

MARTA SIEBYŁA, DOROTA HILSZCZAŃSKA

## Różnorodność biologiczna i rola bakterii glebowych w środowisku leśnym

Biodiversity and the role of soil bacteria in a forest environment

### ABSTRACT

Siebyła M., Hilszczańska D. 2017. Różnorodność biologiczna i rola bakterii glebowych w środowisku leśnym. Sylwan 161 (2): 155-162.

Microorganisms commonly inhabit all environments in which they can survive. The number of bacteria in soil depends on its structure, moisture and nutrient content, and ranges from a few hundred to several thousand per gram of soil. Qualitative and quantitative composition of bacteria mainly depends on physico-chemical agents, soil and vegetation cover, the content of biogenic elements, but also on the salinity and pollution. In the case of forest soils number of bacteria amounts to about  $4.8 \times 10^9$  per  $1 \text{ cm}^3$  of soil. In the rhizosphere, the soil directly surrounding plant roots, there are organisms that affect the biochemical activity of plants. The main representatives of bacteria, which are present in the rhizosphere layer, are species of the genera: *Pseudomonas* and *Bacillus*, *Acidobacteria* that protect plants against attack of pathogens. Soil microorganisms form a symbiosis with vascular plants. Because of their properties, they are effective antagonists against fungi that cause plant diseases (leaf spots, roots and shoot apices disease, as well as rot). This group includes such species as: *Sclerotinia sclerotiorum*, *Botrytis cinerea* and *Colletotrichum gloeosporioides* or the species belonging to *Oomycetes*, for example *Phytophthora* and *Pythium*. Bacteria also protect plants against harmful insects and inhibit the growth of fungal diseases. The beneficial role of bacteria is observed in the development of truffles as well. They are responsible for providing nitrogen to the mycelium forming fruiting bodies. Bacteria improve plant growth and protect their host against drought. Understanding the diversity of bacteria that have important role in the functioning of ecosystems, including forest ecosystems, remains a challenge for microbiologists.

### KEY WORDS

bacteria, forest soil, rhizosphere

### ADDRESSES

Marta Siebyła <sup>(1)</sup> – e-mail: m.siebyla@ibles.waw.pl

Dorota Hilszczańska <sup>(2)</sup> – e-mail: d.hilszczanska@ibles.waw.pl

<sup>(1)</sup> Zakład Ochrony Lasu, Instytut Badawczy Leśnictwa; Sękocin Stary, ul. Braci Leśnej 3, 05-090 Raszyn

<sup>(2)</sup> Zakład Ekologii Lasu, Instytut Badawczy Leśnictwa; Sękocin Stary, ul. Braci Leśnej 3, 05-090 Raszyn

## Wstęp

Mikroorganizmy zasiedlają powszechnie wszystkie środowiska, w których mogą przetrwać. Bakterie kolonizują szeroki zakres ekosystemów lądowych i wodnych, począwszy od ubogich w związki organiczne, w których panują ekstremalne warunki (np. kwaśne wody, kopalnie czy solanki, gdzie pH w przybliżeniu wynosi 0), aż po środowiska bogate w związki organiczne – gleby, rzeki, jeziora czy oceany [Błaszczyk 2010].

Gleba jest środowiskiem heterogennym i miejscem bytowania różnorodnych gatunków mikroorganizmów. Ze względu na swoją strukturę i właściwości fizykochemiczne stanowi doskonały ekosystem dla rozwoju bakterii. Każdy typ gleby charakteryzuje się określonymi populacjami mikroorganizmów. W ich skład wchodzi przede wszystkim bakterie, grzyby pleśniowe oraz drożdże – te ostatnie obecne szczególnie w glebach, na których rosną winnice lub sady [Mysków 1996].

Liczba bakterii w glebie zależy od jej struktury, wilgotności i zawartości składników pokarmowych. W przypadku gleb leśnych liczebność bakterii w  $\text{cm}^3$  gleby wynosi około  $4,8 \times 10^9$  (w ściółce leśnej  $7,5\text{--}9,5 \times 10^8$ ), na pastwiskach  $1,8 \times 10^7$ , w gruntach ornym  $2,1 \times 10^{10}$ , a w glebach podmokłych  $10^9\text{--}10^{10}$  [Torsvik, Ovreas 2002; Krivtsov i in. 2005; Ipsilantis, Sylvia 2007]. Skład ilościowy i jakościowy bakterii zależy przede wszystkim od czynników fizykochemicznych, typu gleby oraz gatunków roślin ją porastających i zawartości pierwiastków biogennych, ale również od zasolenia i skażenia środowiska [Zwoliński 2005; Frąc, Jezierska-Tys 2010]. Często w określonych typach gleb występują taksony charakterystyczne tylko dla nich, np. *Fibrobacter* spp. i *Syntrophomonas* spp. w glebach leśnych, a *Burkholderia* spp., *Rhizobium* spp. i *Agrobacterium* spp. na pastwiskach.

