

ANDRZEJ CHLEBICKI

Zakład Mikologii

Instytut Botaniki im. W. Szafera PAN

ul. Lubicz 46, 31-512 Kraków

Osiedle Niepodległości 6/130

31-861 Kraków

e-mail: chlebick@ib-pan.krakow.pl

UCIECZKA PRZED PASOŻYTAMI I DRYF SYMBIOTYCZNY – CZYNNĄ I BIERNĄ UTRATA SYMBIONTÓW W POPULACJACH ŻYWICIELA

Jak się zachowują partnerzy, np. roślina i patogeniczny grzyb, w momencie spotkania? Najczęściej roślina potrafi przeciwdziałać atakowi pasożyta. Pasożytnictwo jest zazwyczaj stanem wyjątkowym. Rezultat interakcji między rośliną i pasożytem, prowadzący do pasożytniczej kolonizacji rośliny bądź do usunięcia pasożyta będzie w dużej mierze uzależniony od cech genetycznych obu partnerów. Tak zwane „non-host plants”, czyli rośliny nie będące gospodarzami w stosunku do patogenicznych grzybów, mają skuteczne zabezpieczenia przed atakiem. Pasożyt nie jest w stanie pokonać barier chemicznych, takich jak np. saponiny i glukozydy wytwarzane przez roślinę. Jest to tzw. podstawowa odporność lub niezgodność (ang. basic resistance lub basic incompatibility). Ten mechanizm może dotyczyć jednego lub obu partnerów. Ten sam mechanizm funkcjonuje również w innych układach, gdzie partnerami są pasożytnicze stawonogi, nicienie, bakterie i wirusy.

Po pewnym jednak czasie roślina nie będąca gospodarzem może być zasiedlona przez pasożyta. Sukces pasożyta jest uwarunkowany produkcją odpowiednio skutecznych patogenicznych czynników wytwarzanych w trakcie ewolucji. Wtedy roślina staje się rośliną żywicielską (ang. host plant) dla tego pasożyta, powstaje zgodność pomiędzy pasożytem i rośliną. Pojawiają się symptomy choroby, jak więdnienie, żółknięcie liści itd. Zgodność jest

ograniczona do konkretnych roślin i wysoko wyspecjalizowanych pasożytów, np. *forma specialis*. Z kolei odporność lub niezgodność nie jest wyspecjalizowana.

Jeżeli pomiędzy partnerami występuje zgodność, roślina żywicielska może uruchamiać strategię obronne, aby ograniczyć atak pasożyta.

1. Komórki gospodarza uszkodzone przez pasożyta giną bardzo szybko, tworząc nekrotyczne obszary wokół grzybni odcinając w ten sposób pasożyta od żywych komórek. Jest to tzw. reakcja nadwrażliwa (ang. hypersensitive reaction, HR lub hypersensitive cell death).

2. Komórki gospodarza przeżywają atak pasożyta i indukują powstanie nowej bariery *de novo* na drodze syntezy mRNA, białek i fitoaleksyn. Jest to tzw. reakcja wrażliwa (ang. non-hypersensitive reaction).

3. Roślina „ucieka” przed pasożytami, (ang. enemy release hypothesis, ERH) – gatunki pozbywają się pasożytów w trakcie inwazji na nowe tereny (MITCHELL i POWER 2003, TORCHIN i współaut. 2003).

Wśród 473 gatunków roślin inwazyjnych w obszarach Północnej Ameryki odnotowano o 84% mniej gatunków grzybów i 24% mniej gatunków wirusów niż w Europie, skąd te rośliny pochodziły (MITCHELL i POWER 2003). Gatunki inwazyjne są bardziej szkodliwe w agrocenozach, ze względu na brak ograniczenia i regulacji populacji żywiciela ze strony pasożytów. Te

same gatunki na obszarze naturalnym są atakowane przez liczne pasożyty i w związku z tym ich szkodliwość jest znacznie ograniczona. Okazuje się jednak, że gatunki uprawne, wprowadzone przez człowieka, mają więcej pasożytów niż inne przypadkowo zawleczone rośliny o niewielkim znaczeniu gospodarczym. Jest to zapewne skutkiem wielokrotnej introdukcji i znacznej wielkości populacji roślin uprawnych. Okazuje się, że liczne gatunki inwazyjnych chwastów szybciej się rozprzestrzeniają na nowych terenach. Skutki tego zjawiska mają duże gospodarcze znaczenie.

