

A talaj arbuszkuláris mikorrhiza gomba közösségének szerepe a növényi invázióban

Endresz Gábor^{1*} és Kalapos Tibor¹

¹*ELTE TTK, Biológiai Intézet,
Növényrendszertani, Ökológiai és Elméleti Biológiai Tanszék,
1117 Budapest, Pázmány P. sétány 1/C.*

**Jelenlegi cím: Szent László Gimnázium,
1102 Budapest, Kőrösi-Csoma Sándor út 28-34.
e-mail: endreszgabor@gmail.com*

Összefoglaló: A szárazföldi növények mintegy 90%-a mikorrhiza kapcsolatban él valamilyen gombával. Leggyakoribb az arbuszkuláris mikorrhiza (AM), ami mindkét résztvevőre kevésbé fajspecifikus és a gombapartnerek között sok a kozmopolita. Ezért sokáig úgy tartották, hogy az AM nem játszik számottevő szerepet a növényi invázióban. Az utóbbi két évtized kutatásai megmutatták, hogy az AM elősegítheti vagy épp ellenkezőleg, gátolhatja a növényi inváziót. Az inváziós növények általában kevésbé mikorrhizára utaltak, mint az őshonos fajok, mivel vagy nem mikorrhizáltak, vagy ha azok, akkor széles elterjedésű, generalista AM gombafajokkal alakítanak ki kapcsolatot. Képesek a helyi AM közösséghez úgy kapcsolódni, hogy eredményeképp kompetíciós erélyük növekszik (pl. asszimilátumokat vonnak el más növényektől a közös gombafonal hálózaton keresztül). Többféle mechanizmus (pl. allelopátia, tápelem felhalmozás, eltérő növényi vagy AM gomba fenológia, gyors növekedés, magas egyedszám) útján átalakíthatják a talaj mikorrhiza közösségét úgy, hogy az jobban támogatja az inváziós fajt, mint a honos növényeket. Sok esetben az élőhely eredeti AM közössége fontos eleme a honos növényközösség invázióval szembeni ellenállásának. Ezért az inváziós fajok elleni védekezés, illetve az általuk előzönlött területek helyreállítása megkövetelheti a beavatkozást a talaj AM közösségébe is (pl. spóráltással, talajterítéssel). Ehhez az özöngyom AM kapcsolatának és a talaj mikrobiális közösségének alapos ismerete szükséges.

Kulcsszavak: allelopátia, endomikorrhiza, inváziós növények, közösségi ökológia, szemle

Bevezetés

Napjaink egyik legégetőbb természetvédelmi problémája az új élőhelyre behurcolt idegenhonos növények tömeges elszaporodása (inváziója), és ennek nyomán a helyi biológiai sokféleség csökkenése, ill. az ökoszisztéma működések és szolgáltatások módosulása (Mihály & Botta-Dukát 2004, Millennium Ecosystem Assessment 2005). Az özöngyomok elszaporodása ma már komoly gazdasági veszteségeket

és közegészségügyi problémákat is okoz (Török *et al.* 2003, Pimentel *et al.* 2005). Nem csoda, hogy a növényi inváziókkal foglalkozó kutatások és szakirodalom az utóbbi két évtizedben ugrásszerűen bővült (Botta-Dukát 2004). Számos, részben átfedő elmélet látott napvilágot annak magyarázatára, hogy milyen mechanizmusnak tulajdonítható az idegen faj sikeressége új élőhelyén (jó összefoglalását lásd pl. Hierro *et al.* 2005, Mitchell *et al.* 2006, Richardson & Pyšek 2006 munkáiban). Ilyenek az ellenségtől mentesülés (Keane & Crawley 2002), közösségre nézve új fegyverek birtoklása (Callaway & Ridenour 2004, Callaway *et al.* 2008), fokozott kompetíciós erély gyors evolúciója (Blossey & Nötzold 1995, Bossdorf *et al.* 2005), ingadozó forrás hozzáférhetőség az élőhelyen (Davis *et al.* 2000), üres ökológiai niche betöltése (Moles *et al.* 2008), vagy a helyi közösség invázió okozta összeomlásával csökkent ellenállás a behatolóval szemben (Simberloff & Von Holle 1999). Újabban a kutatók figyelme a talaj élővilágának, főleg a mikrobiótának, a növényi invázióban játszott lehetséges közvetítő szerepére irányul (Klironomos 2002, Fitter 2005, Reinhart & Callaway 2006). Az arbuskuláris mikorrhiza (AM) gombák ebben a tekintetben kiemelten fontosak lehetnek széles elterjedésük és az életközösségekben és ökoszisztémákban betöltött kulcsfontosságú szerepük miatt (Brundrett 1991, Rillig 2004).