Dzięki zastosowaniu technik molekularnych wiadomo, że większość bakterii glebowych należy do siedmiu głównych grup filogenetycznych: *Proteobacteria*, *Firmicutes*, *Acinobacter*, *Bacteroidetes*, *Planctomycetes*, *Verrucomicrobia* i *Acidobacteria* [Błaszczuk 2010].

### Charakterystyka i znaczenie wybranych organizmów

Bakterie w glebie są rozmieszczone nierównomiernie. W ryzosferze, glebie otaczającej bezpośrednio korzenie roślin, występują organizmy, które wpływają na biochemiczną aktywność roślin [Wolińska 2010]. W gramie suchej masy ryzosfery występuje  $10^{10}\text{--}10^{12}$  komórek bakterii, zaś poza nią nie więcej niż  $10^8$  [Foster 1988]. Głównymi przedstawicielami bakterii obecnych w warstwie ryzosferowej są gatunki z rodzaju *Pseudomonas* i *Bacillus* [Whipps 2001; Badura 2005, 2006], które (w większości) chronią roślinę przed atakami patogenów. Bakterie *Pseudomonas fluorescens*, występujące powszechnie w glebie, są skutecznymi antagonistami w stosunku do grzybów powodujących choroby roślin (plamistość liści, choroby korzeni i wierzchołków pędów, porażenia zbóż i zgnilizny), takich jak *Sclerotinia sclerotiorum*, *Botrytis cinerea* i *Colletotrichum gloeosporioides*, oraz do łęgniowców, np. z rodzaju *Phytophthora* czy *Pythium* [Padmanabhan i in. 2005]. Bakteria *P. fluorescens* powoduje śmierć larw owadów atakujących korzenie roślin [Lu i in. 2010]. Ta gram-ujemna pałeczka jest skuteczna w „leczeniu” roślin (zapobiega powstawaniu pleśni na jabłkach i gruszkach), jest zatem naturalnym środkiem grzybobójczym.

Gatunek *P. fluorescens*, należący do klasy  $\gamma$ -*Proteobacteria*, posiada dużą zdolność do rozpuszczania fosforu, wpływając na poprawę wzrostu roślin. Bakterie z rodzaju *Pseudomonas* licznie namnażają się w glebie i kolonizują korzenie roślin. Mikroorganizmy te wytwarzają piowerdyny, których celem jest zahamowanie wzrostu grzybów patogennych, oraz indukują odporność systemiczną rośliny [Jankiewicz 2009].

Bakteria *Pseudomonas chlororaphis* wykorzystywana jest jako czynnik kontroli patogenów roślin i szkodników owadów [Spencer i in. 2003], m.in. zwójki głógoweczki i strzygoni chojnowki [Fiedler, Zahner 2001].

Najpospolitsze bakterie występujące w glebie to przedstawiciele z rodzaju *Bacillus* [Błaszczuk 2010]. Występują one w ściółce, na martwych tkankach roślin i aktywnie uczestniczą w fazie ich rozkładu. Bakterie te chronią roślinę przed szkodliwymi owadami i hamują rozwój chorób grzybiczych. Gatunki *Bacillus* są antagonistyczne w stosunku do grzybów i bakterii, które są

patogenami roślin, a ich toksyny są śmiertelne dla larw owadów, m.in. *Galleria mellonella* [Wojda, Taszłow 2013]. Do rodziny *Bacillaceae* należy np. *Bacillus thuringensis*, wykorzystywany w ochronie drzewostanów przed owadami, m.in. *Dendrolimus pini*, *Lymantria monacha* i *Operophtera brumata* [Sierpińska, Grodzki 2012], czy *B. popilliae* i *B. lentimorbus*, które są patogenami japońskich chrząszczy (*Popillia japonica*).

