

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 piestrówki *Rhizopogon* Fr. (Vellinga et al. 2009).

Obecność grzybów suilloidalnych odgrywa kluczową rolę w inwazji sosen (Policelli et al. 2018). Maślaki i piestrówki, 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 brzo-zowatych (3 gatunki: leszczyna południowa *Corylus maxima* Mill. oraz olsza czarna *Alnus glutinosa* Gaertn. i brzoza bro-dawkowata *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 mykobiotie. 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. Adholeya, 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., Paź 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.
- Paź 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.

Mycorrhizal symbiosis of alien and invasive tree species

Robin Wilgan 

The Institute of Dendrology, Polish Academy Sciences, Laboratory of Symbiotic Associations, ul. Parkowa 5, 62–035 Kórnik, Poland

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

Abstract. The introduction of alien tree species has become a world wide 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 counter-act 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, arbuscularmycorrhiza, biological invasion, nature conservation, climate change

1. Introduction

Alien species are all those that occur outside their natural range and have been introduced as a result of human activity, either deliberately for cultivation or as inadvertently transported species (Richardson et al. 2000a). Alien plant species have been introduced in Europe since ancient times. Today, they play an important role in the European economy, making up a large share of cereal crops (e.g. wheat, barley), vegetables (e.g. potatoes, tomatoes), fruit trees (e.g. apples, peaches) (Eurostat 2018) and wood production (e.g. black locust *Robinia L.*) (Krumm and Vítková 2016).

Over the last few centuries, the cultivation of trees of foreign origin has become a common phenomenon, with the risk of biological invasion both of the trees and their associated

symbionts such as mycorrhizal fungi (Nunez and Dickie 2014). Invasive tree species, i.e. those alien species able to spontaneously and rapidly spread beyond their natural range (Richardson et al. 2000a), modifying local ecosystems and displacing native species, pose a serious threat to the maintenance of native ecosystem diversity (Butchart et al. 2010). In the process of the invasion and spread of alien tree species, an important role is played by the mycorrhizal symbiosis they establish (Richardson et al. 2000b; Pringle et al. 2009; Dickie et al. 2010).

2. History of the introduction of alien tree species in Europe

With the exploration and colonisation of new lands begun with the discovery of America in 1492, alien tree species

Received: 19.12.2019 r., accepted after revision: 6.02.2020 r.

were introduced to Europe on a heretofore unprecedented scale. Since the 16th century, numerous botanical gardens have been established in Europe, dedicated to the collection and breeding of plants from all over the world, as well as to research on their acclimatisation and cultivation potential. Particular attention was paid to plants from North America, as the climatic conditions in the USA and Canada are similar to those in Europe. When industrialisation progressed and the wood resources of European forests began to shrink at the end of the 19th century, alien tree species began to be tested for use in forest management. Pioneering research in this field was conducted by German and Austrian foresters, Schwappach, Cieslar and Wiedemann, who at the turn of the 19th and 20th centuries, established numerous experimental areas with alien tree species in the forests of central Europe. Some of the more than 50 alien tree species they introduced into the forests, such as the red oak *Quercus rubra* L., white pine *Pinus strobus* L. and Douglas fir *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, gave satisfactory results for wood production. This led to the mass planting of these trees in European forests (Białobok and Chylarecki 1965), where they began to spread spontaneously over time (Krumm and Vítková 2016).

Of the many introduced alien species, few tend to expand beyond their natural range and become invasive (Richardson et al. 2000a). The presence of invasive species is an important issue for modern nature conservation and management. Through habitat modification and competition for food resources, alien tree species affect local ecosystems and can endanger native species, including rare and threatened ones, and lead to a decline in biodiversity (Butchart et al. 2010; Dueñas et al. 2018). Numerous measures are being taken at the national and international levels to limit the expansion of invasive species; yet in Europe alone, invasive plant species generate losses estimated at EUR 4 billion per year (Kettunen et al. 2008).