Az AM gomba kapcsolat ősi és általánosan elterjedt a szárazföldi növények körében, csupán néhány rokonsági körben (pl. Brassicaceae, Caryophyllaceae, Cyperaceae) ritka (Wang & Qiu 2006). A szimbiózis révén javul a növény ásványi tápanyag- és vízellátása, ezáltal kompetíciós erélye és stressztűrő képessége, gyökere pedig védelmet élvez egyes kártevőkkel szemben (Newsham *et al.* 1995, Takács & Vörös 2003). Cserébe az AM partner a növény szénasszimilátumainak jelentős részét, akár 20%-át is elvonhatja (Smith & Read 2008). Mivel az obligát biotróf AM gombapartner esetében az eddig leírt kb. 230 faj (Schüßler & Walker 2010) képez szimbiota kapcsolatot a szárazföldi növények közel 90 %-ával, ez az együttélés szükségképpen nem fajspecifikus, bár az együttműködés hatékonysága eltérő lehet különböző AM gomba partnerekkel (van der Heijden *et al.* 1998). A növény részéről az AM kapcsolat lehet kizárólagos és fakultatív. A növényfajok mikorrhiza-függőségét általában úgy definiálják, hogy mekkora különbség mérhető mikorrhiza nélküli és mikorrhizas kezelések között a növények növekedésében (Klironomos 2003), bár Janos (2007) szerint ez inkább a növényi válaszkészséget mutatja meg, a függőséget pedig azzal a legalacsonyabb foszforkoncentrációval jellemzi, amelyen a növény még képes mikorrhiza nélkül is nőni. A különböző növényfajok mikorrhiza hatására bekövetkező növekedési válaszaiban nagy eltérések

lehetnek (Pringle *et al.* 2009), ezt ráadásul befolyásolhatja a talaj foszforellátása is. A növények általában foszforlimitált környezetben adnak pozitív növekedési választ mikorrhiza jelenlétére (Smith & Smith 2011). A növény- és gombataxonótól, illetve környezeti feltételektől függően mutualizmus helyett gazda-parazita kapcsolat is kialakulhat (Klironomos 2003). A növény előnyben részesítheti a vele leghatékonyabban együttműködő mikorrhiza fajt és ezzel nagyban befolyásolhatja a talaj AM gomba közösségének összetételét (Bever *et al.* 2008, Zhang *et al.* 2010).

Szemlénkben azoknak a kutatásoknak az eredményeit foglaljuk össze, amik a növényi inváziók és a talaj AM gomba közösségének kapcsolatát elemezték.

A hazánkban előforduló fajoknál Simon (2000) nevezéktanát használtuk. A szövegben említett növényfajok listáját – teljes nevezéktani információval – az 1. függelék az Online Függelékben [OF] tartalmazza.

Kevésbé mikorrhizára utaltak-e az inváziós növények?

Bár átfogó adatokkal még nem rendelkezünk az inváziós növényfajok AM kapcsolatáról, mégis valószínűsíthető, hogy sikeresebb a növény inváziója, ha nincs specifikus AM partnerre utalva (Pringle *et al.* 2009). Az új élőhelyre jutásnál feltehető, hogy a kizárólagos AM szimbionta a gazdanövényvel együtt utazzon. Ennek általában kicsi az esélye (pl. maggal terjedéskor), bár idegenhonos fajok cseréje (pl. kertészeti célból) történhet földlabdával, így akár a kizárólagos AM gomba asszociált fajok is özöngyomokká válhatnak (Richardson *et al.* 2000). Fakultatív szimbiózis esetén az új élőhely idegen AM fajkészletével nehezebb az új gombakapcsolat létesítése vagy az új gombapartnerrel kevésbé hatékony az együttműködés. Például a fehér akác (*Robinia pseudo-acacia*) AM gomba szimbiózisából adódó előny a növény eredeti élőhelyén magasabb volt, mint akár a honos amerikai kontinensen új élőhelyekre terjedő vagy az európai inváziós állományokban (Callaway *et al.* 2011). Az AM gombapartner költsége – a növénytől elvont asszimilátumok mennyisége – magas lehet (Douds *et al.* 1988), így egy nem-mikorrhizás idegen faj mentesülve ez alól asszimilátumainak nagyobb hányadát fordíthatja növekedésre és kompetíciós erélyének fokozására, ami előnyt jelenthet olyan környezetben, ahol az őshonos fajok többsége mikorrhizás. A vizsgálatok egy része megerősíti ezt az elképzelést: kisebb gyakorisággal észleltek AM kolonizációt egyes inváziós növényfajoknál, mint a nem inváziós őshonos növényeknél (Vogelsang *et al.* 2004, Pringle *et al.* 2009). Hazai pusztagyepekben az inváziós *Cynodon dactylon* és a tömegesen terjedő honos *Calamagrostis epigeios* kisebb mértékű AM kolonizá-

ciót mutatott, mint az ugyanott őshonos *Festuca vaginata* és *Stipa borysthena* fűfajok (Endresz & Kalapos 2006). Sőt, a közönséges orbáncfű (*Hypericum perforatum*) esetében kimutatták, hogy a faj észak-amerikai inváziós populációinál a növény AM függősége mérsékeltebb, mint az őshonos európai élőhelyeken. Ez a behurcolást követő gyors mikroevolúciós változásokkal magyarázható (Seifert *et al.* 2009). Olyan élőhelyeken, ahol a talaj AM gomba közössége eleve szegényes (pl. a szukcesszió korai szakaszában vagy szántókon a gyakori bolygatás nyomán) a sikeres inváziós növények sokszor a nem mikorrhizás rokonsági körökből (pl. Brassicaceae, Amaranthaceae) kerülnek ki (Reeves *et al.* 1979, Goodwin 1992, Richardson *et al.* 2000).