W warstwie ryzosferowej powszechnie występują bakterie należące do typu *Acidobacteria*, które stanowią 12,5% puli pięciu typów bakterii dominujących w glebach. Poza *Acidobacteria* są to *Bacteroidetes*, *Firmicutes*, *Actinobacteria* i *Proteobacteria* [Fierer i in. 2007]. Typ *Acidobacteria* zawiera zarówno gatunki hodowalne występujące powszechnie w glebie, np. *Acidobacterium capsulatum*, jak i bakterie niehodowalne, które stanowią nawet 50% zespołu mikroorganizmów zasiedlających środowisko glebowe. Bakterie glebowe produkują i uwalniają do środowiska związki zawierające makro- i mikroelementy potrzebne roślinom do prawidłowego rozwoju i są odpowiedzialne za interakcję części abiotycznej gleby z organizmami wyższymi. Rozwój bakterii jest wspierany poprzez wydzielane przez rośliny związki chemiczne, takie jak węglowodany, aminokwasy, kwasy organiczne, witaminy, enzymy czy sterole [Galus-Barchan, Paśmionka 2014]. W strefie korzeni przeważają bakterie wolno żyjące, mineralizujące związki organiczne i wiążące azot cząsteczkowy.

Niektóre mikroorganizmy glebowe, takie jak bakterie z rodzaju *Rhizobium* czy promieniowce *Frankia*, które wiążą wolny azot, mogą wchodzić w symbiozę z roślinami naczyniowymi, np. bakterie z rodzaju *Rhizobium* współżyją z roślinami motylkowatymi, natomiast z rodzaju *Frankia* wchodzi w asocjacje symbiotyczne z około 280 gatunkami roślin naczyniowych, w tym z przedstawicielami 8 rodzin roślin niemotylkowatych [Benson, Silvester 1993].

*Rhizobiaceae* (bakterie brodawkowate wiążące azot cząsteczkowy) należą do klasy  $\alpha$ -*Proteobacteria*, w której znajdują się zarówno bakterie patogenne, jak i symbionty roślin (np. *Azospirillum* bytujące w strefie korzeniowej roślin) i zwierząt. Dla przykładu bakterie *Rhizobium tumefaciens* są pasożytami roślin dwuliściennych [Błaszczuk 2010]. Z kolei *Pseudomonas fluorescens* czy *Serratia plymuthica* mogą chronić rośliny przed patogenami, np. *S. plymuthica* jest bakterią antagonistyczną w stosunku do patogennego grzyba *Pythium ultimum* [Whipps 2001], stymuluje również wzrost roślin. Niektóre bakterie z rodzaju *Pseudomonas* (*P. chlororaphis*, *P. fluorescens*) są skutecznymi antagonistami w stosunku do grzybów z rodzaju *Fusarium* i *Pythium*. Wymienione bakterie wspomagają rozwój roślin, umożliwiając roślinie łatwiejsze pobieranie żelaza [Whipps 2001]. W strefie korzeniowej powszechnie bytują także gatunki z klasy  $\beta$ -*Proteobacteria*, do których zaliczane są bakterie nityfikacyjne i denityfikacyjne. Inne bakterie bytujące w ryzosferze to organizmy z klasy  $\gamma$ -*Proteobacteria*, charakteryzujące się zdolnością do redukcji obecnych w glebie siarczanów.

Ważną grupę pod względem ekologicznym i biotechnologicznym stanowią promieniowce *Actinobacteria*, najbardziej rozpowszechnione w środowisku. Powszechnie obecne są w glebie, wodach słodkich, słonych, kompostach i oborniku. Rozkładają szczątki zwierzęce i materiały biologiczne, takie jak celuloza, chityna i lignina. Proces ten jest możliwy dzięki wytwarzaniu przez te bakterie enzymów, tj. celulaz, chitynaz i ksylanaz. Promieniowce to grupa mikroorganizmów o dużej aktywności biologicznej, wytwarzających związki przeciwbakteryjne, przeciwwirusowe, przeciwgrzybiczne, przeciwnowotworowe i przeciwrakowe. Szacuje się, że około 80% antybiotyków pochodzenia naturalnego stanowią metabolity promieniowców [Solecka i in. 2012]. Do grupy antybiotyków pozyskiwanych z promieniowców zalicza się streptomycynę, wankomycynę, neomycynę oraz tetracyklinę. Około 1% promieniowców zamieszkujących glebę wytwarza streptomycynę. Ściółkę leśną zasiedlają gatunki z rodzaju *Streptomyces* aktywne bio-

logicznie, produkujące oprócz antybiotyków także izoprenoidy. Dzięki wytwarzaniu geosminy charakteryzują się one specyficznym zapachem wilgotnej ziemi. Liczne gatunki z rodzaju *Frankia*, wchodząc w symbiozę z korzeniami roślin niemotylikowatych, wiążą azot atmosferyczny, który w formie związków amonowych i białek jest przyswajalny dla roślin. Ponadto dzięki tej symbiozie poprawia się odporność roślin, stąd mniejsza ich podatność na infekcje i ataki szkodników.

