

SZYMON ZUBEK

Instytut Botaniki, Uniwersytet Jagielloński
Lubicz 46, 31-512 Kraków
E-mail: szymon.zubek@uj.edu.pl

CZY SYMBIOTYCZNE GRZYBY ARBUSKULARNE MOGĄ SPRZYJAĆ INWAZJI ROŚLIN ?*

PROBLEM INWAZYJNOŚCI OBCYCH GATUNKÓW ROŚLIN

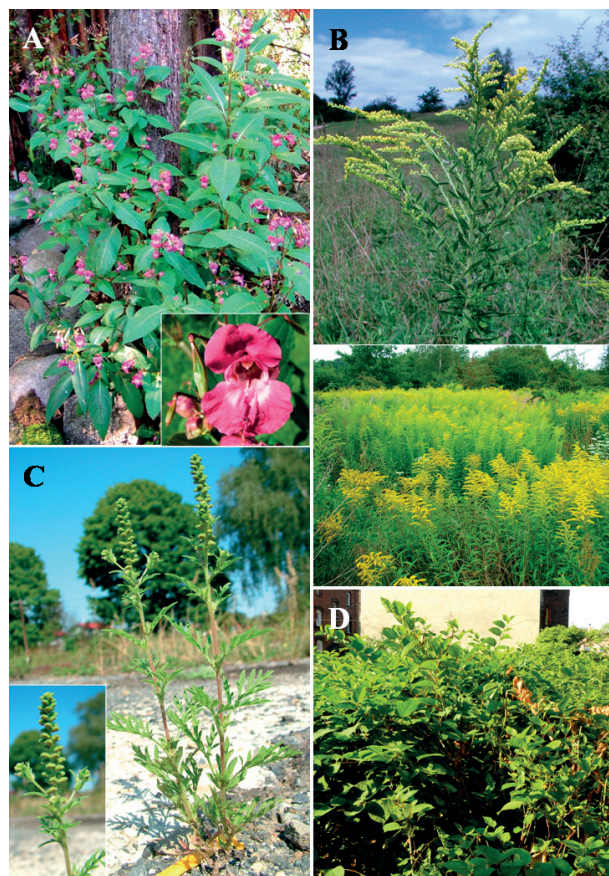
Wraz z rozwojem transportu, handlu i turystyki, czynniki antropogeniczne zaczęły odgrywać coraz większą rolę w kształtowaniu składu gatunkowego organizmów większo-

ści regionów świata. Źródłem ekspansji gatunków poza ich naturalny zasięg może być zarówno celowe sprowadzanie niektórych taksonów jako roślin ozdobnych (np. nawłóć późna, *Solidago gigantea*) bądź użytkowych (np. barszcz Sosnowskiego, *Heracleum sosnowskyi*), a także przypadkowe ich zawleczenie (np. starzec wąskolistny, *Senecio inaequidens*). Dodatkowo, intensywna gospodarka zasobami naturalnymi oraz rozwój przemysłu i rolnictwa, spowodowały zubożenie składu gatunkowego, fragmentację siedlisk oraz wzrost zanieczyszczenia środowiska. Takie zaburzenia w równowadze ekosystemów sprzyjają ekspansji obcych gatunków roślin (SOLARZ 2007, OKARMA i SOLARZ 2009, MIREK 2010, TOKARSKA-GUZIŁ i współaut. 2011).

Na obszarze naszego kontynentu występuje około 6 600 obcych gatunków roślin. Przeciętnie we florze każdego z państw Europy jest ich kilkaset, a w Polsce ich liczba wynosi około trzysta (DAJDOK i PAWLACZYK 2009). Spośród tej grupy roślin za inwazyjne obce gatunki (ang. invasive alien species, IAS)

Ryc. 1. Inwazyjne gatunki roślin we florze Polski.

A – niecierpek gruczołowaty (*Impatiens glandulifera*); B – nawłóć kanadyjska (*Solidago canadensis*); C – ambrozja bylicolistna (*Ambrosia artemisiifolia*); D – rdestowiec ostrokończysty (*Reynoutria japonica*); fot. S. Zubek (A), M. Nobis (B, C), W. Bąba (D).



*Praca powstała dzięki wsparciu finansowemu Narodowego Centrum Nauki, ze środków projektu badawczego przyznanego na podstawie decyzji numer DEC-2011/03/B/NZ8/00008.

Tabela 1. Przykładowe inwazyjne gatunki roślin we florze Polski i ich status mikoryzowy.

Gatunek rośliny	Pochodzenie ^a	Obszar inwazji ^b	Status mikoryzowy ^c
Ambrozja bylicolistna (<i>Ambrosia artemisiifolia</i>)	Ameryka Północna	Europa	M
Barszcz Sosnowskiego (<i>Heracleum sosnovskyi</i>)	Azja	Europa	BD
Czeremcha amerykańska (<i>Padus serotina</i>)	Ameryka Północna	Europa	BD
Klon jesionolistny (<i>Acer negundo</i>)	Ameryka Północna	Europa	M
Kolczurka klapowana (<i>Echinocystis lobata</i>)	Ameryka Północna	Europa	M
Nawłóć kanadyjska (<i>Solidago canadensis</i>)	Ameryka Północna	Azja, Europa	M
Nawłóć późna (<i>Solidago gigantea</i>)	Ameryka Północna	Azja, Europa	M
Niecierpek gruczołowaty (<i>Impatiens glandulifera</i>)	Azja	Europa	M
Niecierpek drobnokwiatowy (<i>Impatiens parviflora</i>)	Azja	Europa	M
Rdestowiec ostrokończysty (<i>Reynoutria japonica</i>)	Azja	Ameryka Północna, Europa	NM
Rudbekia naga (<i>Rudbeckia laciniata</i>)	Ameryka Północna	Europa	M
Uczep amerykański (<i>Bidens frondosa</i>)	Ameryka Północna	Europa	M

^{a,b}Pochodzenie gatunku i obszar inwazji wg TOKARSKIEJ-GUZIŁ (2005), DAJDOKA i PAWLACZYKA (2009) oraz internetowej bazy danych Instytutu Ochrony Przyrody PAN w Krakowie. ^cStatus mikoryzowy gatunku wg WANGA i QIU (2006), SHAH i współaut. (2009), ŠTAJEROVÁ i współaut. (2009) oraz niepublikowanych własnych danych; M – gatunek, u którego stwierdzono mikoryzę arbuskularną, NM – gatunek niemikoryzowy, BD – brak danych o statusie mikoryzowym gatunku.

