakładano w krajach półkuli południowej, m.in. w Australii i południowej Afryce. Początkowo uprawy te kończyły się niepowodzeniem, co zmieniło się dopiero po wprowadzeniu wraz z glebą grzybów ektomykoryzowych z naturalnego zasięgu sosen z Europy i Ameryki Północnej (Pringle et al. 2009; Nunez et al. 2017). Obecnie uważa się, że z około 200 znanych obcych gatunków grzybów ektomykoryzowych ponad połowę (57%) zawleczono razem z sosnami i innymi gatunkami drzew z rodziny sosnowatych, a z tego 1/3 (ponad 40 gatunków) stanowiły grzyby suilloidalne: maślaki *Suillus* oraz piestrowki *Rhizopogon* Fr. (Vellinga et al. 2009).

Obecność grzybów suilloidalnych odgrywa kluczową rolę w inwazji sosen (Policelli et al. 2018). Maślaki i piestrowki, które są związane z sosnami w pierwszych fazach rozwoju drzew (Rudawska et al. 2018a), tworzą ektomykoryzy o tzw. „długodystansowym typie eksploracyjnym” (obfita mufka, rozbudowana grzybnia zewnętrzna, długie sznury grzybniowe). Grzyby o tym typie eksploracyjnym przenikają większe obszary gleby, wydajniej pozyskując wodę i sole mineralne. W efekcie grzyby suilloidalne umożliwiają drzewom rozprzestrzenienie się poza miejscem introdukcji (Hayward et al.

2015), szczególnie w ekosystemach, w których drzewa dotąd nie występowały, jak np. pampa w Argentynie (Pauchard et al. 2015). Można więc mówić o koinwazji sosen i grzybów suilloidalnych.

W Europie, pomimo obecności związanych z sosnami grzybów ektomykoryzowych, obce gatunki sosen, jak sosna wejmutka *Pinus strobus* czy sosna wydmowa *P. contorta* Dougl. ex Loud pochodzące z Ameryki Północnej, są mniej inwazyjne niż na półkuli południowej. Podobnie europejskie gatunki sosen, jak np. sosna zwyczajna *P. sylvestris* L. czy kosodrzewina *P. mugo* Turra, są stosunkowo mniej ekspansywne w Ameryce Północnej (Nunez et al. 2017). Może to wynikać z obecności w Europie i Ameryce Północnej – naturalnym zasięgu sosen – specyficznych patogenów i pasożytów sosny, takich jak np. grzyb *Sphaeropsis sapinea* (Fr.) Dyko & B. Sutton, które mogą ograniczyć rozprzestrzenianie się obcych gatunków sosen (Mortenson, Mack 2006). Wpisuje się to w założenia hipotezy uwolnienia od wrogów, w myśl której poza naturalnym zasięgiem sosen, np. w Australii i na Nowej Zelandii, nie występują związane z sosnami pasożyty i patogeny, przez co obce gatunki sosen rozprzestrzeniają się efektywniej.

W Europie koinwazja obcych gatunków: drzew oraz grzybów ektomykoryzowych, dotyczy w szczególności południa kontynentu, gdzie uprawiane są egzotyczne gatunki drzew, takie jak eukaliptusy. Koinwazja eukaliptusów i grzybów po raz pierwszy została szeroko opisana na Półwyspie Iberyjskim, gdzie razem z eukaliptusami zawleczono obce w Europie grzyby ektomykoryzowe, m.in. pochodzące z Australii *Descolea alba* (Klotzsch) Kuhar, Nouhra & M.E. Sm., *Reddellomyces donkii* (Malençon) Trappe, Castellano & Malajczuk, (blisko spokrewniony z truflami) i *Setchelliogaster rheophyllus* (Bertault & Malençon) G. Moreno & Kreisel (Diez et al. 2005). Kolejne przykłady koinwazji eukaliptusów i grzybów opisano także m.in. w Afryce, na Madagaskarze i w Brazylii. Obecnie uważa się, że około 1/4 obcych gatunków grzybów ektomykoryzowych mogła być introdukowana razem z eukaliptusami (Vellinga et al. 2009), a same eukaliptusy są uważane za gatunki inwazyjne w wielu krajach, m.in. w Hiszpanii, Brazylii, USA i Indiach.