3. The symbiosis of alien and invasive tree species and its significance

Recent studies have pointed out that mycorrhizal symbiosis, i.e. the relationship between plant roots and fungi (Smith and Read 2008), may play an important role in the process of the plant invasions (Richardson et al. 2000b; Pringle et al. 2009). The most common type of tree symbiosis in temperate and boreal zone forests is ectomycorrhiza (EM), which is formed together by different types of trees (e.g. oaks, beeches, hornbeams, pines and spruces) and many species of fungi from the Basidiomycota division (e.g. porcini, chanterelles, milk-cap mushrooms) and sac fungi (e.g. truffles). Some trees (e.g. maples, ash, chestnut trees) form arbuscular mycorrhiza (AM) with fungi from

the Glomeromycota division. Mycorrhizal symbiosis is mutualistic, i.e. mutually beneficial for both partners of the symbiotic relationship: mycorrhizal fungi receive carbohydrates from trees and provide trees with increased access to water and mineral salts and protect against pathogens and adverse environmental conditions that determine their proper development (Smith and Read 2008). Therefore, mycorrhizal symbiosis should be considered a factor that can affect the spread of alien tree species outside their natural range. The dispersion of alien tree species depends on their ability to reproduce in new areas, competition from other organisms, or the availability of ecological niches. In the 1990s, the ‘enemy release hypothesis’ was formulated, which assumes that alien species have no natural enemies, such as pathogens or specialised herbivores, in the new area, which makes it easier for them to compete with native species and, as a result, enables them to spread (Keane and Crawley 2002). Callaway et al. (2011) indicated that the invasiveness of black locust *Robinia pseudoacacia* L. in Europe may be increased by the absence of parasites from its natural range, such as the fungus *Fomes rimosus* (Berk.) Cooke or the beetle *Megacyllene robiniae* Forster. Similar observations, indicating that the absence of natural enemies may increase the invasiveness of alien species, were made for the box elder *Acer negundo* L. and the American black cherry *Prunus serotina* Ehrh. (Reinhart et al. 2003; Reinhart and Callaway 2004). Further research has allowed hypotheses to be formulated on the role of mutualistic symbiosis in the invasion process of alien species. The enhanced mutualism hypothesis assumes that the establishment by species growing outside their natural range of new, more efficient symbiotic relationships facilitates the spread of alien species (Reinhart and Callaway 2006). In turn, the degraded mutualism hypothesis states that invasive species benefit less from symbiosis and are therefore less dependent on it than native species (Vogelsang and Bever 2009). So far, these hypotheses have not been unequivocally confirmed in studies of the mycorrhizal fungi associated with alien tree species (Bunn et al. 2015).

Alien tree species, growing outside their natural range, can establish a mycorrhizal symbiosis with cosmopolitan fungi, both in the natural range of the alien tree species as well as in the new area, and also with native fungi that do not occur in its natural range. However, the spread of alien tree species may depend on the presence of specific fungi that only occur in the tree’s natural range (Pringle et al. 2009; Dickie et al. 2010). When alien tree species establish symbiosis with alien fungal species that have been transported together with the trees, we can then call it a co-invasion of trees and fungi of alien origin (Nunez and Dickie 2014).

Most invasive tree species in Europe develop symbiosis with arbuscular fungi (Table 1). Many of the approximately 250–350 identified arbuscular fungi are global species that are not specific to a plant partner (Davison et al. 2015). This means that few places in the world can be considered to be ‘free’ from compatible arbuscular fungi. It has been shown that plants of foreign origin, including the most invasive tree species in Europe, such as the box elder, the American black cherry or the black locust, are commonly associated in symbiosis with widely distributed arbuscular fungi (Moora et al. 2011; Majewska et al. 2015). Thus, it can be concluded that alien tree species, forming AM, do not need arbuscular fungi to be transported from their natural range to become invasive species.

In contrast to AM, ectomycorrhizal symbiosis is co-created by many fungal species belonging to 160 genera from 66 phylogenetic lines (Tedersoo et al. 2010). It is assumed that there may be as many as 25,000 species of ectomycorrhizal fungi (Rinaldi et al. 2008). Trees may establish mycorrhizal symbiosis both with non-specialised ectomycorrhizal symbionts, such as *Cenococcum geophilum* Fr. or *Paxillus involutus* (Batsch) Fr., as well as with specialised symbionts. Examples of specialised symbionts are various fungal species in the genus *Suillus* P. Micheli spp., which are associated with pines and occur in the range of pines in the temperate and boreal zones of the Northern Hemisphere (Tedersoo et al. 2010).

Pines are among the most invasive tree species in the world. The Pinaceae/pine family includes 32 invasive species: 23 pine species and single species of spruce, fir, larch and Douglas fir (Rejmánek and Richardson 2013). Pines were widely introduced beyond their natural range and are still cultivated worldwide today. Due to their high productivity, pine cultivation was often established in countries of the Southern Hemisphere, including Australia and southern Africa. Initially, these crops were unsuccessful, which changed only after the introduction of ectomycorrhizal fungi from the natural range of pines in Europe and North America (Pringle et al. 2009; Nunez et al. 2017). Currently, it is believed that out of about 200 known alien species of ectomycorrhizal fungi, more than half (57%) were transported together with pines and other tree species from the pine family, and of this number, one third (more than 40 species) were suilloid fungi: slippery jacks *Suillus* and false truffles *Rhizopogon* Fr. (Vellinga et al. 2009).

