

CZAS I PRZESTRZEŃ W MUTUALIZMIE¹

The time and space in mutualism

Marlena LEMBICZ, Paweł OLEJNICZAK, Monika WIŚNIEWSKA

Summary. Here we present a critical point of view on regarding mutualism as a static interaction in which only final effects are considered. We support the hypothesis formulated by Bronstein [5] that mutualistic interactions are dynamic and costs or benefits of interacting organisms may change in time and space. Recent experimental studies as well as the results obtained by the authors suggest that the cost/benefit balance of interacting species varies. This fact results from the variation between habitats in the selective pressure and from the occurrence of reciprocal selection only in some communities (hotspots).

Key words: mutualism, cost and benefits, plant/pollinator, lichen, plant/herbivory, overcompensation, plant/fungus.

Dr Marlena Lembicz, Zakład Taksonomii Roślin, Uniwersytet im. A. Mickiewicza, al. Niepodległości 14, 61-713, Poznań

Dr Paweł Olejniczak, Instytut Ochrony Przyrody, Polska Akademia Nauk, al. Mickiewicza 33, 31-120, Kraków

Mgr Monika Wiśniewska, Zakład Taksonomii Roślin, Uniwersytet im. A. Mickiewicza, al. Niepodległości 14, 61-713, Poznań

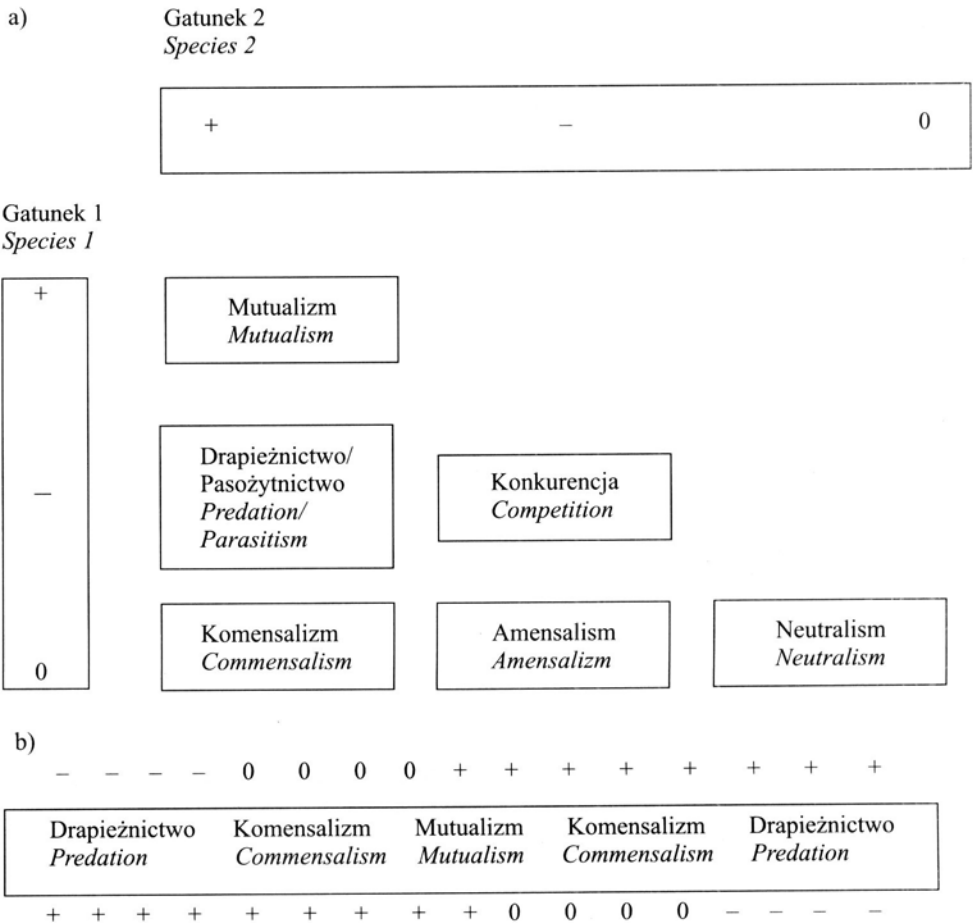
WSTĘP

W ekologii relacje między organizmami przedstawiane są najczęściej w postaci sieci zależności. Wyróżnione typy interakcji (np. mutualizm, konkurencja) funkcjonują w ścisłym powiązaniu z ich ostatecznym rezultatem – pozytywnym, negatywnym lub obojętnym dla każdego z partnerów (Ryc. 1a). Mutualizm, zgodnie z takim ujęciem, to pozytywny typ oddziaływania pomiędzy gatunkami przynoszący im stałe korzyści. Taka interpretacja zależności międzygatunkowych poddawana jest ostatnio krytyce [1, 5], ponieważ pomija ona tak znaczące kwestie, jak: (1) podatność układów mutualistycznych na zmienność czynników ekologicznych, (2) znaczenie bilansu zysków i strat w odniesieniu do obu partnerów z osobna i całego układu oraz (3) istnienie różnych form mutualizmu. W rzeczy-

wistości poszczególne relacje zależą od czasu trwania, miejsca występowania, a także siły ich powiązań.