Zjawisko ucieczki przed pasożytami w rzeczywistości jest rezultatem dwu przeciwstawnych procesów: ucieczką przed pasożytami z obszarów naturalnego występowania (w czasie introdukcji) i równoczesną akumulacją nowych pasożytów, które są rodzime dla nowych obszarów. Szkodliwość chwastów będzie tym większa im więcej pasożytów dany gatunek chwastu straci w czasie inwazji. Proces kumulowania się nowych pasożytów w obrębie inwazyjnego gatunku spowoduje zmniejszenie się jego szkodliwości. Jak widać, pasożyty są w tym wypadku głównym regulatorem ekspansji chwastów w ekosystemach. Gatunki introdukowane lub zawleczone wywodzą się najczęściej z niewielkich populacji, które były skolonizowane przez małą liczbę pasożytów. Ponadto, niektóre pasożyty wymagają zmiany żywiciela, który nie zawsze towarzyszy introdukowanemu gatunkowi. Jest to tzw. efekt szyjki butelki (ang. bottle neck).

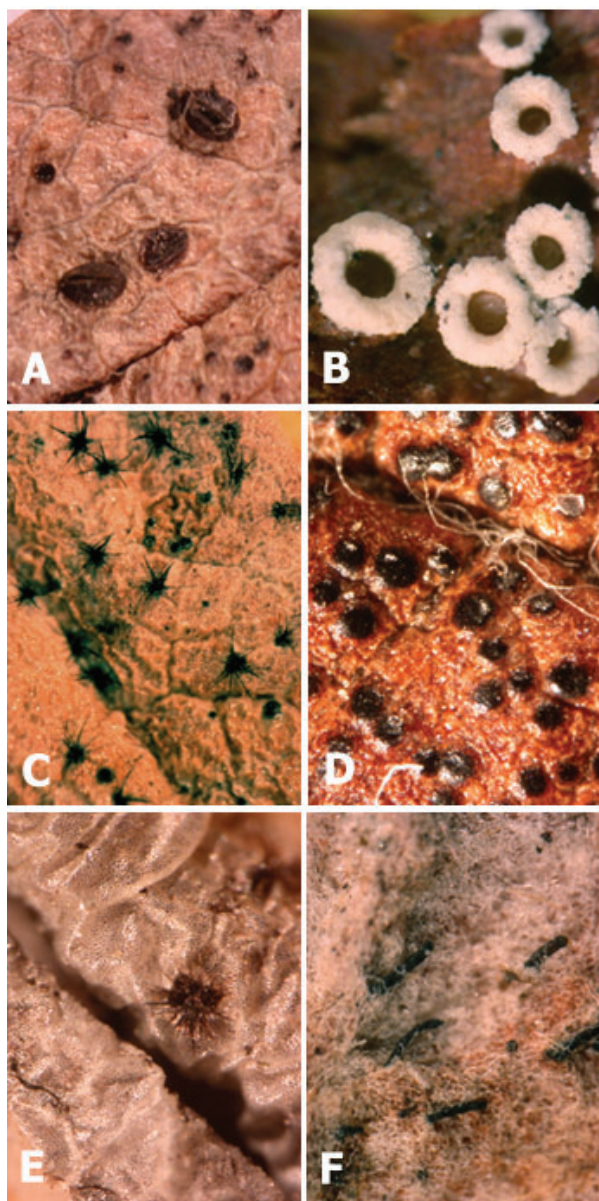
W prowadzonych badaniach zająłem się dwoma gatunkami roślin: dębikiem ośmiopłatkowym, *Dryas octopetala* i dębikiem równolistnym, *Dryas integrifolia*. Dębik ośmiopłatkowy jest gatunkiem arktyczno-alpejskim rozmieszczonym wokółbiegunowo, za wyjątkiem zachodniej Kanady i Grenlandii, gdzie jest zastępowany przez dębika równolistnego. Oba gatunki roślin mają wspólne pasożyty (CHLEBICKI 2002) i saprotrofy, jak np. *Hypoderma dryadis* Nanf. Ex L. Holm, *Naemacyclus lambertii* Rehm var. *dryadis* K. Holm & L. Holm, *Pseudomassaria islandica* (Johanson) M. E.