Ugyanakkor ellenkező eredmények is ismertek, amikor az inváziós növény jelentős, akár a helyben honos fajokét meghaladó mértékű AM kolonizáltságot mutatott új élőhelyén. Például, az észak-amerikai prérít előzőnlő európai *Centaurea maculosa* jóval nagyobb mértékben volt AM gomba kolonizált, mint a préri honos fajai (Marler *et al.* 1999). Greipsson & DiTommaso (2006) gazdagabb AM gomba közösséget figyelt meg a talajban három, fás szárú erdei inváziós faj által borított területen, mint az ezektől mentes szomszédos erdőben. Nagy-Britanniában a behurcolt növényfajok elsősorban az erősen mikorrhizált családokba tartoznak (Fitter 2005). A nálunk is veszélyes özöngyom ürömlévelű parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia*) intenzív AM kapcsolattal rendelkezik új élőhelyein (Fumanal *et al.* 2006). A himalájai Kasmíri-völgy 63 inváziós vagy idegenhonos növényfajának 93%-a rendelkezett AM gomba szimbiontával, és a mikorrhizáltság mértéke a legtöbbször magas volt (Shah *et al.* 2009). Hazai homokpusztagyepék növényei között egyes inváziós fajok (*Ailanthus altissima*, *Asclepias syriaca*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Conyza canadensis*) jelentős fokú mikorrhizáltságot mutattak, míg más özöngyomok ugyanitt nem (*Cenchrus incertus*, *Senecio vernalis*) vagy csak kevésbé (*Tragus racemosus*) voltak mikorrhizáltak (Kovács & Szigetvári 2002). Alföldi vegyes lombú erdőben az inváziós *Robinia pseudo-acacia*-nál is jelentős AM gomba kapcsolatot mutattak ki (Kovács & Bagi 2001). A legújabb kutatások szerint az AM gombafajok egy része igen széles földrajzi elterjedéssel bír, és az idegenhonos behurcolt növények – közöttük inváziós fajok is – sokszor ezekkel a generalista mikorrhiza partnerekkel társulnak új hazájukban (Moora *et al.* 2011). Egy üvegházi monokultúras kísérletben generalista AM gombával beoltás fokozta a növény növekedését az inváziós *Sapium sebiferum*-nál, míg nem volt hatása vagy lassította a növekedést öt őshonos fafajnál Észak-Amerika délkeleti részén (Nijjer *et al.* 2004).

Mindezek tükrében megállapítható, hogy az inváziós növények kevésbé ráutaltak az AM szimbiózisra, de nem feltétlenül kevésbé mikorrhizáltak, mint a nem inváziós fajok. Ennek oka, hogy AM szimbiózisuk fakultatív és/vagy nem specifikus, széles elterjedésű, generalista AM gomba partnerekkel valósul meg. Kovács (2008) a magyarországi növényfajok mikorrhizáltságának áttekintésekor arra a következtetésre jutott, hogy az inváziós fajok amennyiben mikorrhiza képzők, úgy leginkább kevésbé specifikus AM gombákkal kapcsolatosak. Éppen ez az opportunista vonás jelenthet előnyt az invázióban: attól függően, hogy a konkrét kolonizált életközösségben milyenek a feltételek, az özöngyom hasznosítja vagy nem él az AM gomba kapcsolattal.

Fokozhatják-e a mikorrhiza gombák az inváziós faj kompetíciós erélyét?

Egyes inváziós fajok a talaj közös, számos növényt összekapcsoló AM gomba hálózatához csatlakozhatnak gyökerükkel és ezen keresztül szénasszimilátumokat vonhatnak el más fajoktól. Észak-Amerikában Carey *et al.* (2004) szénvegyület transzlokációt mutatott ki az őshonos *Festuca idahoensis* egyedeitől az özöngyom *Centaurea maculosa* gyökerébe a közös AM gomba hálózaton keresztül. Érdekes módon ugyanennek az özöngyomnak az inváziójában nem játszott szerepet a talaj AM gomba közössége az észak-amerikai Nagy Tavak vidékén korai szukcessziós homokdűnéken (Emery & Rudgers 2012). Ugyancsak a talaj közös AM gomba hálózatát használhatják egyes növények allelopatikus anyagaik terjesztésére. Egy kísérletes vizsgálatban a *Tagetes tenuifolia* gyökerei termelte allelopatikumok nagyobb távolságra és magasabb koncentrációban jutottak el a talaj közös AM gomba hálózatán keresztül, mint pusztán diffúzióval a talajban (Barto *et al.* 2011). Callaway *et al.* (2003) növényházas kísérleteiben azt találta, hogy az Észak-Amerikában inváziós *Centaurea melitensis* kompetíciós képességét erősen mérsékelte az őshonos *Nassella pulchra*-val szemben, ha fungiciddel kezelték a talajt, ami jelentősen lecsökkentette a gyökerek mikorrhizáltságát. Ez alátámasztotta azt a feltételezést, hogy az AM az idegenhonos faj kompetíciós erélyét fokozta és ezzel terjedését segítette. Ellenkezőjére is van példa, amikor az AM a honos faj kompetíciós erélyét emelte az inváziós fajéval szemben. Az USA délkeleti részén honos *Prunus caroliniana* gyengébb növekedést és magasabb mortalitást mutatott az inváziós *Ardisia crenata*-val kompetícióban amikor a talaj AM közösségét fungicid kezeléssel elpusztították, mint amikor az AM közösséget épen hagyták (Bray *et al.* 2003).

Hogyan befolyásolhatják az özönnövények a talaj arbuszkuláris mikorrhiza gomba közösségét?