uznajemy jedynie takie, których pojawienie się i rozprzestrzenienie skutkuje obniżeniem różnorodności biologicznej (DAJDOK i PAWLACZYK 2009). Przykładowe inwazyjne gatunki we florze Polski zestawiono w Tabeli 1 oraz przedstawiono na Ryc. 1. Negatywny wpływ tych gatunków na rodzimą florę przejawia się ograniczeniem różnorodności gatunków autochtonicznych, bezpośrednio przez wypieranie lub pośrednio poprzez konkurencję o zasoby, tj. np. owady zapylające czy wodę. Niekorzystny wpływ mają także pasożyty zawleczone z obcymi gatunkami, które atakują rośliny rodzime. Niektóre obce gatunki mogą się także krzyżować ze spokrewnionymi gatunkami autochtonicznymi doprowadzając do rozmycia ich puli genowej. Wymienione zagrożenia prowadzić mogą do spadku liczebności, a nawet całkowitego wyginięcia gatunków rodzimych (SOLARZ 2007, DAJDOK i PAWLACZYK 2009).

Inwazje roślin stały się już nie tylko zmartwieniem przyrodników, ale także istotnym problemem ekonomicznym, ze względu na ich wpływ na naturalne zasoby przyrodnicze wykorzystywane przez człowieka, a często także problemem zdrowotnym (PIMENTEL 2002). Jako przykład przytoczyć można choćby masowy rozwój czeremchy amerykańskiej (*Padus serotina*), który ogranicza odnowienia lasów w Europie Środko-

wej, lub ekspansję amerykańskiej, wodnej paproci, azolli paprotkowej (*Azolla filiculoides*), utrudniającej żeglugę na kanałach Anglii (DAJDOK i PAWLACZYK 2009). Z kolei ziarna pyłku ambrozji bylicolistnej (*Ambrosia artemisiifolia*), inwazyjnego w Europie gatunku pochodzenia północnoamerykańskiego, są przyczyną alergii (LAAIDI i współaut. 2003). Nierzadkie są także przypadki uczulenia na promieniowanie słoneczne, powodujące poważne poparzenia, wywołane przez zetknięcie skóry z liśćmi barszczu Sosnowskiego (*Heracleum sosnovskyi*). Ten kaukaski gatunek sprowadzono do Polski i wielu innych krajów europejskich jako roślinę ozdobną lub pastewną. Stał się on jednak niebezpiecznym chwastem opanowującym zwłaszcza tereny dolin rzecznych. W związku z zagrożeniami dla przyrody, gospodarki oraz zdrowia ludzi problem inwazyjnych gatunków znalazł odzwierciedlenie w unijnych aktach prawnych i w konwencjach międzynarodowych (np. Dyrektywa Siedliskowa 92/43/EWG; Konwencja Berneńska 1979; Konwencja o Różnorodności Biologicznej, Rio de Janeiro 1992). Powstały także liczne bazy danych na poziomie lokalnym, państwowym [Baza Instytutu Ochrony Przyrody PAN w Krakowie (<http://www.iop.krakow.pl/ias>)] i międzynarodowym [np. Delivering Alien Invasive Species Invento-

ries for Europe, DAISE (<http://www.europe-aliens.org>); Global Invasive Species Information Network, GISIN (<http://www.gisin.org>)] mające na celu monitoring gatunków obcych oraz poszerzanie wiedzy na temat inwazji biologicznych.

Jako że ekspansje roślin są wypadkową oddziaływania wielu czynników, prowadzone są interdyscyplinarne badania mechanizmów inwazji (SHAH i współaut. 2009, TOKARSKA-GUZIŁ i współaut. 2011). W ramach tych prac zwrócono m.in. uwagę na interakcje roślin inwazyjnych z mikroorganizmami glebowymi, a szczególnie z symbiotycznymi grzybami arbuskularnymi, które kolonizują korzenie większości gatunków roślin lądowych,

zarówno rodzimych dla danego obszaru, jak i tych obcego pochodzenia (WANG i QIU 2006, SMITH i READ 2008). Badania te prowadzone są pod kątem określenia wpływu grzybów arbuskularnych na gatunki inwazyjne, a co za tym idzie sprzyjaniu lub ograniczaniu ich ekspansji, a także oceny zmian różnorodności gatunkowej i liczebności tych mikroorganizmów glebowych pod wpływem inwazji. Istotnym aspektem są także zagadnienia praktyczne, czyli ewentualna rewitalizacja siedlisk po usunięciu gatunków obcych z zastosowaniem grzybów arbuskularnych. Celem niniejszego artykułu jest przybliżenie zagadnienia interakcji roślin inwazyjnych z grzybami arbuskularnymi.

GRZYBY ARBUSKULARNE

Grzyby arbuskularne (Glomeromycota) to jedna z gromad w obrębie królestwa grzybów (Mycota), której przedstawiciele tworzą związki symbiotyczne. Partnerami tych mikroorganizmów glebowych w strefie klimatu umiarkowanego są głównie rośliny zielne, ale także pewne gatunki drzew, na przykład z rodzajów takich jak klon (*Acer*), jesion (*Fraxinus*), kasztanowiec (*Aesculus*), oraz niektóre drzewa i krzewy ozdobne i owocowe. W rejonach tropikalnych mikoryzę arbuskularną tworzy większość gatunków drzewiastych. Do Glomeromycota należy około 230 opisanych do tej pory gatunków grzybów grupowanych obecnie w trzech klasach, pięciu rzędach, czterna-

stu rodzinach i dwudziestu dziewięciu rodzajach (OEHL i współaut. 2011). Pozycję systematyczną przykładowych gatunków grzybów arbuskularnych przedstawiono w Tabeli 2. Zdecydowana większość tych grzybów to obligatoryjne symbionty roślin tworzące mikoryzę arbuskularną, będącą rodzajem endomikoryzy. Wyjątkiem jest *Geosiphon pyriformis*, jedyny przedstawiciel rodziny Geosiphonaceae, który nie tworzy mikoryzy arbuskularnej. Jest symbiontem sinic z rodzaju *Nostoc*, klasyfikowanym w obrębie Glomeromycota ze względu na bliskie pokrewieństwo filogenetyczne z grzybami tworzącymi mikoryzę arbuskularną (SMITH i READ 2008).