Inne spojrzenie na interakcje międzygatunkowe, to przedstawienie ich jako kontinuum oddziaływań o różnej sile i znaczeniu w kategoriach zysków i strat zmieniających się w czasie i przestrzeni [5] (Ryc. 1b). Bronstein [5] definiując rezultat interakcji w oparciu nie o efekt końcowy, ale o bilans zysków i strat dla każdego z partnerów, zwraca uwagę na ich dynamizm wynikający z: (1) istnienia mozaiki siedlisk, a tym samym zmiennych warunków ekologicznych w obrębie zasięgu geograficznego gatunku, (2) zróżnicowania historii życia partnerów w odmiennych siedliskach, (3) różnych okresów czasu powstania i trwania interakcji w przestrzeni. Mutualizm może się pojawiać pomiędzy gatunkami bez względu na rodzaj źródła zasobów, jak

¹ Część artykułu dotycząca relacji pomiędzy trawą *Puccinellia distans* a grzybem *Epichloë typhina* była prezentowana w postaci referatu „Koewolucyjna przyгода uciekiniera z solniska” na sesji „Woda i światło w życiu rośliny” dedykowanej Prof. dr hab. Piotrowi Strebeyko. Sesja była zorganizowana przez Oddział Warszawski PTB oraz Wydział Biologii Uniwersytetu Warszawskiego w dniu 8 czerwca 2002 roku.



Ryc. 1. Dwa spojrzenia na interakcje międzygatunkowe; a – statyczne; mutualizm to reakcja typu (+, +); oddziaływania (+, -) odnoszą się do układów drapieżnik/ofiara, gospodarz/pasożyt, gospodarz/patogen i wraz z konkurencją (-, -) i amensalizmem (-, 0) określane są jako antagonistyczne; b – dynamiczne; interakcje to kontinuum oddziaływań o różnej sile pomiędzy gatunkami interpretowanych w kategoriach zysków i strat zmieniających się w czasie i przestrzeni (według [5], zmienione)

Fig. 1. Two points of view on inter-specific interactions; a – static; mutualism is an interaction of reciprocal benefits (+, +); interactions (+, -) refer to prey-predator, host-parasite, host-pathogen interactions and together with competition (-, -) and amensalism (-, 0) are called antagonistic; b – dynamic; inter-specific interactions constitute the whole range of relations between two species in which costs and benefits may change in time and space (after [5], modified).

i sposób ich pozyskiwania. Korzyści odnoszone przez jednego z partnerów mogą być efektem ubocznym działalności drugiego partnera, efektem „okradania” partnera, efektem inwestycji w kosztowne zasoby lub „usługi” wykonywane przez partnera [1, 5].

Wyniki badań eksperymentalnych prowadzonych przez wiele lat w różnych siedliskach potwierdzają, że zyski i straty w interakcjach

mutualistycznych nie są stałe [10, 14, 22, 23, 24, 27, 28, 32, 38]. W obrębie zasięgu geograficznego gatunek raz może być mutualistą, a w innych komensalem lub antagonistą [35]. Możliwe są również takie miejsca w przestrzeni, w których gatunek nie wchodzi w żadną z tych interakcji (tzw. „zimne punkty”, ang. cold spots) oraz takie w których związek partnerów jest najsilniejszy (tzw. „gorące punkty”, ang. hot spots) [12, 35].

TYPY INTERAKCJI MUTUALISTYCZNYCH

INWESTYCJE OBUSTRONNE

Figowce-bleskotki. Związek figowców i bleskotek to klasyczny i dobrze udokumentowany przykład stabilnego mutualizmu, w którym obaj partnerzy dokonują inwestycji [4, 6]. Spośród około 900 gatunków figowców (*Ficus*) prawie każdy zapylany jest przez jeden gatunek bleskotki z rodziny *Agaonidae*. Cały rozwój owadów – od jaja do imago – odbywa się w figach, kwiatostanach figowców. Wykluwające się wcześniej samce zapładniają niedojrzałe samice i giną w fidzie, w której przyszły na świat. Pierwszą czynnością każdej samicy zaraz po opuszczeniu kokonu jest zebranie pyłku kwiatowego. Następnie opuszcza ona macierzystą figę i udaje się na poszukiwania odpowiedniej rośliny. W nowej fidzie bleskotka zapyla kwiaty żeńskie przyniesionym pyłkiem, przyczyniając się do powstania nasion, którymi odżywiają się larwy. W tym związku figi przeszły z formy otwartej do zamkniętej. Tylko bleskotki są w stanie przecisnąć się przez otwór na szczycie figi do jej wnętrza i zapylić kwiaty.

Bilans zysków i strat jest mniej więcej jednaki dla obu stron. Związek ten trwa już miliony lat w obrębie zasięgu geograficznego tych gatunków i charakteryzuje się stałością kosztów ponoszonych przez obu partnerów [6]. Figowiec korzysta na zapylaniu przez jeden tylko gatunek owada – nie ryzykuje utraty pyłku, co miałyby miejsce gdyby odwiedzały go dodatkowo inne owady. Bleskotki natomiast, rozwijając się w kwiatkach żeńskich mają zapewnioną bazę pokarmową w postaci młodych nasion oraz bezpieczne warunki w tym krytycznym okresie swego życia. Każdy z partnerów wykorzystuje drugiego do własnych celów. Złożenie jaj przez bleskotkę we wszystkich kwiatkach żeńskich mogłoby stanowić zagrożenie dla rośliny – byłby to czynnik uniemożliwiający jej rozmnażanie, a w przypadku utrzymywania się takiej tendencji nawet spowodować wymarcie gatunku. Obserwacje Bronstein [6] wykazują, że figowce dysponują pewnymi strategiami obrony przed nazbyt egoistycznym zachowaniem bleskotek – zrzucają figi, które są przez owady wyeksploatowane.