A kutatások arra utalnak, hogy az idegenhonos növényfaj – közvetlen vagy közvetett úton – átalakíthatja az új élőhelyen a talaj eredeti mikrobiális közösségét, ebben az AM gombaközösséget is (Kourtev *et al.* 2002, Batten *et al.* 2006, Greippson & DiTommaso 2006). Többféle mechanizmusa lehet ennek. Az idegen faj által kiválasztott szerves vegyületek (allelopatikumok) közvetlenül gátolhatják a helyi AM gombaközösséget, ami így fokozatosan elszegényedik. Ezt találták az Európában honos hagymaszagú kányaszombor (*Alliaria petiolata*) észak-amerikai inváziós állományainál (Stinson *et al.* 2006, Hale *et al.* 2011). A Kínában is özöngyom kanadai aranyvessző (*Solidago canadensis*) tarackjának vizes kivonatával öntözve három honos növényfajt gyökerük AM gomba kolonizáltságának jelentős csökkenését figyelték meg (Zhang *et al.* 2007). Egy másik mechanizmus, hogy az özönnövény a talaj fizikai vagy kémiai tulajdonságait módosítja úgy, hogy az az eredeti AM gomba közösség számára már kevésbé alkalmas környezetet teremt. Arizona folyó menti puhafaligeteiben a honos *Populus fremontii* dominálta erdőállományokat előzőnlő eurázsiai nem mikorrhizás tamariska (*Tamarix* sp.) jelentősen emelte a talaj sókoncentrációját, ami hátrányos az AM gombákra (Meinhardt & Gehring 2012). Számos özönnövény térhódításával a talaj szén- és felvehető növényi tápanyagkészlete – főleg nitrogén- és foszforkészlete – jelentősen emelkedik (Kourtev *et al.* 2002). Általánosan megfigyelt, hogy a növény AM gombával kialakított szimbióta kapcsolata mérséklődik tápanyagban gazdag talajon (Brundrett 1991). Afrikában a Száhel övezet *Amaranthus viridis* özöngyommal fertőzött területein kétszeresére nőtt a talaj szén-, nitrogén- és foszforkészlete, és ezzel párhuzamosan markánsan elszegényedett az AM gomba közösség és jelentősen visszaesett a honos *Acacia* fajok mikorrhizáltsága is (Sanon *et al.* 2012).

Közvetett módon az özönfaj pusztán tömegességénél fogva alakíthatja át a talaj AM gomba közösségét: nem-mikorrhizás lévén vagy más AM gombákkal kapcsolatot fenntartva az eredeti AM gomba közösség fokozatosan visszaszorul (Hawkes *et al.* 2006, Niu *et al.* 2007, van der Putten *et al.* 2007, Vogelsang & Bever 2009, Zhang *et al.* 2010). Például, az észak-amerikai özöngyom *Centaurea maculosa* által előzőnlött területeken a talaj AM közösség diverzitása jelentősen csökkent (Mummey & Rillig 2006), jóval gyakoribbá váltak a *C. maculosa*-val kapcsolt AM gombák, mint a honos fajokkal asszociáltak, és a honos fajok gyökerét is azok kolonizálták (Mummey *et al.* 2005). Az eurázsiai inváziós fű *Bothriochloa bladhii*

hatására csökkent a gyökér AM gomba kolonizáltsága és a növény fitomassza termelése az *Andropogon gerardii* és *Schizachyrium scoparium* préri füveknél (Wilson *et al.* 2012). Kiskunsági homokpusztán az őshonos magyar csenkesz (*Festuca vaginata*) és homoki árvalányhaj (*Stipa borysthena*) gyökerének AM gomba kolonizáltsága jelentősen mérsékeltebb volt az özöngyom csillagpázsittal (*Cynodon dactylon*) vagy siskanádtippannal (*Calamagrostis epigeios*) fertőzött állományban, mint a honos fajokból álló természetközeli gyepeben (Endresz *et al.* 2013). A különböző AM gomba fajok gyökér kolonizációs évszakos ritmusa (fenológija) is eltérhet (Merryweather & Fitter 1998, Sánchez-Castro *et al.* 2012). Így ha az inváziós növény az eredeti AM gomba közösségtől különböző fenológiájú mikorrhizával asszociált, a honos AM gomba közösség diverzitása csökkenhet. Hasonlóan, magának az inváziós növényfajnak a honosakétól eltérő fenológiája is előidézhethet változásokat a talaj mikrobiális közösségében. Például, Észak-Amerika egyik legsúlyosabb károkat okozó özönnövénye, a fedél rozsnok (*Bromus tectorum*) ősszel csírázva és magoncként áttelelve gyökérnövekedésével és így saját AM gomba kapcsolatának kiépítésével hónapokkal megelőzi a tavasszal csírázó honos fajokat. Így egyfajta területfoglalásos előnyre tesz szert az AM mikorrhiza gomba közösség tekintetében is (Hawkes *et al.* 2006, Busby *et al.* 2012b). Ugyanennek a mechanizmusnak a szerepét látja Wilson *et al.* (2012) az előbb említett inváziós *Bothriochloa bladhii* sikerében.