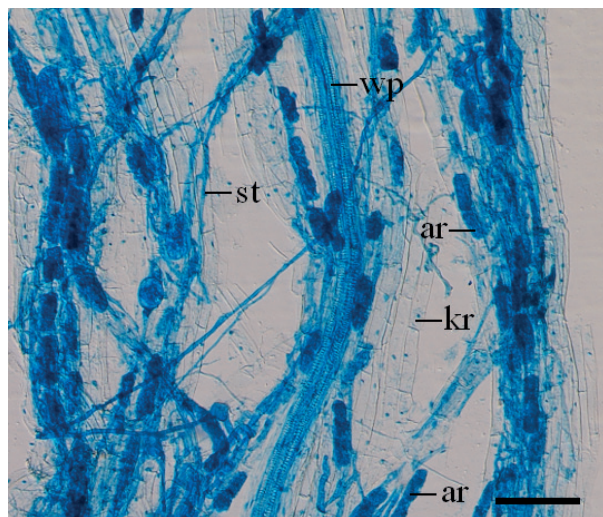
Tabela 2. Pozycja systematyczna przykładowych gatunków grzybów arbuskularnych (Glomeromycota).

Klasa	Rząd	Rodzina	Gatunek
Glomeromycetes	Diversisporales	Diversisporaceae	<i>Diversispora spurca</i>
			<i>Otospora bareae</i>
	Gigasporales	Gigasporaceae	<i>Gigaspora gigantea</i>
		Scutellosporaceae	<i>Orbispora pernambucana</i>
			<i>Scutellospora calospora</i>
	Glomerales	Entrophosporaceae	<i>Albahypha drummondii</i>
			<i>Entrophospora infrequens</i>
		Glomeraceae	<i>Funneliformis mosseae</i>
			<i>Glomus macrocarpum</i>
Archaeosporomycetes	Archaeosporales	Ambisporaceae	<i>Ambispora granatensis</i>
		Archaeosporaceae	<i>Archaeospora trappei</i>
		Geosiphonaceae	<i>Geosiphon pyriformis</i>
Paraglomeromycetes	Paraglomerales	Paraglomeraceae	<i>Paraglomus occultum</i>



Ryc. 2. Zarodniki oraz strzępki grzyba arbuskularnego (skala 25 μm ; zarodniki izolowane z hodowli laboratoryjnych; fot. S. Zubek).

Grzyby arbuskularne rozmnażają się poprzez tworzenie na zakończeniach strzępek zarodników o charakterze przetrwalnikowym (Ryc. 2). Powstają one najczęściej bezpośrednio w glebie, ale czasem również we wnętrzu korzenia. Zarodniki kielkują i w przypadku obecności rośliny wchodzącej w symbiozę mikoryzową tworzą grzybnie kolonizującą korzenie (Ryc. 3) oraz grzybnie zewnątrzkorzeniową, pełniącą funkcje absorpcyjne. Strzępki kolonizujące wnętrze korzenia mogą rozrastać się na kilka sposobów w obrębie



Ryc. 3. Fragment korzenia uczepu amerykańskiego (*Bidens frondosa*), gatunku inwazyjnego we florze Polski, intensywnie skolonizowany przez grzyby arbuskularne; grzybnia wybarwiona została błękitem aniliny; preparat wykonano przez rozgniecenie korzenia między szkiełkami mikroskopowymi; arbuskule (ar), komórki korzenia (kr), strzępki (st), wiązka przewodząca (wp) (skala 100 μm ; roślina zebrana ze stanu naturalnego; fot. S. Zubek).

kory pierwotnej, tworząc osiem morfotypów mikoryzy arbuskularnej (DICKSON 2004). Zawsze jednak w komórkach kory pierwotnej powstają drzewkowate rozgałęzienia strzępek zwane arbuskulami, które pozostają w ścisłym kontakcie z otaczającą je plazmalemą komórek roślin. Struktury te, od których pochodzi nazwa omawianego typu mikoryzy, są miejscem wymiany związków chemicznych pomiędzy partnerami symbiozy. Roślina otrzymuje od swojego partnera wodę i związki mineralne, natomiast w zamian przekazuje związki węgla wytworzone w procesie fotosyntezy. Grzyby arbuskularne uzyskują związki węgla prawie wyłącznie od rośliny i praktycznie nie posiadają one zdolności do funkcjonowania jako organizmy saprobiontyczne. Oprócz arbuskul, które są miejscem opisanej wymiany między partnerami symbiozy, w korzeniu obecne mogą być także pęcherzyki – rozdęcia zakończeń strzępek, tworzone przez niektóre gatunki grzybów z gromady Glomeromycota. Pęcherzyki są miejscem gromadzenia związków zapasowych, ale mogą także stanowić propagule, czyli struktury dające początek nowej grzybni (SMITH i READ 2008).

Jedną z podstawowych korzyści dla roślin, wynikającą z tworzenia mikoryzy arbuskularnej, jest dostarczanie fosforu, którego niedobór w znacznym stopniu limituje wzrost roślin. Jony fosforanowe są mało mobilne w glebie. Tworzą one liczne, nierozpuszczalne związki kompleksowe, przez co ich dyfuzja jest powolna. W konsekwencji roślina pobierając fosfor wykształca wokół korzeni strefę pozbawioną tego pierwiastka. Strzępki zewnątrzkorzeniowe grzybów arbuskularnych penetrują glebę w znacznie większym stopniu niż korzenie, co zapewnia roślinie lepszą dostępność fosforu. Wśród innych pierwiastków, w których transporcie do rośliny biorą udział grzyby arbuskularne, wymieniane są m.in. azot, potas, cynk, wapń, magnez oraz miedź. Istotna jest także rola grzybów arbuskularnych w ochronie roślin przed patogenami korzeniowymi. Grzyby mikoryzowe zajmują niszę ekologiczną jaką jest wnętrze korzenia, a także korzystają ze związków węgla dostarczanych przez roślinę, stając się potencjalnymi konkurentami patogenów. Dodatkowo, zarówno związki chemiczne produkowane przez grzyby, jak i modyfikacja składu wydzielin korzeniowych, będąca konsekwencją wytworzenia mikoryzy arbuskularnej, mają wpływ na wzrost mikroorganizmów glebowych, w tym na hamowanie rozwoju patogenów. Wykazano pozytyw-