Wyniki badań mikrobiologicznych wykazują, że bakterie glebowe z rodzaju *Pseudomonas*, promieniowce (typ *Actinobacteria*) i bakterie z rodziny *Rhizobiaceae* odgrywają istotną rolę w rozwoju owocników trufli [Citterio i in. 1995; Sbrana i in. 2002; Barbieri i in. 2007; Saltarelli i in. 2008]. Obecność  $\alpha$ -,  $\beta$ - i  $\gamma$ -*Proteobacteria*, tlenowych bakterii tworzących formy przetrwalnikowe i promieniowców, stwierdzono u trufli białawej (*Tuber borchii*) [Barbieri i in. 2005].

### Mechanizm działania bakterii z rodzaju *Bacillus* na owady

Larwy chrząszczy konsumują zarodniki bakterii bytujących w glebie, następnie bakterie te rozmnażają się w jelicie larw, powodując ich śmierć. W momencie śmierci larwy *Popillia japonica* znajduje się w jej hemolimfie około  $5 \times 10^{10}$  spor/ml [Bulla i in. 1978], a kolor limfy zmienia barwę na mleczną („choroba mleczna”) [Splittstoesser i in. 1978].

*B. thuringensis* jest gram-dodatnią bakterią żyjącą w środowisku glebowym, stosowaną w zwalczaniu szkodników. Wytwarza ona kryształki białkowe o działaniu owadobójczym, wykorzystywane m.in. w rolnictwie i ogrodnictwie jako biopestycydy. Zarodniki i kryształki spożyte przez dorosłe owady czy larwy powodują ich śmierć. Rozpuszczona toksyna paraliżuje i uszkadza jelito, w wyniku czego dochodzi do zakażenia prowadzącego do śmierci. *B. thuringensis* jest również przykładem insektycydu stosowanego powszechnie przez hodowców roślin do zwalczania gatunków szkodników owadzych, np. jedwabnika morwowego (*Bombyx mori*) czy borecznika sosnowca (*Diprion pini*). Niektóre podgatunki *B. thuringensis* ssp. produkują toksynę aktywną w stosunku do motyli (*Lepidoptera*), muchówek (*Diptera*) czy chrząszczy (*Coleoptera*) [Fiedler, Zahner 2001].

### Mechanizm działania bakterii należących do klas $\alpha$ - i $\gamma$ -*Proteobacteria* i *Actinobacteria* na rozwój owocników trufli (*Tuber* spp.)

Trufle we wszystkich stadiach cyklu życiowego są kolonizowane przez bakterie, które zasiedlają zarówno wewnętrzną, jak i zewnętrzną część owocników. Ich zagęszczenie może wynosić od miliona do biliona komórek na gram suchej masy trufli [Barbieri i in. 2007; Olivier i in. 2012; Antony-Babu i in. 2014]. Skład zbiorowiska bakterii zmienia się wraz z dojrzewaniem trufli. Zależy od etapu cyklu życiowego trufli (np. mykoryza a owocnik) oraz rodzaju tkanki (inny jest w glebie, w zarodnikonośnej warstwie owocnika niż w perydium, warstwie zewnętrznej owocnika).

Z badań przeprowadzonych przez Antony-Babu'ego i in. [2014] wynika, że u wszystkich analizowanych owocników trufli (trufli białej *T. magnatum*, trufli białawej *T. borchii*, trufli perigordzkiej *T. melanosporum* i trufli letniej *T. aestivum*) występują *Proteobacteria*, *Bacteroidetes*, *Firmicutes* i *Actinobacteria*. W owocnikach badanych trufli stwierdzono dominację  $\alpha$ -*Proteobacteria* i niskie zagęszczenie *Firmicutes* oraz *Actinobacteria*, natomiast większą różnorodność  $\beta$ - i  $\gamma$ -*Proteobacteria* oraz *Bacteroidetes* zaobserwowano u trufli białawej (*T. borchii*) w porównaniu z truflą perigordzką (*T. melanosporum*) i białą (*T. magnatum*).