Az AM gomba és a növény közötti szimbiózisról régóta ismert, hogy minél intenzívebb a gazdanövény anyagcseréje és növekedése, annál fokozottabb a gombapartner növekedése is, hiszen jelentősebb mennyiségű szénhidráthoz juthat az a növénytől (Brundrett 1991). Az inváziós növényekre általában gyors növekedés és élénk anyagcsere jellemző (Pyšek & Richardson 2007), így ennél a sajátságuknál fogva is nagyobb mértékű saját AM gombaközösséget tarthatnak fenn, mint a helyben élő honos fajok. Számos vizsgálat azt mutatta ki, hogy a talaj eredeti AM gomba közösségének jelentős a szerepe az idegenhonos növényfaj inváziójával szembeni ellenállásban (Vogelsang *et al.* 2004, Vogelsang & Bever 2009). Mikrokozmosz kísérletben a néhány fajból álló kis mesterséges közösségek ellenállása a *Bidens pilosa* özöngyommal szemben a talaj AM gombaközösségének fajösszetételétől függött (Stampe & Daehler 2003). Ugyancsak kísérletes vizsgálatban az európai származású özöngyom hagymaszagú kányaszombor (*Alliaria petiolata*) allelopátiás gátló hatása a honos *Impatiens pallida*-ra mérsékeltebb volt, amikor a honos fajt AM gomba partnerével együtt nevelték, mint amikor anélkül (Barto *et al.* 2010).

Természetvédelmi vonatkozások

Látható, hogy a növényi invázió során a talaj AM gomba közösségében beálló változások nagyon sokfélék lehetnek. Mint a biológiai invázió sok más vonatkozásában, itt sincs egyetlen általános mechanizmus, hanem a folyamatban résztvevő növény- és gombaközösség, az élőhely sajátossága és további tényezők határozzák meg egy-egy konkrét esetben az interakció jellegét és hatását a közösség szerkezetére és az ökoszisztéma működésére. Az viszont megállapítható, hogy az özönnövény térhódításával megváltozik a talaj AM gomba közössége is, sokszor az inváziós faj előnyére az eredeti közösséggel szemben. Ezek a módosulások a talaj mikrobiótájában maradandók: az özönnövény esetleges sikeres eltávolítását követően egyfajta emlékképként megőrződnek és nehezítik az eredeti növénytakaró regenerációját. A kutatások szerint egy életközösség invázióval szembeni ellenállását támogatja, ha talajának saját AM közössége jól fejlett és működése zavartalan. Az inváziós növények viszont megbontják, átalakítják ezt a mikrobiális közösséget, jelentősen nehezítve így az eredeti életközösség fennmaradását vagy regenerációját. Ezért minden olyan természetvédelmi beavatkozás, ami a honos AM gomba közösséget támogatja, egyben az életközösség inváziós fajokkal szembeni védelmét is segíti. Nagy-Britanniában rövidre nyírt sportgyepekben a domináns évelő *Agrostis stolonifera* fűfajt kiszorító egyéves *Poa annua* invázióját eredményesen mérsékeltek a gyepek eredeti AM gomba közösségének megerősítésével (Gange *et al.* 1999). A talaj AM gomba közösségének átalakulása az inváziós növény térhódításával lassan, fokozatosan megy végbe. Ezért annál nagyobb sikerrel menthető meg az eredeti mikrobióta, minél hamarabb történik a megőrzésére irányuló beavatkozás (Busby *et al.* 2012a). Az életközösség helyreállításához az özönnövény eltávolításán túl a mikrobiális közösség is restaurálandó. Ez történhet AM gomba szaporító képletekkel beoltással (inokuláció, pl. Gange *et al.* 1999), a helyreállítani kívánt közösségből származó feltalaj szétterítésével (Reeves *et al.* 1979, Vogelsang *et al.* 2004, Greipsson & DiTommaso 2006) vagy a talaj fizikai és kémiai tulajdonságainak az AM közösséget támogató módosításával. A növénytakarót és a talajt érő bolygatások rendszerint az AM gomba közösség elszegényedését is eredményezik (pl. Reeves *et al.* 1979). Ezért nemcsak a növényi invázió, hanem más eredetű leromlás esetén is eredményesen alkalmazható a talaj mikrobióta mesterséges megerősítése az életközösségek restaurációjában.