na rolę grzybów arbuskularnych w ochronie roślin przed atakiem pasożytniczych grzybów oraz nicieni. Strzępki grzybni zewnątrzkorzeniowej oraz ich wydzieliny przyczyniają się również do formowania właściwej struktury gleby. Grzybnia jest zaangażowana w tworzenie agregatów glebowych, głównie dzięki produkcji związków takich jak glikoproteiny. Znane są także przykłady pozytywnego działania grzybów na witalność i wzrost roślin w warunkach stresu związanego z wysokimi stężeniami metali ciężkich czy też chlorku sodu w glebie. Wymieniając korzyści roślin

ze związków symbiotycznych z grzybami arbuskularnymi należy jednak zaznaczyć, że odpowiedź rośliny na kolonizację grzyba nie zawsze jest pozytywna. Zdarza się bowiem, że koszty utrzymania partnera grzybowego, a konkretnie ilość związków węgla przekazywanych do grzybni, są wysokie. Jak wykazały eksperymenty laboratoryjne inokulacja niektórych gatunków roślin przez pewne szczepy grzybów arbuskularnych skutkowała mniejszymi przyrostami masy w porównaniu z roślinami nie inokulowanymi (SMITH i READ 2008).

WPŁYW GRZYBÓW ARBUSKULARNYCH NA ROŚLINY INWAZYJNE

Ze względu na omówione w poprzednim rozdziale korzyści dla roślin wynikające z tworzenia symbiozy mikoryzowej, rośliny inwazyjne mogą korzystać z obecności grzybów arbuskularnych poprzez (i) mniejsze nakłady na tworzenie rozbudowanego systemu korzeniowego, (ii) większą dostępność fosforu, (iii) lepszy wzrost siewek, które zostają włączone w sieć mikoryzową w danym zbiorowisku, a także (iv) przez wzmożoną ochronę przed roślinożercami i patogenami (SHAH i współaut. 2009).

Zarówno korzenie roślin, jak i strzępki grzybów arbuskularnych uczestniczą w pobieraniu związków mineralnych z gleby. Strzępki mają jednak znacznie mniejszą średnicę oraz większy stosunek powierzchni do objętości. W związku z powyższym, nakłady wytworzonych w procesie fotosyntezy związków węgla na budowę grzybni są mniejsze w porównaniu z tymi przeznaczanymi przez roślinę na tworzenie rozbudowanego systemu korzeniowego. Dlatego też grzybnia mikoryzowa może zastępować w pewnym stopniu funkcje korzeni w pobieraniu związków mineralnych, pozwalając na przeznaczenie większych nakładów energii na obronę przed pasożytami i roślinożercami czy też tworzenie nasion (SHAH i współaut. 2009).

Udowodniono, że w przypadku dwóch inwazyjnych chabrów *Centaurea maculosa* oraz *Centaurea diffusa*, grzyby arbuskularne odgrywają istotną rolę w pobieraniu przez nie fosforu, co może zwiększać konkurencyjność tych gatunków wkraczających w zbiorowiska łąkowe Ameryki Północnej (ZABINSKI i współaut. 2002, SHAH i współaut. 2009). Wpływ grzybów arbuskularnych na pobieranie fosforu przez rośliny badano również w

przypadku wspomnianego już inwazyjnego gatunku *Ambrosia artemisiifolia*. FUMANAL i współaut. (2006), określając status mikoryzowy ambrozji we Francji stwierdzili, że osobniki z 94% populacji były kolonizowane przez grzyby arbuskularne. Autorzy przeprowadzili następnie eksperyment laboratoryjny, w którym udowodnili pozytywny wpływ symbiontów grzybowych na wzrost i witalność ambrozji bylicolistnej stwierdzając, że symbioza z grzybami arbuskularnymi może sprzyjać ekspansji tego gatunku w Europie.

Sieć strzępek grzybów arbuskularnych w glebie może wpływać na konkurencyjność inwazyjnych i rodzimych gatunków roślin przez przekazywanie związków chemicznych między nimi. Siewka rośliny inwazyjnej może zostać włączona w sieć grzybni mikoryzowej w zbiorowisku roślinnym, które kolonizuje, i korzystać ze związków pobranych od roślin rodzimych (MARLER i współaut. 1999, RICHARDSON i współaut. 2000, VAN DER HEIJDEN 2004, GIOVANNETTI i współaut. 2006). CAREY i współaut. (2004) dostarczyli bezpośrednich dowodów na transfer węgla od gatunku autochtonicznego *Festuca idahoensis* do inwazyjnego *Centaurea maculosa*.

Mikoryza może także wpływać na zdolność gatunku inwazyjnego do obrony przed pasożytami i roślinożercami poprzez zmiany jakie dokonują się w wydzielinach korzeniowych oraz w składzie i ilości metabolitów gromadzonych w pędach rośliny na skutek kolonizacji przez grzyba. Korzyści mogą wynikać również ze wspomnianego już pozytywnego wpływu grzybów arbuskularnych na witalność i wzrost danej rośliny, co zwiększa jej możliwości regeneracyjne w przypadku ataku patogenów czy też zwierząt roślinożer-

nych (GOVERDE i współaut. 2000, MITCHELL i POWER 2003, KLIRONOMOS 2003, REINHART i współaut. 2003, SHAH i RESHI 2007).

Należy jednak mieć na uwadze fakt, że symbioza mikoryzowa stanowi spektrum reakcji rośliny na obecność grzyba, które zależne jest od gatunku rośliny i szczepu grzyba oraz warunków fizyko-chemicznych gleby (SMITH i READ 2008). Dlatego też rośliny inwazyjne nie zawsze czerpią korzyści z obecności partnera grzybowego. Grzyby arbuskularne mogą bowiem spowodować obniżenie vitalności i wzrostu danego gatunku rośliny, co związane jest ze zbyt wysokimi kosztami utrzymania symbionta grzybowego w stosunku do otrzymywanych korzyści w danym sie-

dlisku (SHAH i współaut. 2009). Taką sytuację obserwowano w eksperymentach przeprowadzonych na *Centaurea maculosa*, gdzie rośliny nie inokulowane grzybami arbuskularnymi miały znacznie większą masę od mikoryzowych. Zastosowane szczepy grzybów nie zwiększyły również zdolności regeneracyjnych tego gatunku w przypadku symulowanej utraty masy na skutek aktywności zwierząt roślinożernych (WALLING i ZABINSKI 2006). Z kolei w innych badaniach stwierdzono, że symbioza mikoryzowa nie miała wpływu na inwazyjny gatunek wiesiołka *Oenothera lacinata* i jego zdolność do kolonizacji wydmy u wybrzeży Japonii (FUNATSU i współaut. 2005).