Porosty. Porosty to symbiotyczna forma życiowa grzyba i glonu, bądź sinicy, a czasem wszystkich trzech tych organizmów [2, 3, 8]. Główną część plechy porostu stanowią strzępki grzyba tworzące różne rodzaje pseudotkanki. W konsekwencji mikobiont nadaje plesze jej morfologię, która jest cechą porostów, nie spotykaną u żadnego z komponentów i przekazywaną kolejnym pokoleniom. Zadaniem mikobionta jest pobieranie wody i rozpuszczonych w niej soli mineralnych, w które zaopatruje fikobionta. W zamian korzysta z nadwyżek asymilatów uzyskiwanych przez niego w procesie fotosyntezy [8].

Porosty często były przedstawiane jako przykład mutualizmu, w którym istnieją wyraźne korzyści dla obu partnerów i każdy z nich ponosi koszt inwestycji na rzecz tego związku. Organizmy te ze względu na trwałość związku grzyb – glon oraz obecność cech takich, jak produkcja tzw. kwasów porostowych, sposób rozmnażania z wykorzystaniem izydiów i sorelii, morfologiczne zróżnicowanie plech podawano także jako przykład koewolucji. Analiza kladogramów opartych na sekwencjach regionu ITS1, ITS2 oraz 5,8 S rDNA małej podjednostki rybosomowej i regionu ITS4 z dużej podjednostki dla partnera glonowego i grzybowego nie wskazuje na koewolucję [30].

Interesująca jest niska zmienność genotypów glonów i współwystępowanie ich z różnymi genotypami grzybowymi, tj. gatunkami porostowych grzybów genetycznie i geograficznie odmiennymi. Przemawia to za horyzontalnym transferem tych samych genotypów glonów na różne linie rozwojowe porostowych grzybów [30]. Prawdopodobna jest teoria „udomowienia” glonów przez grzyby. Selekcja w przypadku tych organizmów nie była jednakowa. Porostowe grzyby selekcjonowały określone genotypy glonów, podczas gdy glony mogły tolerować wielu różnych partnerów grzybowych [30]. Efektem tych wydarzeń jest prawdopodobnie nieproporcjonalny rozkład kosztów ponoszonych przez partnerów. Pozycja grzyba jest korzystniejsza w tym układzie; jest on wyraźnym dominantem w ujęciu strukturalnym, ale nie występuje w przyrodzie w wolnej formie. W przeciwieństwie do glonów grzyby rozmnażają się płciowo.

Tabela 1. Przykłady relacji mutualistycznych, w których jedna ze stron pozyskuje zasoby drugiej, a druga odnosi korzyści będące efektem ubocznym aktywności pierwszej. Każda z tych zależności przynosi korzyści obu stronom tylko w określonych warunkach środowiskowych (wg [1]).

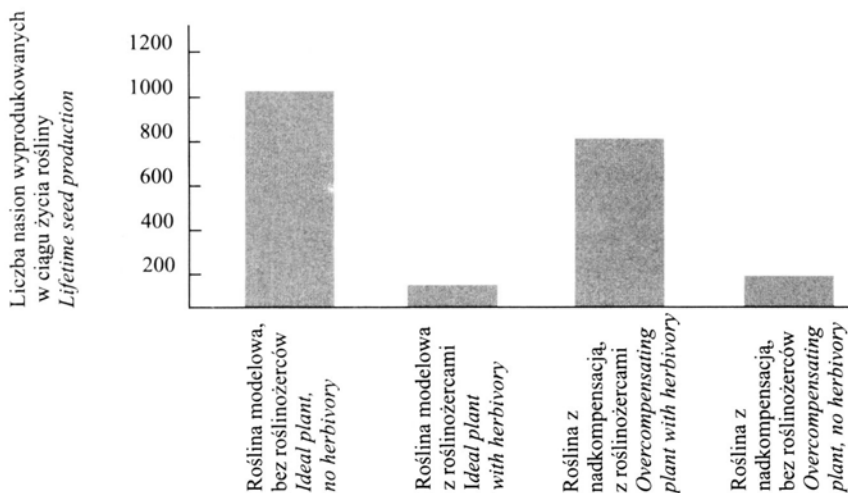
Table 1. Examples of mutualisms where one party purloins benefits from a second, and the second as a by-product of the first's activities (after [1]).