Irodalomjegyzék

- Barto, K., Friese, C. & Cipollini, D. (2010): Arbuscular mycorrhizal fungi protect a native plant from allelopathic effects of an invader. – *Journal of Chemical Ecology* **36**: 351–360.
- Barto, E. K., Hilker, M., Müller, F., Mohney, B. K., Weidenhamer, J. D. & Rillig, M. (2011): The fungal fast lane: common mycorrhizal networks extend bioactive zones of allelochemicals in soils. – *PLoS ONE* **6**e27195.
- Batten, K. M., Scow, K. M., Davies, K. F. & Harrison, S. P. (2006): Two invasive plants alter soil microbial community composition in serpentine grasslands. – *Biological Invasions* **8**: 217–230.
- Bever, J. D., Richardson, S. C., Lawrence, B. M., Holmes, J. & Watson, M. (2008): Preferential allocation to beneficial symbiont with spatial structure maintains mycorrhizal mutualism. – *Ecology Letters* **12**: 13–21.
- Blossey, B. & Nötzold, R. (1995): Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. – *Journal of Ecology* **83**: 887–889.
- Bossdorf, O., Auge, H., Lafuma, L., Rogers, W. E., Siemann, E. & Prati, D. (2005): Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations. – *Oecologia* **144**: 1–11.
- Botta-Dukát, Z. 2004: A növényi invázióval kapcsolatos hazai és nemzetközi aktivitás. – In: Mihály B. & Botta-Dukát Z. (szerk.): *Biológiai inváziók Magyarországon. Özönnövények*. A KvVM Természetvédelmi Hivatalának tanulmánykötetei 9. Természetbúvár Alapítvány Kiadó, Budapest. pp. 17–33.
- Bray, S. R., Kitajima, K. & Sylvia, D. M. (2003): Mycorrhizae differentially alter growth, physiology, and competitive ability of an invasive shrub. – *Ecological Applications* **13**: 565–574.
- Brundrett, M. (1991): Mycorrhizas in natural ecosystems. – *Advances in Ecological Research* **21**: 171–313.
- Busby, R. R., Paschke, M. W., Stromberger, M. E. & Gebhart, G. L. (2012a): Seasonal variation in arbuscular mycorrhizal fungi root colonization of cheatgrass (*Bromus tectorum*), an invasive winter annual. – *Journal of Ecosystem and Ecography* **S8**: 001.
- Busby, R. R., Stromberger, M. E., Rodriguez, G., Gebhart, D. L. & Paschke, M. W. (2012b): Arbuscular mycorrhizal fungal community differs between a coexisting native shrub and introduced annual grass. – *Mycorrhiza* **23**: 129–141.
- Callaway, R. M., Bedmar, E. J., Reinhart, K. O., Silvan, C. G. & Klironomos, J. N. (2011): Effects of soil biota from different ranges on Robinia invasion: acquiring mutualists and escaping pathogens. – *Ecology* **92**: 1027–1035.
- Callaway, R. M., Cippolini, D., Barto, K., Thelen, G. C., Hallett, S. G., Prati, D., Stinson, K. & Klironomos, J. N. (2008): Novel weapons: invasive plant suppresses fungal mutualists in America but not in its native Europe. – *Ecology* **89**: 1043–1055.
- Callaway, R. M., Mahall, B. E., Wicks, C., Pankey, J. & Zabinski, C. (2003): Soil fungi and the effects of an invasive forb on grasses: neighbor identity matters. – *Ecology* **84**: 129–135.
- Callaway, R. M. & Ridenour, W. (2004): Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. – *Frontiers in Ecology and Environment* **2**: 436–443.
- Carey, J. R., 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 Ecology* **172**: 133–141.

- Davis, M. A., Grime, J. P. & Thompson, K. (2000): Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. – *Journal of Ecology* **88**: 528–534.
- Douds Jr, D. D., Johnson, C. R. & Koch, K. E. (1988): Carbon cost of the fungal symbiont relative to net leaf P accumulation in a split-root VA mycorrhizal symbiosis. – *Plant Physiology* **86**: 491–496.
- Emery, S. M. & Rudgers, J. A. (2012): Impact of competition and mycorrhizal fungi on growth of *Centaurea stoebe*, an invasive plant of sand dunes. – *American Midland Naturalist* **167**: 213–222.
- Endresz G. & Kalapos T. (2006): Inváziós és nem inváziós fűvek mikorrhizáltsága. – In: Mihalik E. (szerk): *XII. Magyar Növényanatómiai Szimpózium Sárkány Sándor emlékére*. 2006. június 22-23. JATEPress, Szeged. pp. 184–188.
- Endresz, G., Somodi, I. & Kalapos, T. (2013): Arbuscular mycorrhizal colonisation of roots of grass species differing in invasiveness. *Community Ecology* **14**: 67–76.
- Fitter, A. H. (2005): Darkness visible: reflections on underground ecology. – *Journal of Ecology* **93**: 231–243.
- 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.
- Gange, A. C., Lindsay, D. E. & Ellis, L. S. (1999): Can arbuscular mycorrhizal fungi be used to control the undesirable grass *Poa annua* on golf courses? – *Journal of Applied Ecology* **36**: 909–919.
- Goodwin, J. (1992): The role of mycorrhizal fungi in competitive interactions among native bunchgrasses and alien weeds: A review and synthesis. – *Northwest Science* **66**: 251–260.
- Greipsson, S. & DiTommaso, A. (2006): Invasive non-native plants alter the occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi and benefit from this association. – *Ecological Restoration* **24**: 236–241.
- Hale, A., Tonsor, S. J. & Kalisz, S. (2011): Testing the mutualism disruption hypothesis: physiological mechanisms for invasion of intact perennial plant communities. – *Ecosphere* **2**: 110.
- Hawkes, C. W., Belnap, J., D'Antonio, C. & Firestone, M. K. (2006): Arbuscular mycorrhizal assemblages in native plant roots change in the presence of invasive exotic grasses. – *Plant and Soil* **281**: 369–380.
- Hierro, J. L., Maron, J. L. & Callaway, R. M. (2005): A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. – *Journal of Ecology* **93**: 5–15.
- Janos, D. P. (2007): Plant responsiveness to mycorrhizas differs from dependence upon mycorrhizas. *Mycorrhiza* **17**: 75–91.
- Keane, R. M. & Crawley, M. J. (2002): Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. – *Trends in Ecology and Evolution* **17**: 164–170.
- Klironomos, J. N. (2002): Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. – *Nature* **417**: 67–70.
- Klironomos, J. N. (2003): Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. – *Ecology* **84**: 2292–2301.
- Kourtev, P. S., Ehrenfeld, J. G. & Häggblom, M. (2002): Exotic plant species alter the microbial community structure and function in the soil. – *Ecology* **83**: 3152–3166.
- Kovács, M. G. (2008): Magyarországi növények mikorrhizáltsági vizsgálatának összefoglalása. Mit mondhatnak ezek az adatok? – *Kitaibelia* **13**: 62–73.