Zagadnienie koinwazji grzybów ektomykoryzowych wraz z ich roślinnymi partnerami nie dotyczy wszystkich obcych gatunków drzew. Inwazyjny w Europie dąb czerwony *Q. rubra* nawiązuje symbiozę z europejskimi gatunkami grzybów (Trocha et al. 2012). Warto zwrócić uwagę, że obcy dąb czerwony, rosnąc w bezpośrednim sąsiedztwie europejskiego dębu szypułkowego *Q. robur* L., tworzył symbiozę z mniejszą liczbą gatunków grzybów niż gatunek rodzimy oraz nie nawiązywał symbiozy, np. z mleczajem dębowym *Lactarius quietus* (Fr.) Fr., współtworzącym 1/3 ektomykoryz dębu szypułkowego (Trocha et al. 2012). Sugeruje to pewne różnice w nawiązywaniu symbiozy mykoryzowej pomiędzy rodzimym i obcym gatunkiem dębu. Wynikać to może z faktu, że należą one do dwóch, odmiennych genetycznie grup dębów: północnoamerykańskiej sekcji *Lobatae* (dąb czerwony) oraz sekcji *Quercus* (dąb szypułkowy), które różnią się od siebie

Tabela 1. Relacje symbiotyczne obcych i inwazyjnych gatunków drzew, ze szczególnym uwzględnieniem gatunków inwazyjnych w Europie

Table 1. Symbiotic relations of invasive alien tree species with special emphasis on Europe

Rodzina Family	Gatunek Species	Symbioza ^A Symbiosis	Poch. ^B Native	Obszar introdukcji ^B Invasive range
Pinaceae	<i>Pinus contorta</i> Dougl. Ex Loud	EM	A.Pn	EU, AU, A.Pd
	<i>Pinus radiata</i> D.Don	EM	A.Pn	EU, AU, A.Pd, Afr,
	<i>Pinus strobus</i> L.	EM	A.Pn	EU, AU
	<i>Pinus sylvestris</i> L.	EM	EU	AU, A.Pn, A.Pd,
	<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb.) Franco	EM	A.Pn	EU, AU, A.Pd
Salicaceae	<i>Salix fragilis</i> L.	EM	EU	AU, A.Pn, A.Pd., Afr
	<i>Populus alba</i> L.	EM, AM	EU	AU, A.Pn, Afr
Fagaceae	<i>Quercus rubra</i> L.	EM, AM	A.Pn	EU
Betulaceae	<i>Alnus glutinosa</i> Gaertn	EM, AM, N	EU	AU, A.Pn, A.Pd., Afr
Casuarinaceae	<i>Casuarina equisetifolia</i> L.	EM, AM, N	AU	A.Pn, A.Pd, Afr, Azja
Fabaceae	<i>Acacia mangium</i> Willd.	EM, AM, N	AU	A.Pd, Afr, Azja
	<i>Acacia melanoxylon</i> R.Br.	AM, N	AU	EU, A.Pn, A.Pd, Afr, Azja
	<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	AM, N	A.Pn	EU, AU, A.Pd, Afr, Azja
Rosaceae	<i>Prunus serotina</i> Ehrh	AM	A.Pn	EU, Afr
Myrtaceae	<i>Eucalyptus camaldulensis</i> Dehnh.	EM, AM	AU	EU, A.Pn, Afr, Azja
	<i>Eucalyptus globulus</i> Labill.	EM, AM		EU, A.Pn, A.Pd
Sapindaceae	<i>Acer negundo</i> L.	AM	A.Pn	EU, Azja
	<i>Acer platanoides</i> L.	AM	EU	AU, A.Pn, A.Pd
Simaroubaceae	<i>Ailanthus altissima</i> (Mill.) Swingle	AM	Azja	EU, AU, A.Pn, A.Pd, Afr
Paulowniaceae	<i>Paulownia tomentosa</i> Steud.	AM	Azja	EU, A.Pn

^A – symbioza ektomykoryzowa (EM), arbuskularna (AM) i z bakteriami wiążącymi azot (N);^B – region pochodzenia oraz introdukcji i inwazji drzew: Europa (EU), Ameryka Północna (A.Pn), Australia i Nowa Zelandia (AU), Ameryka Południowa (A.Pd), Południowa Afryka (Afr) i Azja (Rejmánek, Richardson 2013)^A – ectomycorrhiza (EM), arbuscular mycorrhiza (AM) and nitrogen-fixing symbiosis (N)^B – the native and invasive range of alien tree species : Europe (EU), North America (A.Pn), Australia and New Zealand (AU), South America (A.Pd), South Africa (Afr) and Asia (Azja) (Rejmánek, Richardson 2013)

m.in. zawartością lignin i tanin w liściach (Moreira et al. 2018), co może wpływać na skład chemiczny ściółki (Skorupski et al. 2012), a przez to również na grzyby ektomykoryzowe (Lilleskov et al. 2011).