GRZYBY ARBUSKULARNE NA TERENACH EKSPANSJI ROŚLIN INWAZYJNYCH

Podczas gdy grzyby arbuskularne mogą wpływać na inwazyjne gatunki roślin, również rośliny kolonizując dany obszar mogą mieć wpływ na funkcjonowanie grzybów arbuskularnych w tym siedlisku. Wynika to ze zróżnicowanej produkcji wydzielin korzeniowych przez mikoryzowe i niemikoryzowe gatunki roślin inwazyjnych (WOLFE i KLIRONOMOS 2005, SHAH i współaut. 2009), przy czym stwierdzono zarówno pozytywny, jak i negatywny wpływ różnych roślin na różnorodność gatunkową grzybów arbuskularnych i liczebność propagul tych mikroorganizmów w glebie.

LIANG i współaut. (2004) stwierdzili pozytywny wpływ inwazji *Solidago canadensis* w Chinach na grzyby arbuskularne. Autorzy wykazali, że liczba gatunków grzybów arbuskularnych wzrastała na terenach kolonizowanych przez nawłóć kanadyjską. Podobną tendencję zaobserwowali HONG-BANG i współaut. (2007), którzy stwierdzili, że *Ageratina adenophora*, gatunek inwazyjny w lasach Azji, pozytywnie wpływał na wzrost strzępek grzybów arbuskularnych w badanych siedliskach. Zidentyfikowano nawet konkretne grupy związków chemicznych odpowiedzialnych za interakcje grzyb-roślina inwazyjna. Takimi metabolitami są m.in. seskwiterpeny, które stymulują wzrost i rozgałęzianie strzępek grzybów arbuskularnych, a także pozytywnie wpływają na kiełkowanie nasion gatunków inwazyjnych. Umożliwia to szybką kolonizację młodych korzeni przez grzyby (AKIYAMA i współaut. 2005, SHAH i współaut. 2009). Badając inwazję *S. canadensis* w Chinach, ZHANG i współaut. (2010) przeprowa-

dził eksperyment laboratoryjny, w którym dowiedli, że nawłóć oddziałuje w zróżnicowany sposób na gatunki grzybów arbuskularnych, wpływając pozytywnie na liczebność jednego gatunku i redukując występowanie innego, dominującego w glebie badanego siedliska. Zmieniając strukturę zbiorowiska grzybów arbuskularnych, *S. canadensis* wpływa na wzrost swojej konkurencyjności przez stymulację gatunku grzyba wpływającego pozytywnie na jej wzrost, jednocześnie redukując występowanie dominującego gatunku grzyba, który był najbardziej skuteczny w stymulacji wzrostu rodzimych roślin.

W badaniach przeprowadzonych przez MUMMEYA i RILLIGA (2006) stwierdzono z kolei spadek różnorodności gatunkowej oraz liczby propagul grzybów arbuskularnych, jako wynik inwazji mikoryzowego gatunku *Centaurea maculosa* w zbiorowiskach łąkowych stanu Montana. Podobne wyniki otrzymano badając wpływ rodzimego w Polsce, lecz inwazyjnego w lasach Ameryki Północnej czosnaczka pospolitego (*Alliaria petiolata*), który nie tworzy mikoryzy (ROBERTS i ANDERSON 2001, STINSON i współaut. 2006, CALLAWAY i współaut. 2008). Powodując degradację lokalnych populacji grzybów arbuskularnych, gatunek ten zmieniał środowisko glebowe w kierunku, który był bardziej korzystny dla jego rozwoju niż dla taksonów rodzimych, zależnych od symbiozy z grzybami arbuskularnymi.

Oprócz bezpośredniego wpływu roślin inwazyjnych na lokalne populacje grzybów arbuskularnych przez produkcję wydzielin korzeniowych, udowodnione zostało także

oddziaływanie pośrednie przez zmiany we właściwościach fizyko-chemicznych gleb. Zmiany struktury gleby, pH czy też zawartości niektórych pierwiastków mogą mieć znaczący wpływ na różnorodność gatunkową oraz liczebność propagul grzybów arbusku-

larnych, co z kolei może oddziaływać zarówno na konkurencyjność roślin rodzimych, jak i inwazyjnych w danym siedlisku (ALLSOPP i HOLMES 2001, BLANK i YOUNG 2002, SHAH i współaut. 2009).

PROPOZYCJE PRAKTYCZNEGO ZASTOSOWANIA GRZYBÓW ARBUSKULARNYCH W REWITALIZACJI TERENÓW PO USUNIĘCIU ROŚLIN INWAZYJNYCH

W Europie realizowanych jest wiele projektów ochrony przyrody skoncentrowanych na zwalczaniu inwazyjnych gatunków roślin. Ekspansja roślin obcego pochodzenia stwarza szczególne zagrożenie w rezerwatach przyrody i parkach narodowych, gdzie chronione są m.in. najcenniejsze składniki flory. Właśnie na tych obszarach inicjatywy takie są najczęściej podejmowane. W ramach przeprowadzanych projektów przewiduje się trwałe niszczenie stanowisk roślin inwazyjnych poprzez mechaniczne lub ręczne usuwanie roślin (wycinka, wrywanie, wykopywanie). Działania takie są obecnie praktycznie realizowane w wielu parkach narodowych w Polsce. Przyczyną podjęcia tego typu zabiegów aktywnej ochrony jest znaczny udział gatunków roślin inwazyjnych w szacie roślinnej danego parku, co stanowi duże zagrożenie dla środowiska przyrodniczego danego obszaru (DAJDOK i PAWLACZYK 2009).