- Kovács, M. G. & Bagi, I. (2001): Mycorrhizal status of plants in a mixed deciduous forest from the Great Hungarian Plain with special emphasis on the potential mycorrhizal partners of *Terfezia terfezioides* (Matt.) Trappe (Pezizales). – *Phyton*: 161–168.
- Kovács, M. G. & Szigetvári, Cs. (2002): Mycorrhizae and other root-associated fungal structures of the plants of a sandy grassland on the Great Hungarian Plain. – *Phyton* **42**: 211–223.
- 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.
- Meinhardt, K. A. & Gehring, C. A. (2012): Disrupting mycorrhizal mutualisms: a potential mechanism by which exotic tamarisk outcompetes native cottonwoods. – *Ecological Applications* **22**: 532–549.
- Merryweather, J. & Fitter, A. H. (1998): The arbuscular mycorrhizal fungi of *Hyacinthoides non-scripta* II. Seasonal and spatial patterns of fungal populations. – *New Phytologist* **138**: 131–142.
- Mihály, B. & Botta-Dukát, Z. (2004): *Biológiai Inváziók Magyarországon. Özönnövények*. KvVM Természetvédelmi Hivatalának tanulmánykötetei 9. 426 p.
- Millennium Ecosystem Assessment. (2005): *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Island Press, Washington, DC.
- Mitchell, C., Agrawal, A. A., Bever, J. D., Gilbert, G. S., Hufbauer, R. A., Klironomos, J. N., Maron, J. L., Morris, W. F., Parker, I. M., Power, A. G., Seabloom, E. W., Torchin, M. E. & Vázquez, D. P. (2006): Biotic interactions and plant invasions. – *Ecology Letters* **9**: 726–740.
- Moles, A., Gruber, M. & Bonser, S. (2008): A new framework for predicting invasive plant species. – *Journal of Ecology* **96**: 13–17.
- Moora, M., Berger, S., Davison, J., Öpik, M., Bommarco, R., Bruelheide, H., Kühn, I., Kunin, W. E., Metsis, M., Rortais, A., Vanatoa, A., Vanatoa, E., Stout, J. C., Truusa, M., Westphal, C., Zobel, M. & Walther, G. R. (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.
- Mummy, D. L. & Rillig (2006): The invasive plant species *Centaurea maculosa* alters arbuscular mycorrhizal fungal communities in the field. – *Plant and Soil* **288**: 81–90.
- Mummy, D. L., Rillig, M. C. & Holben, W. E. (2005): Neighboring plant influences on arbuscular mycorrhizal fungal community composition as assessed by T-RFLP analysis. – *Plant and Soil* **271**: 83–90.
- Newsham, K. K., Fitter, A. H. & Watkinson, A. R. (1995): Multi-functionality and biodiversity in arbuscular mycorrhizas. – *Trends in Ecology and Evolution* **10**: 407–411.
- Nijjer, S., William, E. R. & Siemann, E. (2004): The effect of mycorrhizal inoculum on the growth of five native tree species and the invasive Chinese Tallow tree (*Sapium sebiferum*). – *Texas Journal of Science* **56**: 357–368.
- Niu, H. B., Liu, W. X., Wan, F. H. & Liu, 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 and Soil* **294**: 73–85.
- Pimentel, D., Zuniga, R. & Morrison, D. (2005): Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. – *Ecological Economics* **52**: 273–288.

- 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 and Systematics* **40**: 699–715.
- Pyšek, P. & Richardson, D. M. (2007): Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand? – In: Nentwig, W. (ed.): *Biological Invasions*. Springer Verlag, Heidelberg. pp. 97–125.
- Reeves, F. B., Wagner, D., Moorman, T. & Kiel, J. (1979): The role of endomycorrhizae in revegetation practices in the semi-arid west. I. A comparison of incidence of mycorrhizae in severely disturbed vs. natural environments. – *American Journal of Botany* **66**: 6–13.
- Reinhart, K. O. & Callaway, R. M. (2006): Soil biota and invasive plants. – *New Phytologist* **170**: 445–457.
- Richardson, D. M., Allsopp, N., D'Antonio, C. M., Milton, S. J. & Rejmánek, M. (2000): Plant invasions - the role of mutualism. – *Biological Review* **75**: 65–93.
- Richardson, D. M. & Pyšek, P. (2006): Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. – *Progress in Physical Geography* **30**: 409–431.
- Rillig, M. C. (2004): Arbuscular mycorrhizae and terrestrial ecosystem processes. – *Ecology Letters* **7**: 740–754.
- Sanon, A., Beguiristain, T., Cébron, A., Berthelin, J., Sylla, S. N. & Duponnois, R. (2012): Differences in nutrient availability and mycorrhizal infectivity in soils invaded by an exotic plant negatively influence the development of indigenous *Acacia* species. – *Journal of Environmental Management* **95**: S275–S279.
- Sánchez-Castro, I., Ferrol, N., Cornejo, P. & Barea, J. M. (2012): Temporal dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi colonizing roots of representative shrub species in a semi-arid Mediterranean ecosystem. – *Mycorrhiza* **22**: 449–460.
- Schüßler A. & Walker C. (2010): *The Glomeromycota: a species list with new families and genera*. – In: Edinburgh & Kew, UK: *The Royal Botanic Garden*; Munich, Germany: Botanische Staatssammlung Munich; Oregon, USA: Oregon State University. URL: <http://www.amf-phylogeny.com>. ISBN-13: 978-1466388048
- Seifert, E. K., Bever, J. D. & Maron, J. L. (2009): Evidence for the evolution of reduced mycorrhizal dependence during plant invasion. – *Ecology* **90**: 1055–1062.
- Shah, M. A., Reshi, Z. A. & Khasa, D. (2009): Arbuscular mycorrhizal status of some Kashmir Himalayan alien invasive plants. – *Mycorrhiza* **20**: 67–72.
- Simberloff, D. & Von Holle, B. (1999): Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? – *Biological Invasions* **1**: 21–32.
- Simon, T. (2000): *A magyarországi edényes flóra határozója*. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest.
- Smith, S. & Read, D. (2008): *Mycorrhizal Symbiosis – Third Edition*. Academic Press, London.
- Smith, S. E., & Smith, F. A. (2011): Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. – *Annual Review of Plant Biology* **62**: 227–50.
- Stampe, E. D. & Daehler, C. (2003): Mycorrhizal species identity affects plant community structure and invasion: a microcosm study. – *Oikos* **100**: 362–372.
- 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 Biology* **4**: e140.