Interesującym przykładem obcych gatunków drzew w Europie są orzeszniki *Carya* Nutt. spp., które w swoim naturalnym zasięgu w Ameryce Północnej występują razem z dębem czerwonym, tworząc lasy dębowo-orzesznikowe, przypominające grądy. Orzeszniki rosnące w europejskich lasach nie wykazują cech gatunków inwazyjnych (Tokarska-Guzik et al. 2012; Paź et al. 2018), a zbiorowiska grzybów ektomykoryzowych im towarzyszące są tworzone wyłącznie przez europejskie gatunki grzybów, w większości (90%) symbionty

dębów. Zbiorowiska te cechuje wysoka różnorodność (około 100 gatunków) (Rudawska et al. 2018b; Wilgan et al. 2020), porównywalna, a nawet wyższa niż różnorodność grzybów ektomykoryzowych w rodzimych lasach dębowo-grabowych (Wilgan et al. 2020). Być może odzwierciedla to założenia hipotezy osłabienia mutualizmu, zgodnie z którą gatunki obce, które stały się inwazyjne (jak np. dąb czerwony), nawiązywałyby symbiozę z mniejszą liczbą gatunków grzybów i były mniej zależne od symbiozy niż gatunki obce, które nie są inwazyjne, takie jak orzeszniki. Weryfikacja tej hipotezy wymaga jednak dalszych badań.

Dęby oraz blisko z nimi spokrewnione rodzaje drzew, takie jak np. buk, graby, olchy czy brzozy, jedne z głównych ga-

tunków liściastych w lasach strefy umiarkowanej w Europie i Ameryce Północnej, stosunkowo rzadko stają się gatunkami inwazyjnymi. Jedynie pojedyncze gatunki obce z rodziny bukowatych (5 gatunków, m.in. dąb czerwony, azjatycki dąb *Quercus acutissima* Carruth. inwazyjny w Ameryce Północnej czy dąb szypułkowy, inwazyjny na południu Afryki) i brzożowatych (3 gatunki: leszczyna południowa *Corylus maxima* Mill. oraz olsza czarna *Alnus glutinosa* Gaertn. i brzoza brodawkowata *Betula pendula* Roth, inwazyjne m.in. w Ameryce Północnej) zostały uznane za gatunki inwazyjne, pomimo szerokiego rozprzestrzenienia geograficznego i wysokiej różnorodności tych rodzin (łącznie ponad 1100 gatunków). To niewiele w porównaniu do innych rodzin drzew, jak np. sosnowatych (Pinaceae), do których należą 32 gatunki inwazyjne, mitrowatych (Mitraceae) z 31 gatunkami inwazyjnymi drzew, w tym eukaliptusami, czy bobowatych (Fabaceae), do których należy 89 gatunków inwazyjnych drzew, w tym 30 gatunków akacji (Rejmánek, Richardson 2013). Drzewa takie jak dęby, buki i graby cechuje stosunkowo wolny wzrost i ciężkie nasiona. W efekcie są rzadziej uprawiane poza swoim naturalnym zasięgiem i równocześnie rozprzestrzeniają się wolniej niż szybko rosnące, pionierskie gatunki drzew, takie jak sosny, eukaliptusy i akacje (Dodet, Collet 2012).

Jednym z czynników, ułatwiających rozprzestrzenianie się obcych gatunków drzew, może być zdolność części z nich do nawiązywania tzw. podwójnej symbiozy mykoryzowej, czyli równocześnie ektomykoryzy i mykoryzy arbuskularnej. Tym typem symbiozy charakteryzują się takie drzewa jak eukaliptusy, wierzby i topole, do których należą liczne gatunki inwazyjne, np. topola biała *Populus alba* L., inwazyjna m.in. w Australii i Ameryce Północnej. Podwójna symbioza mykoryzowa występuje także m.in. u olszy czarnej *A. glutinosa* inwazyjnej w Ameryce Północnej czy u dębu czerwonego (Dickie et al. 2001). Gatunki drzew w których dominuje ektomykoryza, ale jednocześnie są zdolne do tworzenia symbiozy arbuskularnej, zwłaszcza na pierwszych etapach rozwoju roślin oraz w trudnych warunkach siedliskowych, mogą wykazywać większą konkurencyjność względem rodzimych gatunków (Brundrett, Tedersoo 2018). Sprawia to, że niektóre gatunki, np. eukaliptusy i dąb czerwony, mają stosunkowo większą szansę, aby stać się gatunkami inwazyjnymi.