Po usunięciu z danego terenu roślin inwazyjnych może jednak pojawić się problem ograniczenia występowania lub braku propagul grzybów arbuskularnych w glebie, jako wynik tworzenia zwartych skupień przez niemikoryzowe, bądź też słabo zależne od symbiozy gatunki inwazyjne. Wzrost roślin rodzimych zależnych od symbiozy z grzybami i proces ponownego zasiedlania takiego terenu przez te rośliny może być więc utrudniony. Chcąc przyspieszyć proces kolonizacji roślin autochtonicznych na danym obszarze, istotną byłaby jego rewitalizacja, polegająca na przywróceniu obecności grzybów arbuskularnych i zapewnieniu odpowiedniej dostępności propagul tych mikroorganizmów w glebie.

Najprostszym i jak się wydaje najbardziej korzystnym rozwiązaniem przy rewitalizacji terenu po usunięciu roślin inwazyjnych może być przeniesienie wierzchniej warstwy gleby z najbliższego otoczenia, w którym występuje zbiorowisko roślinne zbliżone do tego, które chcemy odtworzyć. Gleba taka zawierałaby bowiem nie tylko propagule lo-

kalnych gatunków grzybów arbuskularnych, ale także inne mikroorganizmy, takie jak np. bakterie, mogące mieć istotne znaczenie dla rozwoju roślin. Wówczas pozostaje jednak problem zniszczenia siedliska, z którego taka warstwa gleby zostanie pobrana.

Możliwe jest także zastosowanie gotowych, uniwersalnych inokulów, zawierających pospolite gatunki grzybów arbuskularnych, wyizolowane uprzednio z siedlisk zbliżonych do rewitalizowanego. Obecnie, głównie w Europie Zachodniej oraz Stanach Zjednoczonych Ameryki, działają firmy biotechnologiczne, które w sprzedaży mają tego typu inokula, a także oferują usługi w zakresie rewitalizacji z wykorzystaniem mikroorganizmów glebowych. Z europejskich firm można wymienić m.in. niemieckie Inoq i Mycotec, brytyjską PlantWorks, czeską Symbiom, francuską Biorize oraz szwajcarską Mycosym International. Firmy te specjalizują się głównie w produkcji inokulów do stosowania w ogrodnictwie i rolnictwie. Produkty firmy Inoq były także stosowane przy rewitalizacji terenów alpejskich zniszczonych po zejściu lawin. PlantWorks oraz Symbiom odniosły sukces w zastosowaniu swoich produktów w rewitalizacji hałd przemysłowych czy też terenów nadmorskich południowego wybrzeża Wielkiej Brytanii, na których zdeponowano materiał wydobyty przy budowie Eurotunelu (ZUBEK 2009). Problemem może jednak być koszt zakupu takich inokulów oraz to, czy pospolite gatunki grzybów arbuskularnych w nich zawarte będą skutecznymi symbiontami wspomagającymi rozwój roślin na rewitalizowanym terenie.

Przygotowanie inokulum do celów rewitalizacyjnych może odbywać się także z użyciem autochtonicznych szczepów grzybów arbuskularnych i niekoniecznie z pomocą zagranicznych firm biotechnologicznych, a przez naukowców – specjalistów zajmujących się mikoryzą. Przy produkcji inokulów używane są podłoża hodowlane będące zwykle mieszaniną piasku, torfu i wermikulitu

(minerał zbliżony do minerałów ilastych). Grzyby arbuskularne jako obligatoryjne symbionty namnażane są w pojemnikach wraz z roślinami tworzącymi mikoryzę (najczęściej jest to kukurydza) w warunkach laboratoryjnych lub szklarniowych. Po okresie wzrostu mikroorganizmów, który trwa minimum trzy miesiące, usuwa się części nadziemne roślin, a podłoże wraz z korzeniami kolonizowanymi przez grzyby, zarodnikami oraz strzępkami grzybów wykorzystuje się jako inokulum (ZUBEK 2009).

Przed podjęciem określonych zabiegów praktycznych związanych z zastosowaniem grzybów arbuskularnych w rewitalizacji terenów po usunięciu roślin inwazyjnych, konieczne jest przeprowadzenie badań dotyczących stopnia zmian jakie zaszły w składzie gatunkowym oraz dostępności propagul grzybów arbuskularnych w danym siedlisku na skutek jego kolonizacji przez rośliny inwazyjne. Istotne wydaje się także sprawdzenie, czy

rodzime gatunki roślin, które mają ponownie zasiedlić określony teren, są gatunkami mikoryzowymi i w jakim stopniu grzyby arbuskularne wpływają na ich witalność i wzrost. Istotny może być także dobór odpowiednich szczepów grzybów arbuskularnych wykorzystywanych do procesu rewitalizacji, jako że nie wszystkie gatunki, a nawet szczepy grzybów z gromady Glomeromycota pozytywnie i w jednakowym stopniu wpływają na wzrost roślin w określonych warunkach edaficznych. Biorąc jednak pod uwagę pozytywny wpływ grzybów arbuskularnych na rośliny, w przypadku tych gatunków rodzimych, które wykazują zależność od symbiozy mikoryzowej, wskazane byłoby zastosowanie grzybów arbuskularnych na terenie rewitalizowanym. Przy braku tych mikroorganizmów, zapewnienie roślinom zależnym od mikoryzy dostępności propagul odpowiednich gatunków czy też szczepów grzybów, wydaje się być istotne.

PODSUMOWANIE

Mimo że w skali globalnej inwazje obcych gatunków stanowią obecnie jedno z najbardziej poważnych zagrożeń dla różnorodności biologicznej, a także istotny problem ekonomiczny i zdrowotny, interdyscyplinarne badania mechanizmów inwazji oraz próby kompleksowych rozwiązań problemu ekspansji roślin podejmowane są dopiero od niedawna. Interakcje inwazyjnych gatunków roślin z mikroorganizmami glebowymi są badane obecnie głównie w Ameryce Północnej i Azji Wschodniej. W Europie i w Polsce przeprowadzono do tej pory nieliczne badania na ten temat. W Instytucie Botaniki

Uniwersytetu Jagiellońskiego od wielu lat realizowane są projekty naukowe dotyczące rozmieszczenia i ekologii gatunków inwazyjnych. Od 2011 r. badany jest także wpływ grzybów arbuskularnych na gatunki inwazyjne oraz ocena zmian różnorodności gatunkowej i liczebności tych mikroorganizmów glebowych jako skutek inwazji roślin. Być może przyczynią się one nie tylko do poszerzenia wiedzy na temat mechanizmów inwazji, ale będą miały również aspekt praktyczny w postaci opracowania metod rewitalizacji siedlisk po usunięciu gatunków obcych z zastosowaniem grzybów arbuskularnych.