Zmiana różnorodności gatunkowej bakterii zachodząca wraz z dojrzewaniem owocników ma inny przebieg w glebie owocnika i w jego perydium. Mikroflora bakteryjna oznaczana w pery-

dium ma bardzo zbliżony skład do tej, która występuje w glebie otaczającej młode owocniki, jednak wyraźnie różny od zbiorowiska gleby otaczającej dojrzałe owocniki. Różnice obserwowane w składzie ilościowym bakterii w perydium związane są głównie z postępującym wzrostem liczebności *Bacterioidetes* i  $\alpha$ -*Proteobacteria*, a zmniejszaniem się liczebności  $\beta$ -*Proteobacteria*. Z kolei zbiorowiska bakterii obecne w glebie (warstwa zarodnikonośna) od wczesnej fazy rozwoju owocników są zdominowane przez przedstawicieli  $\alpha$ -*Proteobacteria*. Ich dominacja utrzymuje się wraz z dojrzewaniem owocników, podobnie jak ma to miejsce w przypadku perydium. Te obserwacje skłoniły autorów [Antony-Babu i in. 2014] do wyciągnięcia wniosku, że bakterie glebowe kolonizują owocniki trufli w najwcześniejszej fazie ich rozwoju, zanim nastąpi zróżnicowanie tkanek owocnika na warstwę zewnętrzną i wewnętrzną. Następnie bakterie znajdujące się w warstwie zarodnikonośnej owocnika zostają w niej uwięzione i częściowo izolowane od gleby przez brodawkowate perydium. Z powodu takiego podziału zbiorowisk bakterii w owocniku ich skład zależy przede wszystkim od zmian w fizjologii dojrzewającego owocnika [Antony-Babu i in. 2014].

Zmiany w składzie zbiorowiska bakterii u trufli może wywoływać również ich pozyskiwanie. Zbiór trufli prawdopodobnie powoduje zmiany temperatury i zawartości CO<sub>2</sub> w glebie, w której rosną [Read 1991]. U owocników *T. borchii* liczba bakterii reprezentujących  $\alpha$ - i  $\beta$ -*Proteobacteria* jest wyższa w chwili ich zbioru niż w tych samych owocnikach przechowywanych w laboratorium i analizowanych 6 dni później [Rivera i in. 2010].

Na skład zbiorowiska bakterii wpływa również stadium cyklu rozwojowego grzyba. Porównanie bakterii obecnych na owocnikach *T. melanosporum* i na mykoryzach wykazało ogromne różnice w składzie tych dwóch zbiorowisk. Z ektomykoryzami tworzonymi przez trufkę perigordzką (*T. melanosporum*) związane są bakterie należące do *Actinobacteria*, natomiast ich liczebność na owocnikach jest niewielka [Antony-Babu i in. 2014]. Bakterie należące do kilku rodzajów *Actinobacteria* są szczególnie liczne w ogrodach truflowych *T. melanosporum* w strefie wokół sadzonek inokulowanych tym grzybem i nazywanych „brule” (okręgi wypalonej ziemi), charakteryzujących się obfitością grzybni trufli [Splivallo i in. 2014].

Badania dowodzą, że u trufli, niezależnie od ich gatunku, podstawowym komponentem bakteryjnym są bakterie z rodzin *Bradyrhizobiaceae* i *Rhizobiaceae*, należące do  $\gamma$ -*Proteobacteria*. Nieznane pozostają czynniki decydujące o takim stanie zbiorowisk bakterii. Jest możliwe, że skład zbiorowiska bakterii wynika z interakcji między grzybami i zasiedlającymi je mikroorganizmami. Znana jest bowiem zdolność bakterii należących do *Rhizobiales* do przyswajania azotu [Callot 1999]. Wiązanie azotu wewnątrz owocników trufli białej (*T. magnatum*) zostało wykazane przez Barbieriego i in. [2010]. Geny różnych gatunków bakterii odpowiedzialnych za ten proces stwierdzono także w owocnikach trufli perigordzkiej (*T. melanosporum*) [Antony-Babu i in. 2014]. Niewykluczone, że część azotu, który zgromadziły bakterie, jest wykorzystywana przez gospodarza, w tym przypadku trufkę.