Innym przykładem występowania podwójnej symbiozy, która może wspierać rozprzestrzenianie się inwazyjnych gatunków drzew, jest mykoryza arbuskularna wspomagana symbiozą z endofitycznymi grzybami z grupy DSE (ang. dark septate endophytes), które wpływają korzystnie na wzrost drzew (Reininger, Sieber 2013). Ten typ symbiozy stwierdzono u bożodrzewu gruczołowatego *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle, gatunku inwazyjnego m.in. w Europie i Ameryce Północnej. Rosnący poza swoim naturalnym zasięgiem bożodrzew gruczołowaty może nawiązywać symbiozę z lokalnymi gatunkami grzybów DSE (Knapp et al. 2012), co prawdopodobnie sprzyja jego rozprzestrzenianiu się.

Rozprzestrzenianie się inwazyjnych gatunków drzew może wspomagać także tzw. symbioza trójstronna (ang. tripartite

symbiosis), występująca pomiędzy roślinami, grzybami mykoryzowymi i bakteriami wiążącymi azot. Ten typ symbiozy jest charakterystyczny dla rodziny bobowatych (Fabaceae), która obejmuje 20% znanych inwazyjnych gatunków drzew, w tym m.in. robinie akacjową (Rejmánek, Richardson 2013), występuje także m.in. u olszy *Alnus* Mill. i rzewni *Casuarina* L. Bakterie wiążące azot atmosferyczny zaopatrują drzewa w przyswajalne związki azotu, co ułatwia obcym gatunkom drzew aklimatyzację na ubogich siedliskach i zwiększa ich możliwości rozprzestrzenienia się.

4. Wpływ obcych gatunków drzew i grzybów na rodzimą mykobiotę

Wpływ obcych gatunków drzew na rodzime gatunki grzybów mykoryzowych nie jest dobrze poznany. Obce gatunki drzew mogą modyfikować chemizm gleby i warunki siedliskowe (Skorupski et al. 2012), przekształcając siedlisko w bardziej odpowiednie dla gatunków o specyficznych wymaganiach (Chabrerie et al. 2010; Vítková et al. 2017). W konsekwencji masowe występowanie obcych gatunków drzew może prowadzić do degradacji rodzimych ekosystemów (Dodet, Collet 2012; Tokarska-Guzik et al. 2012), a także wypierania rodzimych gatunków grzybów, zagrażając tym samym rodzimej mykobiocie. Na przykład robinia akacjowa wzbogacając siedlisko w azot, może stwarzać warunki korzystne dla rozwoju grzybów nitrofilnych. Równocześnie wzbogacenie gleby w azot niekorzystnie wpływa na występowanie grzybów ektomykoryzowych wrażliwych na wysokie zawartości azotu, takich jak np. maślaki czy borowiki (Lilleskov et al. 2011).

Koinwazja obcych gatunków drzew i grzybów niesie ze sobą szereg zagrożeń dla rodzimych gatunków i ekosystemów. Na przykład muchomor czerwony *Amanita muscaria* (L.) Lam., gatunek inwazyjny na Nowej Zelandii, nawiązuje symbiozę z rosnącym tam bukiem południowym *Nothofagus* Blume spp., a masowe występowanie muchomora w lokalnych lasach stwarza zagrożenie dla rodzimych i endemicznych dla Nowej Zelandii grzybów ektomykoryzowych (Orlovich, Cairney 2004). Podobnie ląkówka ceglasta *Laccaria fraterna* (Sacc.) Pegler, zawleczona do Europy wraz z eukaliptusami, nawiązuje symbiozę z europejskim czystkiem ladanowym *Cistus ladanifer* L., jednak jej wpływ na rodzime gatunki grzybów z nim związanych nie jest dotąd znany. Pytanie, czy rodzime grzyby ektomykoryzowe są wypierane przez obce gatunki grzybów, w wielu przypadkach pozostaje bez odpowiedzi. Jednakże udokumentowano, że trufła azjatycka *Tuber indicum* Cooke & Massee zawleczona do europejskich ogrodów truflowych wypiera cenne gatunki trufli, które są tam uprawiane (Murat et al. 2008). Można więc spodziewać się, że analogiczne wypieranie rodzimych gatunków grzybów przez obce gatunki grzybów ektomykoryzowych może zachodzić również w innych przypadkach. Obce gatunki grzybów mogą również stanowić zagrożenie dla ludzi. Śmiertelnie trujący muchomor zielonawy *Amanita phalloides* (Vaill. ex

Fr.) Link został zawleczony m.in. do Ameryki Północnej i Afryki, gdzie powoduje liczne śmiertelne zatrucia wśród miejscowej ludności (Wolfe et al. 2010).

