

MAGDALENA MYGA-NOWAK, MAGDALENA MARCZAK, PIOTR KRUPA

Bakterie wspomagające rozwój ektomikoryz

Mycorrhiza helper bacteria

ABSTRACT

Myga-Nowak M., Marczak M., Krupa P. 2010. Bakterie wspomagające rozwój ektomikoryz. Sylwan 154 (12): 837-845.

Mycorrhiza is a symbiotic relationship that occurs among living root cells of plants and non-pathogenic fungi present in soil. Bacteria that take part in mycorrhiza formation were called mycorrhiza helper bacteria (MHB). Effective development of mycorrhiza depends on bacteria, fungi and plant species involved in that phenomenon. Paper presents main concepts of relationships among bacteria, fungi and plants.

KEY WORDS

mycorrhiza helper bacteria (MHB), bacteria-fungus relation

ADDRESSES

Magdalena Myga-Nowak – e-mail: magdalena_myga@yahoo.com

Magdalena Marczak – e-mail: m.marczak@ajd.czyst.pl

Piotr Krupa – e-mail: p.krupa@ajd.czyst.pl

Katedra Mikrobiologii i Biotechnologii, Akademia im. Jana Długosza; Armii Krajowej 13/15; 42-200 Częstochowa

Wstęp

Powszechnie przyjmuje się negatywną rolę bakterii w oddziaływaniu na rośliny, zwierzęta i inne organizmy żywe. Interakcje te nie zawsze są jednak szkodliwe. Znamy wiele przykładów symbiotycznego, wręcz mutualistycznego, współżycia bakterii z organizmami wyższymi. Jednym z nich są bakterie żyjące w ryzosferze, np. zasiedlające korzenie roślin motylkowych, oraz bakterie wspomagające mikoryzy. Doniesienia ostatnich lat wykazują bardzo ważną rolę symbioz mikoryzowych w życiu i rozwoju roślin. Ponieważ istnieje ścisła zależność pomiędzy roślinami, grzybami mikoryzowymi i bakteriami pomocniczymi, zagadnienia te winny być rozpatrywane łącznie.

Mikoryza jest symbiotyczną zależnością, powstającą pomiędzy żywymi komórkami korzeni roślin wyższych a niepatogenicznymi grzybami zasiedlającymi glebę. W przyrodzie zjawisko to jest regułą. Jego brak stanowi wyjątek, czego potwierdzeniem może być fakt, że co najmniej 95% gatunków roślin lądowych to rośliny mikotroficzne. Dzięki symbiozie z grzybami roślina jest lepiej zaopatrzona w wodę, związki mineralne i pierwiastki (P, Ca, N, K, Mg, Fe), co wielokrotnie zwiększa jej tolerancję na różnorakie stresy środowiskowe (np. susza, skażenie). Od czasów odkrycia przez Franciszka Kamińskiego tego zjawiska wyróżniamy zasadnicze trzy, następujące rodzaje mikoryz: ektomikoryzę, endomikoryzę oraz ektendomikoryzę. Gdy strzępki grzyba oplatają korzenie tworząc mufkę i wnikają między komórki kory pierwotnej korzenia, mówimy o ektomikoryzie. Symbioza ta charakterystyczna jest dla roślin drzewiastych i grzybów należących do *Basidiomycetes* i rzadziej *Ascomycetes*. Jeżeli strzępki grzybów dostają się do wnętrza komórek, mówimy o endomikoryzie. Ten rodzaj związku dotyczy głównie roślin zielnych

i grzybów rodzaju *Glomales*. Ektendomikoryza to forma symbiozy korzenia z grzybem mikoryzowym, której cechą charakterystyczną jest obecność, z reguły niepozornej, mufki grzybniowej wokół korzenia oraz sieci Hartiga. Strzępki grzyba zazwyczaj bezładnie przerastają komórki miękiszu kory pierwotnej i są przez roślinę słabo trawione. Ten typ symbiozy rozpowszechniony jest szczególnie w szkółkach, zwłaszcza o długim i intensywnym sposobie użytkowania, na glebach o wysokiej zawartości azotu i podwyższonym pH. Tworzą go grzyby należące do *Ascomycotina*, najczęściej z rodzaju *Wilcoxina* [Rudawska 2000].