## Podsumowanie

Poznanie różnorodności bakterii pełniących ważną rolę w funkcjonowaniu ekosystemów, w tym ekosystemów leśnych, wciąż pozostaje wyzwaniem dla mikrobiologów [Baldrian i in. 2012]. Zrozumienie funkcji pełnionych przez mikroorganizmy komplikuje fakt, że jedynie 0,1-1% bakterii glebowych może wyrosnąć na tradycyjnych podłożach hodowlanych i w tradycyjnych warunkach laboratoryjnych [Stevenson i in. 2010]. Oznacza to, że ponad 99% różnorodnych bakterii w gramie gleby jest poza zasięgiem poznawczym i kryje w sobie rzesze organizmów o być może

istotnym znaczeniu dla funkcjonowania ekosystemu [Kozdrój 2013]. Manipulacje składem podłoża hodowlanego w kierunku obniżenia jego troficzności, dobór odpowiedniego pH i temperatury czy wydłużanie czasu inkubacji, a także stosowanie polimerowego substratu wzrostowego (np. ksylanu) oraz żelowych mikrogranul do immobilizacji komórek pozwalają znacząco poszerzyć spektrum możliwych do wyhodowania mikroorganizmów glebowych. Mimo to dysproporcja między liczbą mikroorganizmów możliwych do wyhodowania a tymi, które można oznaczyć za pomocą analizy DNA, jest ogromna [da Rocha i in. 2009]. Bezpośrednia ekstrakcja DNA z gleby i analiza specyficznych sekwencji, np. genu 16S rRNA, dają możliwość charakteryzowania różnorodności mikroorganizmów prokariotycznych w środowisku bez potrzeby ich hodowania [Bastias i in. 2007].

## Literatura

- Antony-Babu S., Deveau A., Van Nostrand J. D., Zhou J., Le Tacon F., Robin C., Frey-Klett P., Uroz S. 2014. Black truffle-associated bacterial communities during the development and maturation of *Tuber melanosporum* ascocarps and putative functional roles. *Environmental Microbiology* 16: 2831-2847.
- Badura L. 2005. Mikroorganizmy glebowe i ich znaczenie w ekosystemach degradowanych przez człowieka. *Inżynieria Ekologiczna* 12: 14-15.
- Badura L. 2006. Rozważania nad rolą mikroorganizmów w glebach. *Zeszyty Naukowe Uniwersytetu Przyrodniczego* 546: 13-23.
- Baldrian P., Kolařík M., Štursová M., Kopecký J., Valášková V., Větrovský T., Žifčáková L., Šnajdr J., Rídl J., Vlček C., Voříšková, J. 2012. Active and total microbial communities in forest soil are largely different and highly stratified during decomposition. *The ISME Journal* 6 (2): 248-258.
- Barbieri E., Bertini L., Rossi L., Ceccaroli P., Saltarelli R., Guidi C., Zambonelli A., Stocchi V. 2005. New evidence for bacterial diversity in the ascoma of the ectomycorrhizal fungus *Tuber borchii*. *FEMS Microbiology Letters* 247: 23-35.
- Barbieri E., Ceccarola P., Saltarelli R., Guidia C., Potenza L., Basaglia M., Fontana F., Baldan E., Casella S., Ryahi O., Zambonelli A., Stocchi V. 2010. New evidence for nitrogen fixation within the Italian white truffle *Tuber magnatum*. *Fungal Biology* 114: 936-942.
- Barbieri E., Guidi C., Bertaux J., Frey-Klett P., Garbaye J., Ceccaroli P., Saltarelli R., Zambonelli A., Stocchi V. 2007. Occurrence and diversity of bacterial communities in *Tuber magnatum* during truffle maturation. *Environmental Microbiology* 9: 2234-2246.
- Bastias B. A., Anderson I. C., Xu Z., Cairney J. W. 2007. RNA-and DNA-based profiling of soil fungal communities in a native Australian eucalypt forest and adjacent *Pinus elliotii* plantation. *Soil Biology and Biochemistry* 39 (12): 3108-3114.
- Benson D. R., Silvester W. B. 1993. Biology of Frankia strains, actinomycete symbionts of actinorhizal plants. *Microbiology Reviews* 57: 293-319.
- Błaszczak M. K. 2010. *Mikrobiologia środowisk*. PWN, Warszawa.
- Bulla L. A., Costilow R. W., Sharpe E. S. 1978. *Biology of bacillus popilliae*. *Adv. Applied Microbiology* 23: 1-18.
- Callot G. 1999. *La truffe, la terre, la vie*. INRA Editions, Paris.
- Carvalho F. M., Souza R. C., Barcellos F.G., Hungria M., Vasconcelos A. T. R. 2010. Genomic and evolutionary comparisons of diazotrophic and pathogenic bacteria of the order Rhizobiales. *BMC Microbiology* 10 (1).
- Citterio B., Cardoni P., Potenza L., Amicucci A., Stocchi V., Gola G., Nuti M. 1995. Isolation of bacteria from sporocarps of *Tuber magnatum* Pico, *Tuber borchii* Vitt. and *Tuber maculatum* Vitt. W: Bonfante P., Nuti M., Stocchi V. [red.]. *Biotechnology of ectomycorrhizae. Molecular Approaches*. Springer US. 241-248.
- Deveau A., Palin B., Delaruelle C., Peter M., Kohler A., Pierrat J. C., Sarniguet A., Garbaye J., Martin F., Frey-Klett P. 2007. The mycorrhiza helper *Pseudomonas fluorescens* BBc6R8 has a specific priming effect on the growth, morphology and gene expression of the ectomycorrhizal fungus *Laccaria bicolor* S238N. *New Phytologist* 175 (4): 743-755.
- Fiedler H. P., Zahner H. 2001. Screening for new secondary metabolites from microorganisms. W: Braun V., Götz F. [red.]. *Microbial Fundamentals of Biotechnology*. Wiley-VCH Verlag. 16-51.
- Fierer N., Bradford M. A., Jackson R. R. 2007. Toward an ecological classification of soil bacteria. *Ecology* 88: 1354-1364.
- Foster K. R. 1988. Microenvironments of soil microorganisms. *Biology and Fertility of Soils* 6: 189-203.
- Fraç M., Jezierska-Tys S. 2010. Różnorodność mikroorganizmów środowiska glebowego. *Postępy Mikrobiologii* 49 (1): 47-58.