W świetle obserwowanych zmian klimatu rozprzestrzenianie się obcych gatunków drzew poza swoim naturalnym zasięgiem może ulec zmianie. Zmiany klimatu prowadzą do modyfikacji warunków środowiskowych, przez co mogą wpłynąć na czynniki kluczowe dla ekspansji gatunku obcego, jak konkurencja czy dostępność nisz ekologicznych. Modelowanie zmian zasięgu głównych gatunków drzew w Europie wskazuje na tendencje do przesunięcia się optimum klimatycznego i przesunięcie się zasięgu gatunków, takich jak dąb szypułkowy *Q. robur*, sosna zwyczajna *P. sylvestris* czy brzoza brodawkowata *B. pendula* w kierunku północnym i wycofywania się tych gatunków z Europy Środkowej (Dyderski et al. 2017). Uważa się, że może to spowodować „uwolnienie nisz” ekologicznych, co może być korzystne dla gatunków obcych. Wraz ze zmianą klimatu niektóre gatunki obce, jak robinia akacjowa czy klon jesionolistny, mogą znacząco zwiększyć zasięg swojego występowania i udział w rodzimych ekosystemach (Camenen et al. 2006; Dyderski et al. 2017), co może negatywnie wpłynąć na relacje mykoryzowe rodzimych gatunków drzew.

5. Konkluzja

Symbioza mykoryzowa wspiera aklimatyzację obcych gatunków drzew i odgrywa kluczową rolę w rozprzestrzenianiu się gatunków obcych i inwazyjnych. Dotychczasowe badania dowodzą, że obecność odpowiednich symbiontów mykoryzowych może umożliwiać i przyspieszać rozprzestrzenianie się obcych gatunków drzew. Innym czynnikiem ułatwiającym rozprzestrzenianie się obcych gatunków drzew poza swoim naturalnym zasięgiem może być zdolność części z nich do równoczesnego nawiązywania kilku form relacji symbiotycznych.

Nawiązując różne formy symbiozy i w różny sposób modyfikując lokalne siedliska, obce gatunki drzew w zróżnicowany sposób oddziałują na rodzime ekosystemy i ich elementy, w tym grzyby mykoryzowe, które są niezbędne dla prawidłowego funkcjonowania lasów. Wpływ obcych i inwazyjnych gatunków drzew na rodzimą w Europie mykobiotę pozostaje jednak w niewielkim stopniu zbadany, a wraz ze zmianami klimatu inwazyjność obcych gatunków drzew może wzrosnąć.

Dalsze badania interakcji pomiędzy obcymi gatunkami drzew, reprezentującymi różne stopnie inwazyjności i różne strategie nawiązywania symbiotyzy, oraz mykobiotą w rodzimych lasach są niezbędne w celu lepszego zrozumienia mechanizmów kierujących dynamiką rozprzestrzeniania się obcych gatunków drzew. Zrozumienie zależności między obcymi gatunkami drzew a grzybami mykoryzowymi może pomóc nam w lepszym przewidywaniu i przeciwdziałaniu rozprzestrzenianiu się gatunków obcych w rodzimych ekosystemach, co jest niezbędne dla ochrony i zachowania różnorodności biologicznej.

Konflikt interesów

Autor deklaruje brak potencjalnych konfliktów.

Źródła finansowania

Artykuł o charakterze przeglądowym, zrealizowany w ramach działalności statutowej Instytutu Dendrologii Polskiej Akademii Nauk w Kórniku.