Barr, *Isothea rhytismoides* (Bab. Ex Berk.) Fr., *Phaeosphaeria dryadea* Nogrask i *Gnomoniella vagans* Johanson (Ryc. 1). Po ustąpieniu lądolodu w obszarach arktycznych rozpoczęła się kolonizacja odsłoniętych obszarów w Grenlandii. Dezintegracja lądolodu w Północnej Ameryce była wolniejsza niż w Europie. 13000 lat przed naszą erą (p.n.e.) był już otwarty korytarz wodny pomiędzy Norwegią i Grenlandią (KOĆ i współaut. 1993). Natomiast otwarcie się korytarza wodnego pomiędzy Kanadą i Grenlandią nastąpiło 8000 lat p.n.e. Oznacza to, że od strony wschodniej drogi migracji otworzyły się o 5000 lat wcześniej. Ponieważ *D. octopetala* występował w Europie, a korytarz migracyjny zaistniał 5000 lat wcześniej, więc należałoby się spodziewać, że ten gatunek pierwszy skolonizuje Grenlandię. Jednak współczesne rozmieszczenie obu gatunków nie potwierdza tego poglądu. *D. integrifolia* występuje prawie w całej Grenlandii, natomiast *D. octopetala* jedynie w północno-wschodniej części. Takie rozmieszczenie sugeruje, że *D. integrifolia* przetrwał w refugium i po ustąpieniu lądolodu szybko skolonizował nowe obszary. Występowanie endemicznych haplotypów w zachodniej Grenlandii (TREMBLEY i SHOEN 1999), jak też endemicznych pasożytniczych grzybów (CHLEBICKI i RAITVIIR 2003) potwierdza taką interpretację rozmieszczenia obu roślin. *D. octopetala* niewątpliwie skolonizował wschodnią Grenlandię później niż *D. integrifolia* (SEIDENFADEN i SØRENSEN 1937, ELKINGTON 1965). Na styku obu populacji roślin powstała strefa hybrydyzacji (Ryc. 2) (ELKINGTON 1965, BAY 1992). *D. integrifolia* posiada znacznie większą liczbę grzybów pasożytniczych niż *D. octopetala* w Grenlandii (CHLEBICKI i współaut., w druku). Tak więc nawet jeżeli uznamy ten ostatni gatunek za potencjalnie inwazyjny, to nie mógł on zachowywać się w typowy sposób dla takich roślin, ponieważ natrafił na pasożytnicze gatunki grzybów na nowych obszarach, gdzie doszło do hybrydyzacji z drugą rośliną, *Dryas integrifolia*.

BIERNA UTRATA SYMBIONTÓW I DRYF SYMBIOTYCZNY

Utrata symbiontów jest dobrze udokumentowana dla endofitów należących do rodzaju *Neotyphodium*. Haploidalne i aseksualne mu-

tualistyczne endofity żyjące w przestrzeniach międzykomórkowych tkanek rośliny żywiciela mogą być utracone w czasie przejścia do kolej-

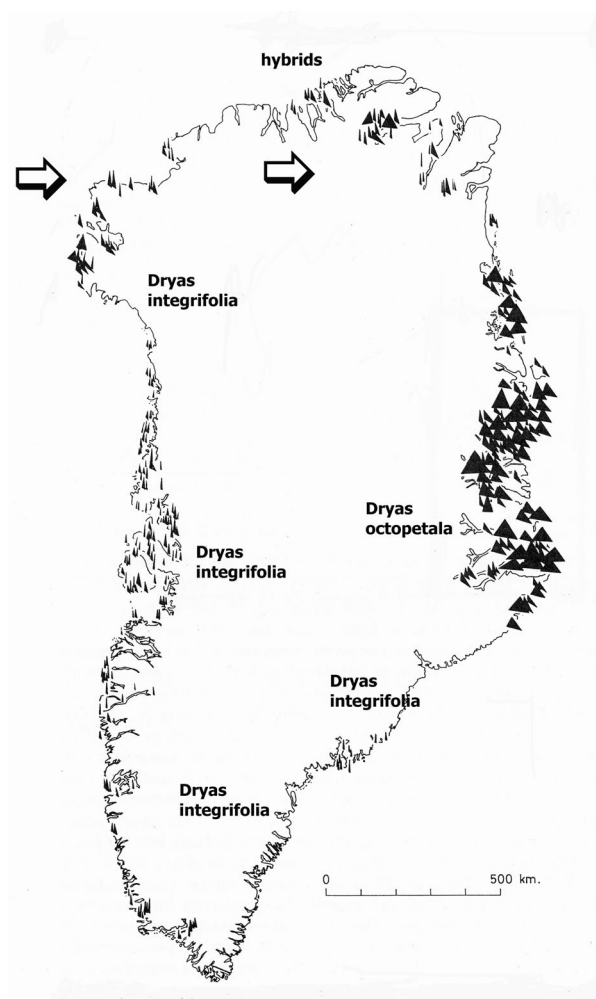


Ryc. 1. Grzyby występujące na *Dryas integrifolia* w Grenlandii.