CZY SYMBIOTYCZNE GRZYBY ARBUSKULARNE MOGĄ SPRZYJAĆ INWAZJI ROŚLIN ?

Streszczenie

Inwazje obcych gatunków roślin stanowią obecnie jedno z najbardziej poważnych zagrożeń dla różnorodności biologicznej, a także istotny problem ekonomiczny i zdrowotny. Jako że inwazje są wypadkową oddziaływania wielu czynników, badając ich mechanizmy, zwrócono uwagę na interakcje roślin inwazyjnych z symbiotycznymi grzybami arbuskularnymi (Glomeromycota). Rośliny inwazyjne mogą korzystać z obecności grzybów arbuskularnych poprzez (i) mniejsze nakłady na tworzenie systemu korzeniowego, (ii) większą dostępność fosforu, (iii) lepszy wzrost siewek, które zostają włączone w sieć mikoryzową w danym zbiorowisku, a także (iv) przez wzmożoną ochronę przed roślinożercami i pa-

togenami. Symbioza mikoryzowa to spektrum reakcji rośliny na obecność grzyba, które zależne jest od gatunku rośliny i szczepu grzyba oraz warunków fizyko-chemicznych gleby. Dlatego też rośliny inwazyjne nie zawsze czerpią korzyści z obecności partnera grzybowego. Grzyby arbuskularne mogą bowiem spowodować obniżenie witalności i wzrostu danego gatunku rośliny inwazyjnej, co związane jest z wysokimi kosztami utrzymania symbionta grzybowego. Podczas gdy grzyby arbuskularne mogą wpływać na inwazyjne gatunki roślin, również rośliny kolonizując dany obszar mogą mieć wpływ na funkcjonowanie grzybów arbuskularnych w tym siedlisku. Wynika to ze zróżnicowanej produkcji wydzielin korzeniowych

przez mikoryzowe i niemikoryzowe gatunki roślin inwazyjnych, przy czym stwierdzono zarówno pozytywny, jak i negatywny wpływ różnych roślin na różnorodność gatunkową grzybów arbuskularnych i liczebność propagul tych mikroorganizmów w glebie. Badanie interakcji roślin inwazyjnych z grzyba-

mi arbuskularnymi może przyczynić się nie tylko do poszerzenia wiedzy na temat ekologii tej grupy roślin, ale również do opracowania metod rewitalizacji siedlisk po usunięciu gatunków obcych z zastosowaniem grzybów arbuskularnych.

CAN ARBUSCULAR MYCORRHIZAL FUNGI FACILITATE PLANT INVASIONS ?

Summary

Plant invasions are thought to be one of the most important factors threatening biodiversity on a global scale and also a serious economical and health problem. They are an outcome of interplay between biotic and abiotic factors. Elucidation of all the factors that mediate invasions is therefore of paramount significance in formulating effective strategies for their management. Like most native plants, the performance of many invasive plants may depend upon associations with symbiotic soil microbes such as arbuscular mycorrhizal fungi (AMF; Glomeromycota). Some invasive plants have been reported to be mycorrhiza-dependent and drive mycorrhizal associations to their own benefit in the invaded ecosystem, while others have been shown less responsive to

AMF. While AMF have an impact on invasive plants, such plants may also in turn influence AMF community structure and functions in the invaded habitats. Some invasive species stimulate proliferation of AMF in soils due to root exudates that activate AMF. On the contrary, those the invasion of plants with low mycorrhizal dependency or that are non-mycorrhizal may lower AMF diversity and the abundance of propagules in soils, which may be detrimental to the performance of native mycorrhiza-dependent plants. The studies on AMF – invasive plant interactions not only broaden the knowledge of ecology of invasive plant species but may also contribute to conservation projects for habitat restoration after invasions through AMF-based soil management.