The presence of suilloid fungi plays a key role in pine invasions (Policelli et al. 2018). Slippery jacks and false truffles, which are associated with pines in the first stages of tree development (Rudawska et al. 2018a), form an EM of the so-called ‘long-distance exploration type’ (reproductive structure, extensive external mycelia, long

mycelial cords). These exploration types of fungi penetrate larger areas of soil, obtaining water and mineral salts more efficiently. As a result, suilloid fungi allow trees to spread beyond the point of their introduction (Hayward et al. 2015), especially in ecosystems where trees have not yet been found, such as the pampas of Argentina (Pauchard et al. 2015). It is, therefore, possible to speak of a co-invasion of pines and suilloid fungi.

Despite the presence of ectomycorrhizal fungi associated with pines in Europe, alien pine species such as white pine *P. strobus* and Douglas fir *Pinus contorta* Dougl. ex Loud. originating in North America are less invasive than in the Southern Hemisphere. Similarly, European pine species, such as Scots pine *Pinus sylvestris* L. and mountain pine *Pinus mugo* Turra, are relatively less expansive in North America (Nunez et al. 2017). This may be due to the presence in Europe and North America – the natural range of pines – of specific pine pathogens and parasites, such as the fungus *Sphaeropsis sapinea* (Fr.) Dyko & B. Sutton, which can limit the spread of alien pine species (Mortenson and Mack 2006). This is in line with the assumptions of the enemy release hypothesis because beyond the natural range of pines, e.g. in Australia and New Zealand, there are no pine-related parasites and pathogens, which makes the spread of alien pine species more effective.

The co-invasion of alien species – trees and ectomycorrhizal fungi – is particularly relevant to the southern region of Europe, where exotic tree species are grown, such as eucalyptus. The co-invasion of eucalyptus and its fungi was first widely described from the Iberian Peninsula, where ectomycorrhizal fungi, alien in Europe, were transported together with the eucalyptus, including *Descolea alba* (Klotzsch) Kuhar, Nouhra & M.E. Sm, *Reddellomyces portkii* (Malençon) Trappe, Castellano & Malajczuk, (closely related to truffles) and *Setchelliogaster rheophyllus* (Bertault & Malençon) G. Moreno & Kreisel (Diez et al. 2005) originating in Australia. Subsequent examples of eucalyptus and fungi co-invasions have also been described in Africa, Madagascar and Brazil, among others. It is now believed that about one-fourth of alien ectomycorrhizal fungi species may have been introduced together with eucalypti (Vellinga et al. 2009), and the eucalypti themselves are considered to be invasive species in many countries, including Spain, Brazil, the USA and India.

The issue of ectomycorrhizal fungi co-invasions with their plant partners does not encompass all alien tree species. In Europe, the invasive red oak *Q. rubra* establishes symbiosis with European fungi species (Trocha et al. 2012). It is worth noting that the alien red oak, growing in the immediate vicinity of the European pedunculate oak *Quercus robur* L., formed symbiosis with fewer fungi species than

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

Family	Species	Symbiosis ^A	Native ^B	Invasive range ^B
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 melanoxydon</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 – 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)

the native species and did not establish symbiosis, e.g. with oak milkcap *Lactarius quietus* (Fr.) Fr., which co-creates one-third of the EM of pedunculate oak (Trocha et al. 2012). This suggests some differences in the establishment of mycorrhizal symbiosis between native and alien oak species. This may be due to the fact that they belong to two genetically different groups of oaks: the North American Lobatae section (red oak) and the *Quercus* section (pedunculate oak), which differ, among others, in the content of lignins and tannins in the leaves (Moreira et al. 2018). This may affect the chemical composition of the leaf litter (Skorupski et al. 2012), and thus also the ectomycorrhizal fungi (Lilleskov et al. 2011).