A — *Hypoderma dryadis*, B — *Naemacyclus lambertii* var. *dryadis*, C — *Pseudomassaria islandica*, D — *Isothea rhytismoides*, E — *Phaeosphaeria dryadea*, F — *Gnomoniella vagans*

nej generacji. Wynika to z ich niestabilności i izolacji genetycznej. Kumulowanie się letalnych mutacji w genomie mutualistycznego endofita (tzw. efekt Mullera) doprowadza w rezultacie do jego utraty. Ponadto różne endofity z rodzaju *Neotyphodium* działają antagoniście w stosunku do siebie.

Zjawisko dryfu genetycznego jest dobrze znane. Oznacza stopniowe tracenie genów w małych izolowanych populacjach. Dryf symbiotyczny oznacza z kolei tracenie symbiontów w małych, izolowanych i zmniejszających



Ryc. 2. Rozmieszczenie mieszańców międzygatunkowych pomiędzy *Dryas octopetala* i *Dryas integrifolia* w Grandlandii (wg ELKINGTONA 1965).

Strzałki wskazują miejsca występowania populacji mieszanych. Trójkąt o wąskiej podstawie oznacza zespół cech *D. integrifolia*, trójkąt o szerokiej podstawie oznacza zespół cech *D. octopetala*. Pośrednie trójkąty oznaczają populacje mieszańcowe

się populacjach żywicieli, które przestały być częścią składową metapopulacji. Analizując skład grzybów występujących w różnych populacjach *Dryas octopetala* w Europie wyraźnie widać korelację pomiędzy wielkością populacji rośliny żywicielskiej i liczbą gatunków grzybów (Ryc. 3). Dokładne badania nad tym zjawiskiem przeprowadzono w Karpatach (CHLEBICKI i SUKOVÁ, w druku). Sąsiednie, duże populacje rośliny miały mniej więcej podobny lub zbliżony skład gatunków grzybów, natomiast niewielkie populacje nie wykazy-

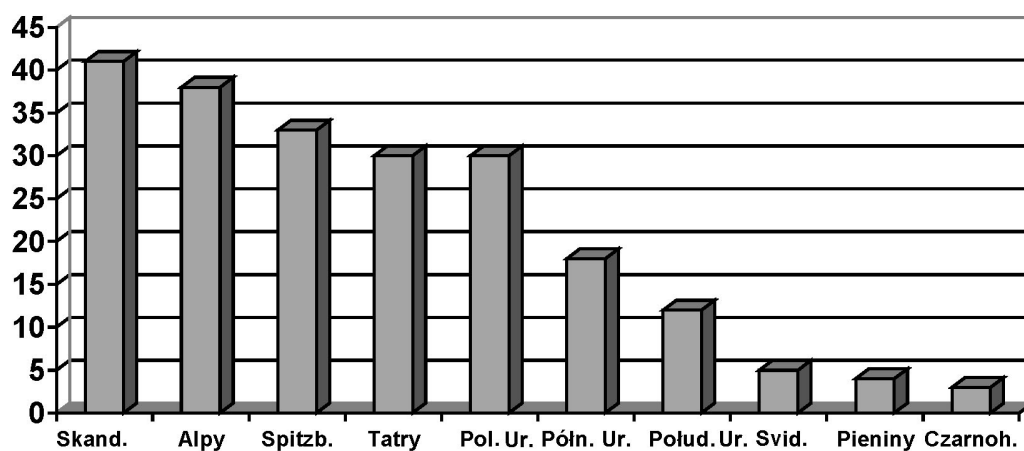
wały podobieństwa, a skład gatunków grzybów był wyraźnie przypadkowy. W obrębie dużych populacji notowano tzw. gatunki wyłączne, tzn. występujące w obrębie Karpat, jedynie w tych populacjach. Populacje położone stosunkowo nisko, jak np. w Pieninach, miały duży udział gatunków niespecyficznych (Tabela 1).