Dawniej mikoryza była postrzegana jako forma symbiozy tylko pomiędzy korzeniami roślin i grzybami. Obecnie uważa się, że w procesie tym znaczącą rolę odgrywają także bakterie. Bowen i Theodorou [1979] oraz Garbaya i Bowen [1989] w swoich pracach zwracali uwagę na pozytywny bądź też negatywny wpływ bakterii ryzosferowych na rozwój mikoryz. Jednak koncepcja „mikoryzowych bakterii pomocniczych” (ang. mycorrhiza helper bacteria; MHB) została wprowadzona dopiero przez Garbaya [1994]. Pod terminem MHB rozumiemy nie tylko takie mikroorganizmy, które sprzyjają procesowi mikoryzy, ale też takie, które ten proces hamują.

Charakterystyka gatunków MHB

Bakterie MHB są modulatorami zjawiska mikoryzy. Mogą występować zarówno na powierzchni korzeni mikoryzowych, jak też w wewnętrznej przestrzeni między strzępkami grzybów w sieci Hartiga [Nurmiaho-Lassila i in. 1997; Bending i in. 2002]. Bakterie tworząc razem z grzybami swoistego typu konsorcja, oddziałują jednocześnie zarówno na fito-, jak i na mikrobionta, uczestnicząc w formowaniu i funkcjonowaniu symbioz mikoryzowych [Duponnois, Plenchette 2003]. Bakterie te nie mają ścisłej przynależności systematycznej, należą do wielu grup i rodzin. Liczne badania prowadzone w kierunku bakterii ryzosferowych wykazały, że są to głównie bakterie Gram ujemne. Na szczególną uwagę zasługują rodzaje: *Pseudomonas* [Duponnois, Garbaya 1991], *Burkholderia* [Poole i in. 2001], *Bradyrhizobium* [Xie i in. 1995], *Bacillus* [von Alten i in. 1993], *Paenibacillus* [Budi i in. 1999; Poole i in. 2001], *Rhodococcus* [Poole i in. 2001], *Streptomyces* [Poole i in. 2001; Schrey i in. 2005].

Problematyczną kwestią jest dokładne przyporządkowanie gatunku bakterii do gatunku grzyba [Frey-Klett, Garbaya 2005]. Niektóre gatunki grzybów wykazujące pozytywny efekt rozwoju mikoryz, powodują jednocześnie hamowanie wzrostu grzybów patogennych. Przykładem są bakterie z rodzaju *Streptomyces*. Hamują one rozwój grzybów *Heterobasidium annosum* i *Armillaria obscura* [Maier i in. 2006]. Należy jednak zaznaczyć, że wyniki uzyskano w warunkach *in vitro*, co nie zawsze jest pozytywnie weryfikowalne w środowisku. Często zdarza się, że bakterie MHB wzmacniają proces symbiozy mikoryzowej tylko jednego gatunku grzyba, a u innych hamują ustalenie związku grzyb-roślina (tab. 1, 2).

Oddziaływanie MHB na grzyba i roślinę

Podstawową rolą MHB jest wspomaganie interakcji między grzybem i rośliną, które w konsekwencji ma prowadzić do stabilnego stanu mikoryzy. Garbaya [1994] wyróżnia pięć mechanizmów oddziaływań MHB:

- wzmocnienie podatności korzeni roślin na zasiedlenie przez grzyba,
- ułatwienie rozpoznania grzyb-roślina,
- stymulacja wzrostu grzyba,
- stymulowanie kiełkowania zarodników grzybowych,
- modyfikacja warunków środowiska glebowego.

Tabela 1.