Pozyskiwane zasoby <i>Purloined benefit</i>	Zyski jako efekt uboczny <i>By-product benefit</i>
Roślinożerność <i>Herbivory</i>	Nadkompensacja <i>Overcompensation</i>
Zjadanie korzeni <i>Root herbivory</i>	Mangrowce mniej podatne na działanie wiatrów <i>Mangrove trees less susceptible to falling over during storms</i>
Zjadanie liści <i>Foliar herbivory</i>	Indukowanie obrony przeciw roślinożercom pojawiającym się w różnym czasie lub przestrzeni w ciągu wielu pokoleń roślin <i>Induced defense to temporally or spatially separated herbivores, within and across plant generations</i>
Zgryzanie glonów <i>Grazing algae</i>	Wzmożony wzrost koralowców <i>Increased growth of coral host</i>
Zjadanie przez mszyce <i>Aphid herbivory</i>	Rośliny korzystają dzięki obecności mrówek, które eliminują bardziej niebezpiecznych roślinożerców <i>Plants benefit from ants that remove more damaging herbivores</i>
Atak patogenów <i>Pathogen attack</i>	Indukowanie obrony przeciw wybranym patogenom występującym w różnym czasie i przestrzeni <i>Induced defense to temporally or spatially separated pathogens</i>
Zjadanie nasion <i>Seed predation</i>	Ochrona przed innymi zjadaczami nasion <i>Other seed predators cannot build up</i>
Zjadanie nasion <i>Seed predation</i>	Zapylenie roślin <i>Pollination of plants</i>
Zjadanie nasion lub ich chowanie <i>Seed predation or catching</i>	Zapomniane, zakopane nasiona są chronione przed innymi zjadaczami i mogą kiełkować <i>Forgotten buried seeds are protected from other seed predators and germinate</i>
Zjadanie nasion <i>Seed predation</i>	Nasiona ulegają skaryfikacji, co umożliwia lub wzmacnia kiełkowanie <i>Some seeds are scarified and have enhanced germination</i>
Epifity liściowe <i>Epiphylls cover leaves</i>	Liście są chronione przed roślinożercami <i>Leaves protected from herbivory</i>
Zjadanie pyłku <i>Pollen consumption</i>	Zapylenie roślin <i>Pollination of plants</i>

Wyizolowany fikobiont jest zdolny wytworzyć organy rozmnażania płciowego, czego nigdy nie czyni w ramach układu z grzybem. Jest to ograniczenie, gdyż rozmnażanie płciowe to źródło zmienności genetycznej i „furtka bezpieczeństwa” w przypadku negatywnych mutacji. Układy porostowe trwają i są szeroko rozpowszechnione. Możliwa jest hodowla wyizolowanych symbiontów, zatem jest to może raczej ekologiczna, a nie fizjologiczna zależność [31].

INWESTYCJE JEDNOSTRONNE

Roślina – roślinożercy. Tradycyjnie układy pomiędzy roślinami a roślinożercami są interpretowane jako antagonistyczne. Działalność roślinożerców nie zawsze musi mieć negatywny wpływ na zjadane rośliny, niektóre z nich pod wpływem tej presji zwiększają swoją płodność [26, 34]. Ten pozorny paradoks można wyjaśnić odwołując się do zjawiska nadkompensacji (Tab. 1) [1]. Zjawisko to wykracza poza ramy



Ryc. 2. Wpływ obecności i nieobecności roślinożerco na hipotetyczną, maksymalną produkcję nasion przez roślinę wykazującą nadkompensację i roślinę modelową, nie wykazującą nadkompensacji (wg [1], zmienione).

Fig. 2. Hypothetical fitnesses of non-overcompensating (ideal) plants and overcompensating plants in the presence and absence of herbivores after ([1], modified).

zwykłej obrony. W modelach opisujących nadkompensację, rośliny, które nie są poddane działalności roślinożerco osiągną maksimum produkcji nasion, lecz w obecności roślinożerco, osiągają minimum (Ryc. 2). Rośliny mające zdolność do nadkompensacji, które wykształciły w toku ewolucji strategię „ucieczki” przed roślinożercą, osiągają nieznacznie niższą produkcję nasion w porównaniu z roślinami modelowymi (część energii przeznaczana jest na fenologiczną ucieczkę przed roślinożercą, część pokrywa straty związane z działalnością roślinożerco). W sytuacji, gdy roślina nadkompensująca nie otrzyma sygnału od pojawiającego się na początku sezonu roślinożerco, ponosi duże straty. Rozmiar strat może być zmniejszony w sytuacji, gdy roślina nie jest obligatoryjnie monokarpiczna, tzn. może wydłużyć swoje życie i przenieść okres generatywny na kolejny sezon.

Zgryzanie głównych pędów pobudza do rozwoju pędy drugorzędowe i w efekcie zwiększa się biomasa. Bezpośrednim tego skutkiem jest możliwość wydania większej liczby kwiatów, a tym samym większej liczby nasion [26, 34]. Roślinożerco mogą być również sygnałem informującym roślinę o właściwym momencie wyda-

nia kwiatów czy nasion tak, by zminimalizować straty spowodowane żerowaniem. Rośliny rozkładają ich produkcję na czas przed i po pojawieniu się roślinożerco. Ponowny atak, np. wędrujących stad zwierząt kopytnych, jest wątpliwy i na tej właśnie informacji bazują rośliny intensyfikując swój rozrodczy wysiłek po pierwszym ataku [26, 34].

Stosunek roślin i roślinożerco można rozpatrywać jako relację mutualistyczną. Rośliny nie osiągają korzyści bezpośrednio z działalności zwierząt zgrzyżających ich tkanki. Odbywa się to pośrednio, ponieważ jedna ze stron, roślinożerco, nie inwestuje w związek z rośliną. Wykonuje czynności przynoszące mu korzyści w postaci pokarmu i na tym kończy się jego rola. Nadkompensacja jest więc wynikiem inwestycji ponoszonych ze strony roślin. Obie strony odnoszą wymierne korzyści, a to jest podstawowy wyznacznik układów mutualistycznych.

Nadkompensacja roślin – efekt działalności roślinożerco – jest zjawiskiem, które pozwala związek postrzegany dotąd w kategoriach antagonistycznych uznać jako mutualistyczny. Z tego względu jest to specyficzny rodzaj mutualizmu, nie mieszczący się w tradycyjnym ujęciu tego zjawiska.