An interesting example of alien tree species in Europe is the hickory *Carya* Nutt. spp., which in their natural range in North America occur together with the red oak, creating oak–hickory forests that resemble hornbeam forests. The hickories growing in European forests do not exhibit the characteristics of invasive species (Tokarska-Guzik et al. 2012; Paž et al. 2018), and the ectomycorrhizal fungi communities associating with them are formed exclusively by European fungi species, the majority (90%) of which are oak symbionts. These communities are characterised by high diversity (about 100 species) (Rudawska et al. 2018b; Wilgan et al. 2019), comparable to and even higher than the diversity of ectomycorrhizal fungi in native oak–hornbeam forests

(Wilgan et al. 2019). Perhaps this reflects the assumptions of the degraded mutualism hypothesis, wherein alien species that have become invasive (such as red oak) would become symbiotic with fewer fungal species and be less dependent on symbiosis than non-invasive alien species such as hickories. However, further research is needed to verify this hypothesis.

Oaks and closely related tree genera such as beeches, hornbeams, alders and birches, some of the main deciduous species in the temperate forests of Europe and North America, become invasive relatively rarely. Only individual alien species from the Fagaceae family (five species, including the red oak, Asian sawtooth oak *Quercus acutissima* Carruth., invasive in North America, or the pedunculate oak, invasive in southern Africa) and the Betulaceae family (three species: filbert *Corylus maxima* Mill., black alder *Alnus glutinosa* Gaertn. and silver birch *Betula pendula* Roth, invasive in, among others, North America) have been recognised as invasive species, despite the wide geographical range and the high diversity of these families (more than 1100 species in total). This is not much compared to other tree families, such as pine (Pinaceae), which includes 32 invasive species, Myrtaceae with 31 invasive tree species, including eucalyptus, and Fagaceae, which includes 89 invasive tree species, including 30 acacia species (Rejmánek and Richardson 2013). Trees such as oaks, beeches and hornbeams are characterised by relatively slow growth and heavy seeds. As a result, they are less frequently cultivated outside their natural range and at the same time spread more slowly than fast-growing, pioneering tree species such as pines, eucalyptus and acacias (Dodet and Collet 2012).

One of the factors facilitating the spread of alien tree species may be the ability of some of them to establish dual mycorrhizal symbiosis, i.e. they are able to associate simultaneously with EM and AM. This type of symbiosis occurs in trees such as eucalyptus, willows and poplars, which include numerous invasive species, e.g. silver poplar *Populus alba* L., invasive in Australia and North America. Dual mycorrhizal symbiosis also occurs, among others, in the invasive black alder *A. glutinos* in North America or in the red oak (Dickie et al. 2001). Tree species which are dominated by EM, but at the same time are capable of establishing arbuscular mycorrhizal symbiosis, especially in the first stages of plant development and in difficult habitat conditions, may be more competitive with native species (Brundrett and Tendersoo 2018). This makes some species, such as eucalyptus and red oak, relatively more likely to become invasive.

Another example of dual symbiosis that can support the spread of invasive tree species is AM supported by symbiosis with dark septate endophytes (DSE), which has a positive effect on tree growth (Reininger and Sieber 2013). This

type of symbiosis was found in *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle, an invasive species in Europe and North America, among others. Growing beyond its natural range, *Ailanthus* can establish symbiosis with local DSE fungi (Knapp et al. 2012), which is likely to promote its spread.

The spread of invasive tree species can also be supported by tripartite symbiosis between plants, mycorrhizal fungi and nitrogen-fixing bacteria. This type of symbiosis is characteristic of the legume family (Fabaceae), which includes 20% of known invasive tree species, including, among others, black locust (Rejmánek and Richardson 2013); this also occurs in alders *Alnus* Mill. and *Casuarina* L. Nitrogen-fixing bacteria supply trees with assimilable nitrogen compounds, which makes it easier for the alien tree species to acclimatise to poor habitats and increases their potential to spread.

4. The effects of alien tree and fungi species on native mycobiota

The impact of alien tree species on native mycorrhizal species is not well known. Alien tree species can modify soil chemistry and habitat conditions (Skorupski et al. 2012), transforming the habitat into a more suitable one for species with specific requirements (Chabrerie et al. 2010; Vítková et al. 2017). As a consequence, the massive occurrence of alien tree species may lead to the degradation of native ecosystems (Dodet and Collet 2012; Tokarska-Guzik et al. 2012), as well as the displacement of native fungal species, thus threatening native mycobiota. For example, black locust, by enriching the habitat with nitrogen, may create favourable conditions for the development of nitrophilous fungi. At the same time, enriching the soil with nitrogen adversely affects the occurrence of ectomycorrhizal fungi sensitive to high nitrogen content, such as slippery jacks or porcini (Lilleskov et al. 2011).