- Galus-Barchan A., Pasmionka I. 2014. Występowanie wybranych mikroorganizmów w glebie na obszarze Puszczy Niepołomickiej ze szczególnym uwzględnieniem grzybów pleśniowych. *Polish Journal of Agronomy* 17.
- Garbaje J. 1994. Tansley review no.76 helper bacteria: a new dimension to the mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist* 128 (2): 197-210.
- Garbaje J., Churin J. L., Duponnois R. 1992. Effects of substrate sterilization, fungicide treatment, and mycorrhization helper bacteria on ectomycorrhizal formation of pedunculate oak (*Quercus robur*) inoculated with *Laccaria laccata* in two peat bare-root nurseries. *Biology and Fertility of Soils* 13 (1): 55-57.
- Ipsilantis I., Sylvia D. M. 2007. Interactions of assemblages of mycorrhizal fungi with two Florida wetland plants. *Applied Soil Ecology* 35 (2): 261-271.
- Jankiewicz U. 2009. Charakterystyka i znaczenie piowerdyn bakterii z rodzaju *Pseudomonas*. *Postępy Mikrobiologii* 48 (4): 243-254.
- Kozdrój J. 2013. Metagenom źródło nowej informacji o mikroorganizmach glebowych. *Postępy Mikrobiologii* 52 (2).
- Krivtsov V., Bellinger E. G., Sigee D. 2005. Elemental composition of *Microcystis aeruginosa* under conditions of lake nutrient depletion. *Aquatic Ecology* 39 (2): 123-134.
- Lu W., Zhang W., Bai Y., Fu Y., Chen J., Geng X., Wang Y., Xiao M. 2010. A genetically engineered *Pseudomonas fluorescens* strain possesses the dual activity against phytopathogenic fungi and insects. *Journal Microbiology and Biotechnology* 20 (2): 281-6.
- Mello A., Murat C., Bonfante P. 2006. Truffles: much more than a prized and local fungal delicacy. *FEMS Microbiology Letters* 260: 1-8.
- Mysków W., Stachyra A., Zięba, S., Masiak D. 1996. Aktywność biologiczna gleby jako wskaźnik jej żyzności i urodzajności. *Rocz. Glebozn.* 47 (1): 2.
- Olivier J., Savignac, J., Sourzat, P. 2012. Truffe et Trufficulture. Périgueux, France: FANLAC.
- Padmanabhan V., Prabakaran G., Paily K. P., Balaraman K. 2005. Toxicity of a mosquitoicidal metabolite of *Pseudomonas fluorescens* on larvae & pupae of the house fly, *Musca domestica*. *Indian Journal of Medical Research* 121 (2): 116-119.
- Read D. J. 199. Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia* 47: 376-391.
- Rivera C. S., Blanco D., Oriá R., Venturini M. E. 2010. Diversity of culturable microorganisms and occurrence of *Listeria monocytogenes* and *Salmonella* spp. in *Tuber aestivum* and *Tuber melanosporum* ascocarps. *Food Microbiology* 27 (2): 286-293. DOI: 10.1016/j.fm.2009.11.001.
- da Rocha U. N., Van Overbeek L., Van Elsas J. D. 2009. Exploration of hitherto-uncultured bacteria from the rhizosphere. *FEMS Microbiology Ecology* 69 (3): 313-328.
- Rösch Ch., Mergel A., Bothe H. 2002. Biodiversity of denitrifying and dinitrogen-fixing bacteria in an acid forest soil. *Applied and Environmental Microbiology* 68 (8): 3818-3829.