Literatura

- Białobok S., Chylarecki H. 1965. Badania nad uprawą drzew obcego pochodzenia w Polsce w warunkach środowiska leśnego. *Arboretum Kórnickie* 10: 211–277.
- Brundrett M.C., Tedersoo L. 2018. Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist* 220: 1108–1115. DOI 10.1111/nph.14976.
- Bunn R.A., Ramsey P.W., Lekberg Y. 2015. Do native and invasive plants differ in their interactions with arbuscular mycorrhizal fungi? A meta-analysis. *Journal of Ecology* 103: 1547–1556. DOI 10.1111/1365-2745.12456.
- Butchart S.H., Walpole M., Collen B., van Strien A., Scharlemann J.P. i in. 2010. Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science* 328: 1164–1168. DOI 10.1126/science.1187512.
- Callaway R.M., Bedmar E.J., Reinhart K.O., Silvan C.G., Klironomos J. 2011. Effects of soil biota from different ranges on *Robinia* invasion: acquiring mutualists and escaping pathogens. *Ecology* 92: 1027–1035. DOI 10.1890/10-0089.1.
- Camenen E., Porté A.J., Benito Garzón M. 2016. American trees shift their niches when invading Western Europe: Evaluating invasion risks in a changing climate. *Ecology and Evolution* 6: 7263–7275. DOI 10.1002/ece3.2376.
- Chabrierie O., Loinard J., Perrin S., Saguez R., Decocq G. 2010. Impact of *Prunus serotina* invasion on understory functional diversity in a European temperate forest. *Biological Invasions* 12(6): 1891–1907. DOI 10.1007/s10530-009-9599-9.
- Davison, J., M. Moora, M. Öpik, A. Adholey, Ainsaar L., Bâ A., Burla S., Diedhiou A.G. i in. 2015. Global assessment of arbuscular mycorrhizal fungus diversity reveals very low endemism. *Science* 349: 970–973. DOI 10.1126/science.aab1161.
- Dodet M., Collet C. 2012. When should exotic forest plantation tree species be considered as an invasive threat and how should we treat them? *Biological Invasions* 14: 1765–1778. DOI 10.1007/s10530-012-0202-4.
- Dickie I.A., Bolstridge N., Cooper J.A., Peltzer D.A., Duane A. 2010. Co-invasion by *Pinus* and its mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 187: 475–484. DOI 10.1111/j.1469-8137.2010.03277.x.
- Dickie I.A., Koide R.T., Fayish A.C. 2001. Vesicular-arbuscular mycorrhizal infection of *Quercus rubra* seedlings. *New Phytologist* 151: 257–264. DOI 10.1046/j.1469-8137.2001.00148.x.
- Díez J. 2005. Invasion biology of Australian ectomycorrhizal fungi introduced with eucalypt plantations into the Iberian Peninsula. *Biological Invasions* 7(1): 3–15. DOI 10.1007/s10530-004-9624-y.
- Dueñas M.A., Ruffhead H.J., Wakefield N.H., Roberts P.D., Hemming D.J., Diaz-Soltero H. 2018. The role played by invasive species in interactions with endangered and threatened species in the United States: a systematic review. *Biodiversity and Conservation* 27: 3171. DOI 10.1007/s10531-018-1595-x.