Przykłady gatunkowych oddziaływań bakteria-grzyb i ich wpływ na rozwój mikoryz
 Examples of bacteria-fungi interactions and their influence on mycorrhiza formation

MHB	Grzyb	Wpływ na mikoryzę
<i>Pseudomonas monteilii</i>	<i>Pisolithus</i>	+
	<i>Scloderma</i>	+
	<i>Glomus intraradices</i>	+
<i>Streptomyces</i> sp.	<i>Amanita muscaria</i>	+
	<i>Suillus bovinus</i>	+
	<i>Hebeloma cylindrosporum</i>	-
	<i>Paxillus involutus</i>	0
	<i>Heterobasidion annosum</i>	-
	<i>Armillaria obscura</i>	-

„+” pozytywny; „-” negatywny; „0” obojętny
 „+” positive; „-” negative; „0” neutral

Tabela 2.

Przykłady gatunkowych pozytywnych oddziaływań bakteria-grzyb-roślina
 Examples of positive bacteria-fungi-plant relationships

Grzyb	Bakteria	Roślina
<i>Amanita muscaria</i>	<i>Streptomyces</i>	<i>Picea abies</i> , <i>Pinus sylvestris</i> [Schrey i in. 2005]
<i>Suillus bovinus</i>	<i>Streptomyces</i>	<i>Picea abies</i> , <i>Pinus sylvestris</i> [Schrey i in. 2005]
<i>Laccaria bicolor</i> / <i>laccata</i>	<i>Pseudomonas fluorescens</i> <i>Pseudomonas</i> sp. <i>Bacillus</i> sp.	<i>Pseudotsuga menziesii</i> [Duponnois, Garbaye 1991]
<i>Laccaria fraterna</i>	<i>Bacillus</i> sp.	<i>Eucalyptus diversicolor</i> [Dunstan i in. 1998]
<i>Laccaria laccata</i>	<i>Pseudomonas</i> sp.	<i>Eucalyptus diversicolor</i> [Dunstan i in. 1998]
<i>Lactarius rufus</i>	<i>Paenibacillus</i> sp. <i>Burkholderia</i> sp.	<i>Pinus sylvestris</i> [Poole i in. 2001]
<i>Pisolithus alba</i>	<i>Pseudomonas monteilii</i>	<i>Acacia holosericea</i> [Founoune i in. 2002a]
	<i>Pseudomonas resinovorans</i>	
<i>Pisolithus</i> sp.	<i>Pseudomonas fluorescent</i>	<i>Acacia holosericea</i> [Founoune i in. 2002b]
<i>Rhizopogon luteolus</i>	nowy niezidentyfikowany gatunek bakterii	<i>Pinus radiata</i> [Garbaye, Bowen 1989]
<i>Rhizopogon vinicolor</i> <i>Laccaria laccata</i>	<i>Arthrobacter</i> sp.	<i>Pinus sylvestris</i> [Różycki i in. 1994]
Różne gatunki <i>Scleroderma</i> i <i>Pisolithus</i>	<i>Pseudomonas monteilii</i>	<i>Acacia</i> sp. [Duponnois, Plenchette 2003]
<i>Suillus luteus</i>	<i>Bacillus</i>	<i>Pinus sylvestris</i> [Bending i in. 2002]

Wyzolowane bakterie pochodzą z środowisk naturalnych
 Isolated bacteria came from natural environment

WZMOCNIENIE PODATNOŚCI ROŚLIN NA ZASIEDLANIE PRZEZ GRZYB. Podatność korzeni rośliny na zasiedlenie grzybem może przejawiać się wzrostem liczby korzeni. Bakterie produkują liczne i różnorodne mediatory, które mogą modyfikować podziały i różnicowanie komórek korzenia roślin. Do czynników tych można zaliczyć hormon IAA, który stymuluje tworzenie krótkich korzeni przez siewki [Garbaye 1994; Leveau, Lindova 2005]. Podobnie w przypadku bakterii związku mikoryzowego między *Paenibacillus* sp. EJP73 i *Burkholderia* sp. EJP67 a grzybem *Lactarius rufus* i sadzonkami sosny IAA powoduje rozrost korzeni [Bending, i in. 2006]. Podobne właściwości ma drugi czynnik wzrostowy produkowany przez wymienione wyżej bakterie, a mianowicie etylen [Kasaka i in. 1999]. Jedna z hipotez sugeruje, że flawonoidy i czynnik Nod