INWESTYCJE ZALEŻNE OD STADIUM
ŻYCIOWEGO PARTNERA

Grzyby z rodzaju *Epichloë* – trawy. Gospodarzami grzybów endofitycznych z rodzaju *Epichloë* jest wiele gatunków traw ze strefy klimatu umiarkowanego [29, 33, 36]. Interakcje pomiędzy tymi grzybami a zasiedlaną przez nie rośliną mogą się wahać od mutualistycznych do pasożytniczych, w zależności od wzorca cyklu życiowego endofita oraz gatunku żywiciela [16, 18]. Wyróżnia się trzy typy endofitów z rodzaju *Epichloë*: (1) produkujące zewnętrzne mycelium rozrodcze na łodygach wszystkich zainfekowanych roślin, (2) wytwarzające zewnętrzne mycelium rozrodcze na niektórych łodygach roślin oraz rozprzestrzeniające się poprzez nasiona gospodarza, (3) nie wytwarzające zewnętrznego mycelium i przenoszone jedynie przez nasiona gospodarza.

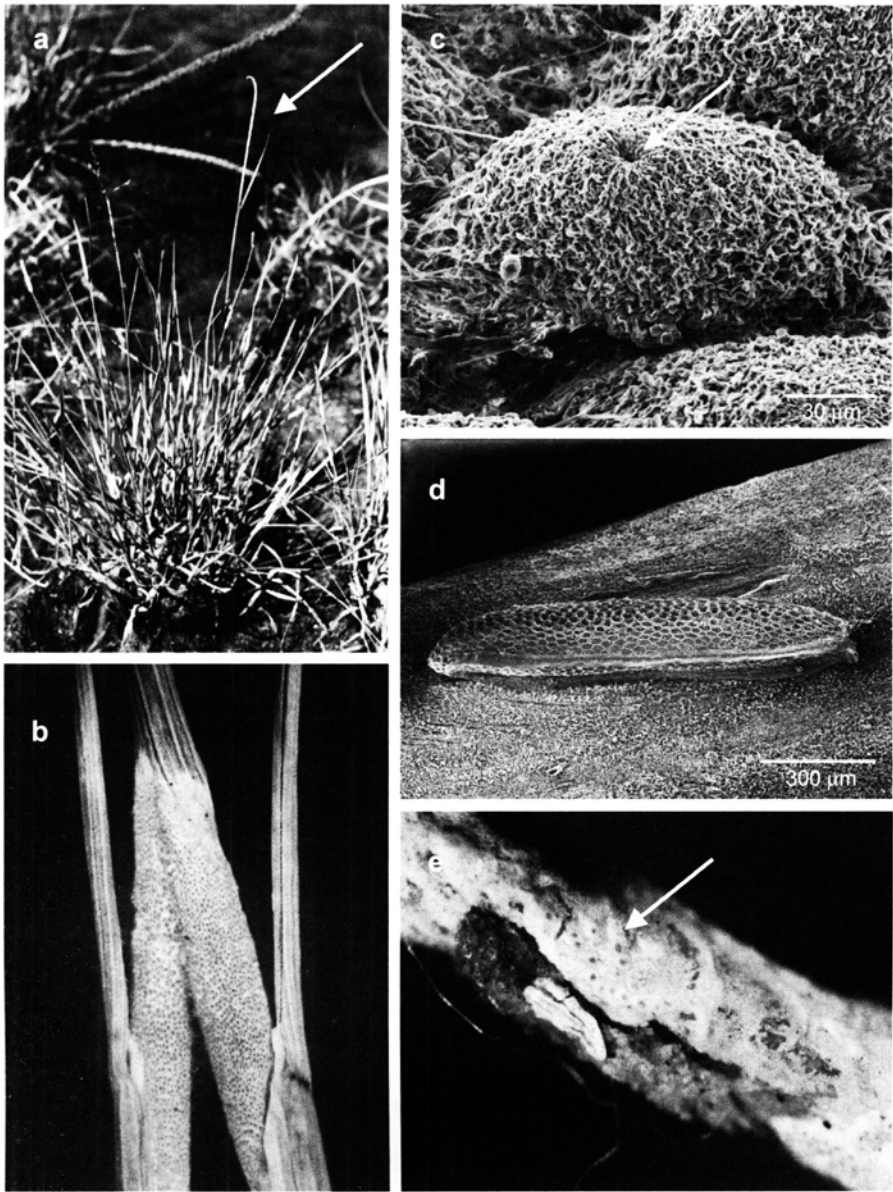
Rośliny zasiedlone przez dwa ostatnie typy endofitów grzybowych charakteryzują się większą przeżywalnością, większą biomasa, wytwarzają więcej propagul wegetatywnych i nasion, które wcześniej dojrzewają w stosunku do roślin pozbawionych tego komponenta [13, 21]. Grzyby, poprzez produkcję różnych alkaloidów (ze związkami halucynogennymi włącznie) zapewniają trawie obronę przed roślinożercami, owadami, nicieniami czy stresem wywołanym ze strony czynników abiotycznych [37]. Interakcje tej grupy endofitów grzybowych z ich gospodarzami określa się więc jako mutualistyczne [9, 16]. Znacznie mniej uwagi poświęca się korzyściom odnoszonym w tym związku przez partnera grzybowego. W porównaniu z licznymi korzyściami odnoszonymi przez roślinę wydaje się, że korzyści dla grzyba w tym związku są niewielkie: (1) uzyskanie miejsca do życia oraz (2) rozprzestrzenianie się tylko poprzez nasiona gospodarza, czyli całkowite ograniczenie kosztów związanych z rozmnażaniem płciowym. W przypadku tym przetrwanie grzyba jest uzależnione od przetrwania gospodarza, co wiąże się z pewnym niebezpieczeństwem dla grzyba. Rozmnażanie bezpłciowe grzyba, wykluczające rekombinację genetyczną, niesie za sobą ryzyko kumulacji niepożądanych mutacji mogących

mieć konsekwencje dla populacji grzyba wywodzącej się od jednego osobnika.