- 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: 1150–1163. DOI 10.1111/gcb.13925.
- Eurostat. 2018. Agriculture, Fishery and Forestry Statistics. ISBN 978-92-79-94757-5, DOI 10.2785/340432.
- Hayward J., Horton T.R., Pauchard A., Nuñez M.A. 2015. A single ectomycorrhizal fungal species can enable a *Pinus* invasion. *Ecology* 96: 1438–1444. DOI 10.1890/14-1100.1.
- Keane R.M., Crawley M.J. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution* 17(4): 164–170. DOI 10.1016/S0169-5347(02)02499-0.
- Kettunen M., Genovesi P., Gollasch S., Pagad S., Starfinger U., ten Brink P., Shine C. 2008. Technical support to EU strategy on invasive species (IAS). Assessment of the impacts of IAS in Europe and the EU. Institute for European Environmental Policy, Brussels http://ec.europa.eu/environment/nature/invasivealien/docs/Kettunen2009_IAS_Task%201.pdf [19.12.2020].
- Knapp D.G., Pintye A., Kovács G.M. 2012. The dark side is not fastidious - dark septate endophytic fungi of native and invasive plants of semiarid sandy areas. *PLoS One* 7(2): e32570. DOI 10.1371/journal.pone.0032570.
- Krumm F., Vítková L. 2016. Introduced tree species in European forests: opportunities and challenges. European Forest Institute, 4–25. ISBN 978-952-5980-32-5.
- Lilleskov E.A., Hobbie E.A., Horton T.R. 2011. Conservation of ectomycorrhizal fungi: exploring the linkages between functional and taxonomic responses to anthropogenic N deposition. *Fungal Ecology* 4(2): 174–183. DOI 10.1016/j.funeco.2010.09.008.
- Majewska M.L., Błaszczowski J., Nobis M., Rola K., Nobis A., Łakomiec D., Czachura P., Zubek S. 2015. Rootinhabiting fungi in alien plant species in relation to invasion status and soil chemical properties. *Symbiosis* 65: 101–115.
- Moorá M., Berger S., Davison J., Öpik M., Bommarco R., Bruelheide H., Kühn I., Kunin W.E., Metsis M.I. i in. 2011. Alien plants associate with widespread generalist arbuscular mycorrhizal fungal taxa: evidence from a continental-scale study using massively parallel 454 sequencing. *Journal of Biogeography* 38: 1305–1317. DOI 10.1111/j.1365-2699.2011.02478.x.
- Moreira X., Abdala-Roberts L., Galmán A., Francisco M., Fuente M.D., Butrón A., Rasmann S. 2018. Assessing the influence of biogeographical region and phylogenetic history on chemical defences and herbivory in *Quercus* species. *Phytochemistry* 153: 64–73. DOI 10.1016/j.phytochem.2018.06.002.
- Mortenson S.G., Mack R.N. 2006. The fate of alien conifers in long-term plantings in the USA. *Diversity and Distributions* 12(4): 456–466. DOI 10.1111/j.1366-9516.2006.00274.x.
- Murat C., Zampieri E., Vizzini A., Bonfante P. 2008. Is the Perigord black truffle threatened by an invasive species? We dreaded it and it has happened! *New Phytologist* 178: 699–702. DOI 10.1111/j.1469-8137.2008.02449.x.
- Nuñez M.A., Chiufo M.C., Torres A., Paul T., Dimarco R.D., Raal P., Policelli N., Moyano J., García R.A., van Wilgen B.W., Pauchard A., Richardson D.M. 2017. Ecology and management of invasive *Pinaceae* around the world: Progress and challenges. *Biological Invasions* 19: 3099–3120. DOI 10.1007/s10530-017-1483-4.
- Nuñez M.A., Dickie I.A. 2014. Invasive belowground mutualists of woody plants. *Biological Invasions* 16: 645–661. DOI 10.1007/s10530-013-0612-y.
- Orlovich D.A., Cairney J.W.G. 2004. Ectomycorrhizal fungi in New Zealand: current perspectives and future directions. *New Zealand Journal of Botany* 42: 721–738. DOI 10.1080/0028825X.2004.9512926.
- Pauchard A., Escudero A., García R.A., de la Cruz M., Langdon B., Cavieres L.A., Esquivel J. 2016. Pine invasions in treeless environments: dispersal overruns microsite heterogeneity. *Ecology and Evolution* 6: 447–459. DOI: 10.1002/ece3.1877.
- Paż S., Czapiewska N., Dyderski M.K., Jagodziński A.M. 2018. Ocena introdukcji *Carya ovata* (Mill.) K. Koch na siedlisku grądu w Nadleśnictwie Czermiejewo. *Sylwan* 162(1): 41–48. DOI 10.26202/sylvan.2017094.
- Policelli N., Bruns T.D., Vilgalys R., Nuñez M.A. 2019. Suilloid fungi as global drivers of pine invasions. *New Phytologist* 222(2): 714–725. DOI 10.1111/nph.15660.
- Pringle A., Bever J.D., Gardes M., Parrent J.L., Rillig M.C., Klironomos J.N., 2009. Mycorrhizal Symbioses and Plant Invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 699–715. DOI 10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173454.
- Reinhart K.O., Callaway R.M. 2004. Soil biota facilitate exotic *Acer* invasions in Europe and North America. *Ecological Applications* 14: 1737–1745. DOI 10.1890/03-5204.
- Reinhart K.O., Callaway R.M. 2006. Soil biota and invasive plants. *New Phytologist* 170(3): 445–457. DOI 10.1111/j.1469-8137.2006.01715.x.
- Reinhart K.O., Packer A., Van der Putten W.H., Clay K. 2003. Plant-soil biota interactions and spatial distribution of black cherry in its native and invasive ranges. *Ecology Letters* 6: 1046–1050. DOI 10.1046/j.1461-0248.2003.00539.x.
- Reininger V., Sieber T.N. 2013. Mitigation of antagonistic effects on plant growth due to root co-colonization by dark septate endophytes and ectomycorrhiza. *Environmental Microbiology Reports* 5(6): 892–898. DOI 10.1111/1758-2229.12091.
- Rejmánek M., Richardson D. M. 2013. Trees and shrubs as invasive alien species - 2013 update of the global database. *Diversity and Distributions* 19(8): 1093–1094. DOI 10.1111/ddi.12075.
- Richardson D.M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M.G., Panetta F.D., West C.J. 2000a. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 3(6): 14–93. DOI 10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x.
- Richardson D.M., Allsopp N., D'Antonio C.M., Milton S.J., Rejmanek M. 2000b. Plant invasions-the role of mutualisms. *Biological Reviews* 75: 65–93. DOI 10.1017/s0006323199005435.
- Rinaldi A.C., Comadini O., Kuypers T.W. 2008. Ectomycorrhizal fungal diversity: separating the wheat from the chaff. *Fungal Diversity* 33: 1–45.
- Rudawska M., Wilgan R., Janowski D., Iwański M., Leski T. 2018a. Shifts in taxonomical and functional structure of ectomycorrhizal fungal community of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) underpinned by partner tree ageing. *Pedobiologia* 71: 20–30. DOI 10.1016/j.pedobi.2018.08.003.
- Rudawska M., Leski T., Wilgan R., Karliński L., Kujawska M., Janowski D. 2018b. Mycorrhizal associations of the exotic hickory trees, *Carya laciniosa* and *Carya cordiformis*, grown in Kórnik Arboretum in Poland. *Mycorrhiza* 28: 549–560 DOI 10.1007/s00572-018-0846-8.
- Skorupski M., Jagodziński A.M., Zytkowski R., Karolewski P. 2012. Differences in chemical composition of needle and leaf litter from exotic and native tree species stands. *Dendrobiology* 68: 101–112.
- Smith S.E., Read D.J. 2008. Mycorrhizal Symbiosis 3rd Edition, Academic Press, London.
- Tedersoo L., May T.W., Smith M.E. 2010. Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: Global diversity, distribution and evolution of phylo-