Czy zjawisko dryfu symbiotycznego może mieć związek z hipotezą ucieczki od pasoży-

tów? Wydaje się, że tak nie jest, gdyż pomimo, że roślina gospodarz utraciła pasożyty, nie następuje jej migracja i zwiększenie się powierzchni populacji. Być może, negatywny efekt zjawiska dryfu genetycznego, czyli ubożenia różnorodności genomów w populacji rośliny, może mieć większe znaczenie niż pozytywny efekt dryfu symbiotycznego.

Tabela 1. Rozmieszczenie specyficznych i niespecyficznych grzybów na *Dryas octopetala* w Karpatach

Region	Specyficzne grzyby	Niespecyficzne	Gatunki wyłączne dla poszczególnych regionów	Wielkość populacji rośliny
Malá Fatra	14	1	1	+++
Chočské Vrchy	6	1		++
Západné (Zachodnie) Tatry	18	7	3	++++
Vysoké Tatry	8			++
Belianske Tatry	7		1	+++
Pieniny	2	4		+
Nízke Tatry (Krakova Hoľa)	6	2		++
Nízke Tatry (Bába)	4	2		+
Svidovets	5			++
Chornohora	3			+
Maramureș	3			+++
Rarău	10	2	2	+++



Ryc. 3. Liczba gatunków grzybów na *Dryas octopetala* w obszarach górskich i arktycznych Europy.

Skand. — Skandynawia, Spitzb. — Spitzbergen, Pol. Ur. — Polarny Ural, Svid. — Svidovets, Czarnoh. — Czarnohora.

ENEMY RELEASE HYPOTHESIS AND SYMBIOTIC DRIFT – ACTIVE AND PASSIVE LOSS OF SYMBIONTS IN THE HOST PLANT POPULATION

S u m m a r y

There are described plant strategies against attack of pathogen as so called hypersensitive reaction HR, or hypersensitive cell death, new defence and the enemy release hypothesis ERH.

The number of fungus species of 'alpine islands' is distinctly connected with its size area. However, dis-

persion of the fungi in smaller 'islands' is mostly accidental. Provided data distinctly indicate that passive loss of pathogens not increased of the host plant population in relict localities. It means that influence of genetic drift is bigger than symbiotic one.

LITERATURA

- BAY C., 1992. *A phytogeographical study of the vascular plants of northern Greenland – north of 74° northern latitude*. Meddel. Grønland. Biosci. 36, 1–102.
- CHLEBICKI A., 2002. *Bigeographic relationships between fungi and selected glacial relict plants*. Monogr. Bot. 90, 1–230.
- CHLEBICKI A., RAITVIIR A., 2003. *Some new records and species of dryadicolous fungi from Greenland and northern Asia*. Mycotaxon 86, 215–226.
- CHLEBICKI A., SUKOVÁ M., (w druku). *Fungi of 'alpine islands' of *Dryas octopetala* in the Carpathians*. Mycotaxon
- CHLEBICKI A., KNUDSEN H., OLEJNICZAK P., (w druku). *Immigration routes of *Dryas integrifolia* and *D. octopetala* to Greenland as inferred from their associated fungi*. Nowa Hedwigia.
- ELKINGTON T. T., 1965. *Studies on the variation of the genus *Dryas* in Greenland*. Meddel. Grønland. 178, 1–56.
- KOÇ N., JANSEN, E., HAFLIDASON H., 1993. *Paleoceanographic reconstruction of surface ocean conditions in the Greenland, Iceland and Norwegian seas through the last 14 ka based on diatoms*. Quatern. Sci. Rev. 12, 115–140.
- MITCHELL E. C., POWER A. G., 2003. *Release of invasive plants from fungal and viral pathogens*. Nature 421, 625–627.
- SEIDENFADEN G., SØENSEN T., 1937. *The vascular plants of Northeast Greenland from 74° 30' to 79° 00' N. Lat. and a summary of all species found in East Greenland*. Meddel. Grønland. 101, 1–215.
- TORCHIN M. E., LAFFERTY K. D., DOBSON A. P., MCKENZIE V. J., KURIS A. M., 2003. *Introduced species and their missing parasites*. Nature 421, 628–629.
- TREMBLAY N. O., SCHOEN D. J., 1999. *Molecular phylogeography of *Dryas integrifolia*: glacial refugia and postglacial recolonization*. Molec. Ecol. 8, 1.