Dwa pozostałe typy grzybów – endofitów z rodzaju *Epichloë* to takie, które rozmnażają się w pewnym momencie życia płciowo i ograniczają całkowicie, albo tylko częściowo, płodność gospodarza. W tym przypadku wpływ grzyba na roślinę można uznać za pozytywny tylko do czasu uruchomienia cyklu płciowego grzyba; później należy go rozpatrywać w kategoriach pasożytnictwa.

Według naszych badań dotyczących relacji grzyba *Epichloë typhina* z trawą mannicy odstawiającą *Puccinellia distans* (Ryc. 3) zyski i straty w tej relacji zależą od: stadium życiowego (bezpłciowe – endofityczne i płciowe – nieendofityczne) partnera grzybowego oraz wieku mannicy. Osobniki trawy zainfekowane stadium bezpłciowym są bardziej płodne i większe w porównaniu z osobnikami niezainfekowanymi. Produkują one najmniejsze nasiona, które charakteryzują się jednak największą zdolnością do kiełkowania [17, 25]. To pozytywne oddziaływanie ma miejsce jednak tylko do trzeciego roku życia. Później następuje wyraźny spadek płodności osobników zainfekowanych stadium bezpłciowym w stosunku do niezainfekowanych, a także w stosunku do osobników pochodzących z populacji naturalnych [20]. Stadium płciowe *Epichloë* natomiast jednoznacznie obniża płodność trawy i jej wielkość [17].

O zyskach dla *P. distans* można mówić w tej relacji tylko w odniesieniu do stadium bezpłciowego grzyba i to w pierwszych latach życia mannicy. Trawa dysponując nasionami zawierającymi to stadium szybko i skutecznie kiełkuje, co zapewnia jej sukcesy w nowych siedliskach. Wyniki naszych badań pokazują, że uznawanie relacji za mutualistyczną (argumentując, że rozmnażanie grzyba w stadium endofitycznym jest całkowicie zależne od tempa produkcji nasion przez roślinę, a więc musi on wpływać na nią korzystnie) jest nieuzasadnione. Dla grzyba ważne jest bowiem, aby gospodarz rozmnażał się intensywnie w pierwszych latach życia, gdyż skraca się wtedy czas trwania pokolenia grzyba, co podnosi znacząco tempo jego rozprzestrzeniania się. Jest to opłacalne dla grzyba



Ryc. 3. Obiekty relacji międzygatunkowej – trawa *Puccinellia distans*, grzyb *Epichloë typhina*, muchówka *Botanophila* sp. a – kępa trawy zainfekowana stadium płciowym grzyba (strzałki), b – dwa połączone ze sobą stadia płciowe grzyba, c – pojedyncza otocznia, strzałka pokazuje otwór, przez który wydostają się haploidalne zarodniki zarażające inne rośliny, d – jajo muchówki na tworzącej się podkładce grzyba, e – komora zbudowana przez larwę oraz ślady jej żerowania (strzałka) (fot. Z. Olszanowski, K. Buczkowska).

Fig. 3. Participants of the inter-specific interaction: a grass *Puccinellia distans*, a fungus *Epichloë typhina*, a fly *Botanophila* sp. a – tuft of the grass infected with the sexual stage of the fungus (arrows), b – two connected stromata (fungal sexual structures), c – stroma, the arrow points at the opening through which haploid spores are released and can infect new hosts, d – an egg of the *Botanophila* fly laid on a newly formed stroma, e – larval chamber with traces of feeding (arrow) (phot. Z. Olszanowski, K. Buczkowska).

nawet jeśli odbywa się kosztem rozmnażania gospodarza w późniejszym wieku. Wykrycie tego konfliktu interesów było możliwe dzięki prowadzeniu badań przez kilka kolejnych lat życia rośliny w terenie i ogrodzie [19].

Zyski dla drugiego komponenta – grzyba pojawiają się natomiast wyraźnie dopiero, kiedy jest on w stadium płciowym. Wytwarza wtedy haploidalne zarodniki mogące zarażać nie tylko inne osobniki marnicy w populacji, ale również osobniki innych gatunków traw. Taki sposób zdobywania sobie różnych żywicieli nie jest możliwy, jeśli grzyb rozprzestrzenia się pionowo poprzez nasiona gospodarza, co ma miejsce w przypadku stadium bezpłciowego. Powstawanie stadium płciowego grzyba jest ściśle związane z muchówkami z rodzaju *Bothanophila* [7, 15]. Po złożeniu jaj samica spiralnie okrąża podkładkę wydalając kał, w którym stwierdzono obecność zarodników przeciwnych typów grzyba. Relacje pomiędzy grzybem a muchówką rozpatrywane są w kategoriach mutualizmu. Dla owada korzyści są podwójne: (1) podkładka grzyba jest wykorzystywana jako miejsce do złożenia jaj (Ryc. 1d) oraz (2) stanowi ona źródło pokarmu dla samicy i larwy (Ryc. 1e). Grzyb natomiast dysponuje dwoma rodzajami zarodników, co umożliwia zapłodnienie krzyżowe i powstanie haploidalnych zarodników.