The co-invasion of alien tree and fungi species carries a number of threats to native species and ecosystems. For example, fly agaric *Amanita muscaria* (L.) Lam., an invasive species in New Zealand, becomes symbiotic with the southern beeches *Nothofagus* Blume spp. growing there, and the massive occurrence of this fungus in local forests poses a threat to native and endemic New Zealand ectomycorrhizal fungi (Orlovich and Cairney 2004). Similarly, the gumtree deceiver *Laccaria fraterna* (Sacc.) Pegler, transported to Europe with eucalyptus, establishes symbiosis with European labdanum *Cistus ladanifer* L., but its impact on the native fungi it associates with is not yet known. The question of whether native ectomycorrhizal fungi are being displaced by alien fungal species remains unanswered in many cases. However, it has been documented that the Asian black truffle *Tuber indicum*

Cooke & Masee transported to European truffle gardens displaces the valuable truffle species cultivated there (Murat et al. 2008). It can, therefore, be expected that native fungi species can be similarly displaced by alien ectomycorrhizal fungal species in other cases. Alien fungal species can also pose a threat to humans. The deadly poisonous death cap *Amanita phalloides* (Vaill. ex Fr.) Link was transported to North America and Africa, among others, where it causes numerous fatal poisonings of the local residents (Wolfe et al. 2010).

In light of observed climate change, the spread of alien tree species outside their natural range may change. Climate change is leading to altered environmental conditions, which may affect key factors in the expansion of alien species, such as competition and the availability of ecological niches. Modelling changes in the ranges of major European tree species shows a trend towards a shift in the climatic optimum. The ranges of species such as pedunculate oak *Q. robur*, Scots pine *P. sylvestris* or silver birch *B. pendula* are shifting towards the north and withdrawing from central Europe (Dyderski et al. 2017). It is believed that this may result in the ‘release’ of ecological niches, which may benefit alien species. With climate change, some alien species, such as the black locust and the box elder, may significantly increase their range and share in native ecosystems (Camenen et al. 2006; Dyderski et al. 2017), which may adversely affect the mycorrhizal relationships of native tree species.

5. Conclusion

Mycorrhizal symbiosis supports the acclimatisation of alien tree species and plays a key role in the spread of alien and invasive species. Research to date has shown that the presence of appropriate mycorrhizal symbionts can enable and accelerate the spread of alien tree species. Another factor facilitating this spread of alien tree species outside their natural range may be the ability of some of them to simultaneously establish several forms of symbiotic relationships.

By establishing different forms of symbiosis and modifying local habitats in different ways, alien tree species interact with native ecosystems and their elements, including mycorrhizal fungi, which are essential for the proper functioning of forests. However, the impact of alien and invasive tree species on Europe's native mycobiota remains a little studied topic and the invasiveness of alien tree species may increase with climate change.

Further research into the interaction between alien tree species, representing different degrees of invasiveness and different strategies for establishing symbiosis, and mycobiotics in native forests is required to better understand the mechanisms guiding the dynamics of the spread of alien tree species. Understanding the relationship between

alien tree species and mycobiotic fungi can help us better anticipate and prevent the spread of alien species in native ecosystems, which is essential for the protection and conservation of biodiversity.

Conflict of interest

The author declares that there are no potential conflicts of interest.

Acknowledgements and source of funding

This review article was written within the framework of the statutory activities of the Institute of Dendrology of the Polish Academy of Sciences in Kórnik.

References

- 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. Adholeya, 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.
- Diez 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., Paź S., Frelich L.E., Jagodzi 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, 4–425. 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., Błaszowski 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., Bruehlheide 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., Chiuffo 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%2Fs10530-013-0612-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.
- Paź S., Czapiewska N., Dyderski M.K., Jagodziński A.M. 2018. Ocena introdukcji *Carya ovata* (Mill.) K. Koch na siedlisku grądu w Nadleśnictwie Czerniejewo. *Sylvan* 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., Allisopp 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., Kuyper T.W. 2008. Ectomycorrhizal fungal diversity: separating the wheat from the chaff. *Fungal Divers* 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 laciniata* and *Carya cordiformis*, grown in Kórnik Arboretum in Poland. *Mycorrhiza* 28: 549–560. DOI 10.1007/s00572-018-0846-8.
- Skorupski M., Jagodzinski A.M., Zytowski 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 phylogenetic 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., Kafucka 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* (in print).
- 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.