LITERATURA

- AKIYAMA K., MATSUZAKI K., HAYASHI H., 2005. *Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi*. Nature 435, 824–827.
- ALLSOPP N. P., HOLMES M., 2001. *The impact of alien plant invasion on mycorrhizas in mountain fynbos vegetation*. S. Af. J. Bot. 67, 150–156.
- BLANK R. R., YOUNG J. A., 2002. *Influence of the exotic invasive crucifer, Lepidium latifolium, on soil properties and elemental cycling*. Soil Sci. 167, 821–829.
- CALLAWAY R. M., CIPOLINI D., BARTO K., THELEN G. C., HALLETT S. G., 2008. *Novel weapons: invasive plant suppresses fungal mutualists in American but not in its native Europe*. Ecology 89, 1043–1055.
- CAREY E. V., MARLER M. J., CALLAWAY R. M., 2004. *Mycorrhizae transfer carbon from a native grass to an invasive weed: evidence from stable isotopes and physiology*. Plant Ecol. 172, 133–141.
- DAJDOK Z., PAWLACZYK P. (red.), 2009. *Inwazyjne gatunki roślin ekosystemów mokradłowych Polski*. Wyd. Klubu Przyr., Świebodzin.
- DICKSON S., 2004. *The Arum-Paris continuum of mycorrhizal symbioses*. New Phytol. 163, 187–200.
- FUMANAL B., PLENCHETTE C., CHAUVEL B., BRETAGNOLLE F., 2006. *Which role can arbuscular mycorrhizal fungi play in the facilitation of Ambrosia artemisiifolia L. invasion in France?* Mycorrhiza 17, 25–35.
- FUNATSU Y., NAKATSUBO T., YAMAGUCHI O., HORIKOSHI T., 2005. *Effects of arbuscular mycorrhizae on the establishment of the alien plant Oenothera lacinata (Onagraceae) on a Japanese coastal sand dune*. J. Coast. Res. 21, 1054–1061.
- GIOVANNETTI M., AVIO L., FORTUNA P., PELLEGRINO E., SBRANA C., STRANI P., 2006. *At the root of the wood wide web. Self recognition and nonself incompatibility in mycorrhizal networks*. Plant Signal. Behav. 1, 1–5.
- GOVERDE M., VAN DER HEIJDEN M. G. A., WIEMKEN A., SANDERS I. R., ERHARDT A., 2000. *Arbuscular mycorrhizal fungi influence life history traits of a lepidopteran herbivore*. Oecologia 125, 362–369.
- HONG-BANG N. L., WAN-XUE W., FANG-HAO L. B., 2007. *An invasive aster (Ageratina adenophora) invades and dominates forest understories in China: altered soil microbial communities facilitate the invader and inhibit natives*. Plant Soil 294, 73–85.
- KLIRONOMOS J. N., 2003. *Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi*. Ecology 84, 2292–2301.
- LAALDI M., LAALDI K., BESANCENOT J. P., THIBAUDON M., 2003. *Ragweed in France: an invasive plant and its allergenic pollen*. Ann. Allergy Asthma Immun. 91, 195–201.
- LIANG J., YONGJIAN G., MING X., JIAKUAN C., BO L., 2004. *The history of Solidago canadensis invasion and the development of its mycorrhizal associations in newly-reclaimed land*. Funct. Plant Biol. 31, 979–986.
- MARLER M. J., ZABINSKI C. A., CALLAWAY R. M., 1999. *Mycorrhizae indirectly enhance competitive effects of an invasive forb on a native bunchgrass*. Ecology 80, 1180–1186.
- MIREK Z. (red.), 2010. *Biological invasions in Poland*. Tom 1. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków.
- MITCHELL C. E., POWER A. G., 2003. *Release of invasive plants from fungal and viral pathogens*. Nature 421, 625–627.
- MUMMEY D. L., RILLIG M. C., 2006. *The invasive plant species Centaurea maculosa alters arbuscular mycorrhizal fungal communities in the field*. Plant Soil 288, 81–90.
- OEHL F., SIEVERDING E., PALENZUELA J., INEICHEN K., ALVES DA SILVA G., 2011. *Advances in Glomeromycota taxonomy and classification*. IMA Fungus 2, 191–199.

- OKARMA H., SOLARZ W., 2009. *Inwazje biologiczne – niedoceniany problem w ochronie przyrody*. Wszechświat 110, 14–20.
- PIMENTEL D. (red.), 2002. *Biological invasions: economic and environmental costs of alien plant, animal, and microbe species*. CRC, New York.
- 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*. Ecol. Lett. 6, 1046–1050.
- RICHARDSON D. M., ALLSOPP N., D'ANTONIO C. M., MILTON S. J., REJMANEK M., 2000. *Plant invasions – the role of mutualisms*. Biol. Rev. 75, 65–93.
- ROBERTS K. J., ANDERSON R. C., 2001. *Effect of garlic mustard [Alliaria petiolata (Beib. Cavara & Grande)] extracts on plants and arbuscular mycorrhizal (AM) fungi*. Am. Midl. Nat. 146, 146–152.
- SHAH M. A., RESHI Z., 2007. *Invasion by alien Anthemis cotula L. in a biodiversity hotspot: Release from native foes or relief from alien friends*. Curr. Sci. 92, 21–22.
- SHAH M. A., RESHI Z., KHASA D., 2009. *Arbuscular Mycorrhizas: Drivers or Passengers of Alien Plant Invasion*. Bot. Rev. 75, 397–417.
- SMITH S. E., READ D. J., 2008. *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press, London.
- SOLARZ W., 2007. *Inwazje biologiczne jako zagrożenie dla przyrody*. Postępy w Ochronie Roślin 47, 128–133.
- STINSON K. A., CAMPBELL S. A., POWELL J. R., WOLFE B. E., CALLAWAY R. M., THELEN G. C., HALLETT S. G., PRATI D., KLIRONOMOS J. N., 2006. *Invasive plant suppresses the growth of native tree seedlings by disrupting belowground mutualisms*. PLoS Biol. 4, c140.
- ŠTAJEROVÁ K., ŠMILAUEROVÁ M., ŠMILAUER P., 2009. *Arbuscular mycorrhizal symbiosis of herbaceous invasive neophytes in the Czech Republic*. Preslia 81, 341–355.
- TOKARSKA-GUZIŁ B., 2005. *The establishment and spread of alien plant species (kenophytes) in the flora of Poland*. Wyd. Uniw. Śl., Katowice.
- TOKARSKA-GUZIŁ B., DAJDOK Z., ZAJĄC M., URBISZ A., DANIELEWICZ W., 2011. *Identyfikacja i kategoryzacja roślin obcego pochodzenia jako podstawa działań praktycznych*. [W:] *Synantropizacja w dobie zmian różnorodności biologicznej*. KĄCIK Z., STEFAŃSKA-KRZĄCZEK E. (red.). Acta Bot. Siles. 6, 23–53.
- VAN DER HEIJDEN M. G. A., 2004. *Arbuscular mycorrhizal fungi as support systems for seedling establishment in grassland*. Ecol. Lett. 7, 293–303.
- WALLING S. Z., ZABINSKI C. A., 2006. *Defoliation effects on arbuscular mycorrhizae and plant growth of two native bunch grasses and an invasive forb*. Appl. Soil Ecol. 32, 111–117.
- WANG B., QIU Y. L., 2006. *Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants*. Mycorrhiza 16, 299–363.
- WOLFE B. E., KLIRONOMOS J. N., 2005. *Breaking new ground: soil communities and exotic plant invasion*. Bioscience 55, 477–487.
- ZABINSKI C. A., QUINN L., CALLAWAY R. M., 2002. *Phosphorus uptake, not carbon transfer, explains arbuscular mycorrhizal enhancement of Centaurea maculosa in the presence of native grassland species*. Funct. Ecol. 16, 758–765.
- ZHANG Q., YANG R., TANG J., YANG H., HU S., CHEN X., 2010. *Positive feedback between mycorrhizal fungi and plants influences plant invasion success and resistance to invasion*. PLoS ONE 5, e12380, www.plosone.org.
- ZUBEK S., 2009. *Charakterystyka grzybów arbuskularnych i ich praktyczne zastosowanie w uprawach roślin leczniczych*. Rośliny Lecznicze w Polsce i na Świecie 1-2, 33–43.