Ostatnio w odniesieniu do relacji grzyby endofityczne – trawy krytykowana jest koncepcja obronnego mutualizmu. Badania eksperymentalne dostarczyły dowodów na to, że trawy dziko rosnące, pozbawione grzybów endofitycznych z rodzaju *Epichloë*, rozwijają się i rozmnażają lepiej niż rośliny zasiedlone przez ten grzyb bez względu na genotyp roślin i środowisko [11]. Infekcja raczej powoduje spadek niż wzrost odporności na roślinożerców i patogeny oraz zmniejsza zdolność do konkurencji. Stwierdzono również, że bezpłciowe endofity mogą też hamować mikoryzową kolonizację u traw wpływając tym samym na zdolności przyjmowania substancji odżywczych przez korzenie. Interpretacja różnego obrazu interakcji endofit grzybowy – gospodarz powinna być oparta na wynikach pochodzących z długoterminowych eksperymentów i obserwacji dziko rosną-

cych traw (nie tylko z terenów rolniczych), w których uwzględnia się: (1) infekcję gospodarza, (2) genotyp rośliny i endofita, (3) wielkość produkcji alkaloidów, (4) czynniki środowiskowe [11].

UWAGI KOŃCOWE

Dynamika interakcji mutualistycznych wynika z: (1) zmiennego stosunku zysków i strat dla obu partnerów w czasie i w obrębie zasięgu geograficznego oraz (2) dostępności różnych rodzajów zasobów i sposobów ich pozyskiwania. Interpretacja mutualizmu i innych współzależności międzygatunkowych powinna być oparta na wynikach pochodzących z badań prowadzonych w różnych punktach przestrzeni i długoterminowych eksperymentów.

PODZIĘKOWANIA. Autorzy składają serdeczne podziękowania Pani prof. dr hab. Małgorzacie Wierzbickiej za zaproszenie do udziału w sesji dedykowanej prof. dr hab. Piotrowi Strebeyko i stworzenie ciepłej i przyjaznej atmosfery dyskusji. Dziękujemy Panu prof. dr hab. Janowi Kozłowskiemu za rozmowę o alokacji zasobów u roślin. Pani Agnieszce Bogdanowicz i Radkowi Deringowi dziękujemy za pomoc techniczną w przygotowaniu rysunków i zdjęć. Praca była częściowo finansowana przez grant KBN nr 6 P04F 039 18.

LITERATURA

- [1] AGRAWAL A. A. 2000. Overcompensation of plants in response to herbivory and the by-product benefits of mutualism. *Trends Plant Sci.* 7: 309–313.
- [2] AHMADJIAN V. 1987. Coevolution in lichens. *Ann. New York Acad. Sci.* 503: 307–315.
- [3] AHMADJIAN V. 1993. The lichen symbiosis. John Wiley and Sons, New York.
- [4] ANSTETT M. C., HOSSAERT-McKEY M., KJELLBERG F. 1997. Figs and fig pollinators: evolutionary conflicts in a coevolved mutualism. *TREE* 12: 94–99.
- [5] BRONSTEIN J. L. 1994. Conditional outcome in mutualistic interactions. *TREE* 6: 214–217.
- [6] BRONSTEIN J. L. 1989. Mutualism, antagonism, and the fig-pollinator interaction. *Ecology* 69: 1298–1302.
- [7] BULTMAN T. L., WHITE J. F., BOWDISH T. I., WELCH A. M. 1998. A new kind of mutualism between fungi and insects. *Mycol. Res.* 102: 235–238.
- [8] BYSTREK J. 1997. Podstawy lichenologii. Wydawnictwo UMCS, Lublin.
- [9] CLAY K. 1998. Fungal endophytes of grasses: a defen-