- Takács, T. & Vörös, I. (2003): Az arbuszkuláris mikorrhiza gombák szerepe gazdanövényük víz- és tápanyagellátásában. – *Növénytermelés* **52**: 583–593.
- Török, K., Botta-Dukát, Z., Dancza, I., Németh, I., Kiss, J., Mihály, B. & Magyar, D. (2003): Invasion gateways and corridors in the Carpathian Basin: biological invasions in Hungary. – *Biological Invasions* **5**: 349–356.
- van der Heijden, M. G. A., Klironomos, J. N., Ursic, M., Moutoglis, P. M., Streitwolf-Engel, R., Boller, T., Wiemken, A. & Sanders, I. R. (1998): Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. – *Nature* **396**: 69–72.
- van der Putten, W. H., Kowalchuk, G. A., Brinkman, E. P., Doodeman, G. T. A., van der Kaaij, R. M., Kamp, A. F. D., Menting, F. B. J. & Veenendaal, E. M. (2007): Soil feedback of exotic savanna grass relates to pathogen absence and mycorrhizal selectivity. – *Ecology* **88**: 978–988.
- Vogelsang, K. M. & Bever, J. D. (2009): Mycorrhizal densities decline in association with nonnative plants and contribute to plant invasion. – *Ecology* **90**: 399–407.
- Vogelsang, K. M., Bever, J. D., Griswold M. S. P. & Schultz P. A. (2004): *The use of mycorrhizal fungi in erosion control applications*. Sacramento, CA, USA: California Department of Transportation. 150 p.
- Wang, B. & Qiu, Y. L. (2006): Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. – *Mycorrhiza* **16**: 299–363.
- Wilson, G. W. T., Hickman, K. R. & Williamson, M. M. (2012): Invasive warm-season grasses reduce mycorrhizal root colonization and biomass production of native prairie grasses. – *Mycorrhiza* **22**: 327–336.
- Zhang, Q., Yao, L. J., Yang, L. Y., Tang, J. J. & Chen, X. (2007): Potential allelopathic effects of an invasive species *Solidago canadensis* on the mycorrhizae of native plant species. – *Allelopathy Journal* **20**: 71–78.
- 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.

Függelék

A cikkhez tartozó Online Függelék a folyóirat honlapján található.

Függelék 1: A szemlében említett növényfajok listája

The role of soil arbuscular mycorrhizal fungal community in plant invasions

Gábor Endresz^{1*} and Tibor Kalapos¹

¹*Department of Plant Systematics, Ecology and Theoretical Biology,
Institute of Biology, Eötvös Loránd University
H-1117 Budapest, Pázmány Péter stny. 1/C, Hungary*

**Current address: Szent László Secondary School,
H-1102 Budapest, Kőrösi Csoma S. út 28-34, Hungary
e-mail: endreszgabor@gmail.com*

Some 90% of terrestrial plant species form mycorrhizal associations with fungi of which arbuscular mycorrhizas (AM) are the most common type. In this symbiosis, host specificity is low and many AM fungi are cosmopolitan. Based on these traits, it was long assumed that AM does not play an important role in plant invasions. In the last two decades a host of studies showed that AM fungi can indeed influence plant invasions by either facilitating or hindering the success of the invader. Invasive species may be less dependent on AM than native species as they are either non-mycorrhizal or facultative mycorrhizal forming associations with cosmopolitan, generalist fungi. Exotic plants may take advantage of the local AM community to enhance their competitive ability (e.g. by drawing assimilates from resident species through common mycorrhizal network). Through various mechanisms (e.g. allelopathy, mineral nutrient enrichment, fungal or host plant phenology, rapid growth, high abundance) invasive species can alter the composition of the AM community in the invaded habitat for their own benefit and that can have a negative influence on resident plants if dependent on native AM fungi. Often, the resident AM community is an important component in the defence of plant communities against plant invasion. Therefore, protection against invasive plants or restoration of invaded habitats may require direct manipulation of the soil AM community (through e.g. spore inoculation or topsoil replacement). For this, a thorough knowledge of both the AM association of the invasive plant and the resident AM community is required.

Keywords: allelopathy, endomycorrhiza, invasive plants, community ecology, review