- Saltarelli R., Ceccaroli P., Cesari P., Barbieri E., Stocchi V. 2008. Effect of storage on biochemical and microbiological parameters of edible truffle species. *Food Chemistry* 109 (1): 8-16.
- Sbrana C., Agnolucci M., Bedini S., Lepera A., Toffanin A., Giovannetti M., Nuti M. P. 2002. Diversity of culturable bacterial populations associated to *Tuber borchii* ectomycorrhizas and their activity on *T. borchii* mycelial growth. *FEMS Microbiology Letters* 211 (2): 195-201.
- Schulze J., Pöschel G. 2004. Bacterial inoculation of maize affects carbon allocation to roots and carbon turnover in the rhizosphere. *Plant and Soil* 267 (1-2): 235-241.
- Sierpińska A., Grodzki W. 2012. Badania nad wykorzystaniem *Bacillus thuringiensis* i entomopatogenicznych grzybów w ochronie lasu. W: Skrzecz I., Sierpińska A. [red.]. *Kierunki rozwoju patologii owadów w Polsce*. Wydawnictwa IBL, Sękocin Stary. 144-155.
- Spencer M., Ryu C. M., Yang K. Y., Kim Y. C., Kloepper J. W., Anderson A. J. 2003. Induced defence in tobacco by *Pseudomonas chlororaphis* strain O6 involves at least the ethylene pathway. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 63 (1): 27-34.
- Splittstoesser C. M., Kawanishi C. Y., Tashiro H. 1978. Infection of the European chafer *Amphimallon majalis* by *Bacillus popilliae*. Light and electron microscope observations. *Journal of Invertebrate Pathology* 3: 84-90.
- Splivallo R., Deveau A., Valdez N., Kirchoff N., Frey-Klett P., Karlovsky P. 2014. Bacteria associated with truffle-fruited bodies contribute to truffle aroma. *Environmental Microbiology*. DOI: 10.1111/1462-2920.12521.
- Solecka J., Ziemska J., Rajnisz A., Laskowska A., Guśpiel A. 2012. Promieniowce – występowanie i wytwarzanie związków biologicznie czynnych. *Postępy Mikrobiologii* 52 (1): 83-91.
- Stevenson L. G., Drake S. K., Murray P. R. 2010. Rapid identification of bacteria in positive blood culture broths by matrix-assisted laser desorption ionization-time of flight mass spectrometry. *Journal of Clinical Microbiology* 48 (2): 444-447.
- Torsvik V., Ovreas L. 2002. Microbial diversity and function in soil: from genes to ecosystems. *Current Opinion in Microbiology* 5 (3): 240-245.
- Whipps J. M. 2001. Microbial interactions and biocontrol in the rhizosphere. *Journal of Experimental Botany* 52: 487-511.

- Wojda I., Taszłow P. 2013. Heat shock affects host-pathogen interaction in *Galleria mellonella* infected with *Bacillus thuringiensis*. *Journal of Insect Physiology* 59 (9): 894-905.
- Wolińska A. 2010. Aktywność dehydrogenazowa mikroorganizmów glebowych i dostępność tlenu w procesie reoksydacji wybranych mineralnych gleb Polski. *Acta Agrophysica. Rozprawy i Monografie* 3.
- Wurst S., Wagenaar R., Biere A., Van der Putten W. H. 2010. Microorganisms and nematodes increase levels of secondary metabolites in roots and root exudates of *Plantago lanceolata*. *Plant and Soil* 329 (1-2): 117-126.
- Zwoliński J. 2005. Oznaczanie udziału grzybów i bakterii w biomase drobnoustrojów gleb leśnych. *Leś. Pr. Bad.* 4: 7-18.