- sive mutualism between plants and fungi. *Ecology* **69**: 10–16.
- [10] DONALDSON J. S. 1997. Is there a floral parasite mutualism in cycad pollination? The pollination biology of *Encephalartos villosus* (Zamiaceae). *Am. J. Bot.* **84**: 1398–1406.
- [11] FAETH S. H. 2002. Are endophytic fungi defensive plant mutualists? *Oikos* **98**: 25–36.
- [12] GOMULKIEWICZ R., THOMPSON J. N., HOLT R. D., NUISMER S. L., HOCHBERG M. E. 2000. Hot spots, cold spots, and the geographic mosaic theory of coevolution. *Am. Nat.* **156**: 156–174.
- [13] GROPE K., STEINGERT T., SCHMID B., WIEMKEN A., BOLLER T. 1999. Interaction between the endophytic fungus *Epichloë bromicola* and the grass *Bromus erectus*: effects of endophyte infection, fungal concentration and environment on grass growth and flowering. *Mol. Ecol.* **8**: 1827–1835.
- [14] HOSSAER-MCKEY M., BRONSTEIN J. 2001. Self – pollination and its costs in a monoecious fig (*Ficus aurea*, *Moraceae*) in a highly seasonal subtropical environment. *Am. J. Bot.* **88**(4): 685–692.
- [15] KOHLMAYER J., KOHLMAYER E. 1974. Distribution of *Epichloë typhina* (Ascomycetes) and its parasitic fly. *Mycologia* **66**: 77–86.
- [16] LATCH G. R. M. 1998. Grass endophytes as model. *Sydowia* **50**: 213–228.
- [17] LEMBICZ M. 1998. Life history of *Puccinellia distans* (L.) Parl. (*Poaceae*) in the colonisation of anthropogenic habitats. *Phytocenosis N.S.* **10**: 1–32.
- [18] LEMBICZ M. 1999. The coexistence of *Epichloë typhina* (Ascomycetes), *Phorbia phrenione* (Diptera) and members of the Poaceae: a review of phylogenetic, mutualistic and demographic relations. *Fragm. Flor. Geobot. Suppl.* **7**: 155–163.
- [19] LEMBICZ M. 2002. Od DNA do strategii życia gatunku: zastosowanie markerów DNA i techniki PCR do identyfikacji stadium bezpłciowego *Epichloë typhina* w populacjach *Puccinellia distans*. W: Metody badania zmienności i zróżnicowania genetycznego populacji, s.: 148–155. W: FALIŃSKA K. 2002. Przewodnik do badań biologii populacji. Wyd. Nauk, PWN, Warszawa, 586 ss.
- [20] LEMBICZ M., OLEJNICZAK P., JARMOŁOWSKI A. (w druku). Age-specific response of the grass *Puccinellia distans* to the presence of a fungal endophyte.
- [21] MALINOWSKI D. P., BELESKY D. P., FEDDERS J. M. 1999. Endophyte infection may affect the competitive ability of tall fescue grown with red clover. *J. Agron. Crop Sci.* **183**(2): 91.
- [22] MALOOF J. E. 2001. The effects of a bumble bee nectar robber on plant reproductive success and pollinator behavior. *Am. J. Bot.* **88**: 1960–1965.
- [23] MARR L., LEEBENS-MACK J., ELMS L., PELLMYR O. 2000. Pollen dispersal in *Yucca filamentosa* (*Agavaceae*): the paradox of self-pollination behavior by *Tegeticula yuccasella* (*Prodoxidae*). *Am. J. Bot.* **87**: 670–677.
- [24] MCCORMICK K., GROSS K. L., SMITH R. A. 2001. *Danthonia spicata* (*Poaceae*) and *Atkinsonella hypoxylon* (*Balansiae*): environmental dependence of a symbiosis. *Am. J. Bot.* **88**: 903–909.
- [25] OLEJNICZAK P., CHLEBICKI A., JARMOŁOWSKI A., ŁAPA A., OLSZANOWSKI Z., LEMBICZ M. 2001. The effects of the fungus *Epichloë typhina* on life history traits of its host *Puccinellia distans*. Eighth Congress of European Society for Evolutionary Biology, Aarhus – Dania, 20–25 August, 320 s.
- [26] PAIGE K. N., WITHAM T. G. 1987. Overcompensation in response to herbivory: the advantage of being eaten. *Am. Nat.* **129**: 407–416.
- [27] PELLMYR O., LEEBENS-MACK J. 1999. Forty million years of mutualism: Evidence for Eocene origin of the yucca-yucca moth association. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **96**: 9178–9183.
- [28] PELLMYR O., LEEBENS-MACK J., HUTH C. J. 1996. Non – mutualistic yucca moths and their evolutionary consequences. *Nature* **380**: 155–156.
- [29] PFENDER W. F., ALDERMAN S. C. 1999. Geographical distribution and incidence of orchardgrass choke, caused by *Epichloë typhina*, in Oregon. *Plant Dis.* **83**: 754–758.
- [30] PIERCEY-NORMORE M. D., DEPRIEST P. T. 2001. Algal swichting among lichen symbioses. *Am. J. Bot.* **88**: 1490–1498.
- [31] RICHARDSON D. H. S. 1999. War in the world of lichens: parasitism and symbiosis as exemplified by lichens and lichenicolous fungi. *Mycol. Res.* **103**: 641–650.
- [32] SAKAI S., KATO M., NAGAMASU H. 2000. *Artocarpus* (*Moraceae*) – gall midge pollination mutualism mediated by a male-flower parasitic fungus. *Am. J. Bot.* **87**: 440–445.
- [33] SAMPSON K. 1933. The systemic infection of grasses by *Epichloë typhina* (Pers.) Tul. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* **18**: 30–47.
- [34] STRAUSS S. Y., AGRAWAL A. A. 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *TREE*. **14**: 179–185.
- [35] THOMPSON J. N., CUNNINGHAM B. M. 2002. Geographic structure and dynamics of coevolutionary selection. *Nature* **417**: 735–738.
- [36] WENNSTROM A. 1996. The distribution of *Epichloë typhina* in natural plant populations of the host plant *Calmagrostis purpurea*. *Ecography* **19**: 377–381.
- [37] WILKINSON H. H., SIEGIEL M. R., BLANKENSHIP J. D. 2000. Contribution of fungal loline alkaloids to protection from aphids in a grass-endophyte mutualism. *Molec. Pl. – Microbe Interact.* **13**: 1027–1033.
- [38] WILLMER P. G., STONE G. N. 1997. How aggressive ant-guards assist seed-set in *Acacia* flowers. *Nature* **388**: 165–167.



Gentianella baltica (Murb.) Börner