- genetic lineages. *Mycorrhiza* 20(4): 217–263. DOI 10.1007/s00572-009-0274-x.
- Tokarska-Guzik B., Dajdok Z., Zając M., Zając A., Urbisz A., Danielewicz W., Hołdyński C. 2012. Rośliny obcego pochodzenia w Polsce ze szczególnym uwzględnieniem gatunków inwazyjnych. Wydawnictwo Generalnej Dyrekcji Ochrony Środowiska, Warszawa, 4–195. ISBN 978-83-62940-34-9.
- Trocha L.K., Kałucka I., Stasińska M., Nowak W., Dabert M., Leski T., Rudawska M., Oleksyn J. 2012. Ectomycorrhizal fungal communities of native and non-native *Pinus* and *Quercus* species in a common garden of 35-year-old trees. *Mycorrhiza* 22: 121–134. DOI 10.1007/s00572-011-0387-x.
- Vellinga E.C., Wolfe B.E., Pringle A. 2009. Global patterns of ectomycorrhizal introductions. *New Phytologist* 181: 960–973. DOI 10.1111/j.1469-8137.2008.02728.x.
- Vítková J., Müllerová J., Sádlo J., Pergl J., Pyšek P. 2017. Black locust (*Robinia pseudoacacia*) beloved and despised: a story of an invasive tree in Central Europe. *Forest Ecology and Management* 384: 287–302. DOI 10.1016/j.foreco.2016.10.057.
- Vogelsang K.M., Bever J.D. 2009. Mycorrhizal densities decline in association with nonnative plants and contribute to plant invasion. *Ecology* 90(2): 399–407. DOI 10.1890/07-2144.1.
- Wilgan R., Leski T., Kujawska M., Karliński L., Janowski D., Rudawska M. 2020. Ectomycorrhizal fungi of exotic *Carya ovata* (Mill.) K. Koch in the context of surrounding native forests on Central European sites. *Fungal Ecology* 44:100908. DOI 10.1016/j.funeco.2019.100908.
- Wolfe B.E., Richard F., Cross H.B., Pringle A. 2010. Distribution and abundance of the introduced ectomycorrhizal fungus *Amanita phalloides* in North America. *New Phytologist* 185: 803–816. DOI 10.1111/j.1469-8137.2009.03097.x.