odpowiedzialne są za formowanie mikoryz. *Bradyrhizobium japonicum* pobudza produkcję flawonoidów soi poprzez produkcję czynnika Nod. Flawonoidy natomiast ułatwiają grzybom mikoryzowym kolonizację korzeni soi [Xie i in. 1995]. Ważne w tym procesie są także liczne enzymy bakterii, takie jak endonukleazy, celobiozy, pektynazy czy ksylazy [Gamalero i in. 2003]. Mogą one rozmiękczać i rozpuszczać blaszki środkowe i ściany komórkowe kory pierwotnej korzenia, przez co łatwiejsza jest penetracja przez strzępki grzyba [Garbaye 1994; Strzelczyk 1999; Rudawska 2000]. Badania wskazują, że *Pseudomonas fluorescens* 92 i *Pseudomonas fluorescens* BBc6 produkują celulazę [Gamalero i in. 2003]. W przypadku endonukleaz ich rola to ochrona roślin przed bakteryjnymi infekcjami [Liao i in. 1992; Ham i in. 2004].

Badania prowadzone na szczepie bakteryjnym *Pseudomonas fluorescens* BBc6R8 wykazały, że bakteria ta atakuje strzępki różnych grzybów ektomikoryzowych. W przypadku kontaktu z nimi tworzą strukturę biofilmu [Frey-Klett i in. 2007]. Tworzenie biofilmu charakterystyczne jest dla bakterii kolonizujących także grzybnie grzybów endomikoryzowych [Nurmiaho-Lassila i in. 1997; Sarand i in. 1999]. Grzybowe matabolity, tj. gromadząca się w strzępkach grzyba trechaloza (dwucukier), ułatwiają kolonizację strzępek przez bakterie i tworzenie biofilmu [Frey-Kellet i in. 2007]. Możliwe jest również wydzielanie przez bakterie *Streptomyces* sp. AcH 505 antybiotyku, auxofuranu, który wzmacnia wzrost *Amanita muscaria* oraz tworzenie biofilmu [Riedlinger i in. 2006].

UŁATWIENIE ROZPOZNANIA GRZYB-ROŚLINA. W rozpoznawaniu grzyba i rośliny znaczącą rolę odgrywają wydzielane przez nie hormony, enzymy, polisacharydy, związki fenolowe, pektyny i glikoproteiny, które ułatwiają rozpoczęcie formowania stanu mikoryzowego. Rola bakterii polega tu na chemicznej syntezie wielu z tych cząsteczek, a dodatkowo na degradacji lub transformacji sygnału z tych molekuł między grzybem i rośliną [Akiyama i in. 2005]. Bakterie uczestniczą także w modyfikacji ściany komórkowej rośliny, co znacząco wpływa na wzajemne rozpoznanie partnerów.

Osobną kwestią jest czy grzyby mogą wpływać na populację bakterii. Temu aspektowi oddziaływań poświęca się w literaturze niewiele miejsca. Jednak prowadzone w warunkach laboratoryjnych badania wykazały, że obecność w glebie *Pseudomonas fluorescens* BBc6R8 uzależniona jest od obecności *Laccaria bicolor* S238N [Frey-Klett i in. 2007].

STYMULACJA WZROSTU GRZYBA. Znaczącą rolę MHB jest wpływ na przeżywalność i rozwój grzyba w glebie. Przejawia się to przez regulację mechanizmów odżywiania grzyba oraz modyfikację jego cyklu komórkowego. W warunkach laboratoryjnych kultury grzybowe hodowano na ubogich podłożach. W przypadku gdy do podłoża zostały wprowadzone bakterie glebowe, następował znaczący wzrost grzyba. Dodatkowo, bakterie mogą także neutralizować metabolity grzybowe, które odpowiedzialne są za zahamowanie wzrostu grzybnia [Brule i in. 2001]. Bakterie produkujące kwas octowy lub jabłkowy dostarczają grzybowi, za pomocą tych związków, węgiel [Bending i in. 2006]. Z kolei przez rozkład amoniaku dostarczają azot [Rambelli 1973; Bending i in. 2006].

STYMULOWANIE KIEŁKOWANIA ZARODNIKÓW GRZYBOWYCH. Pierwsze spostrzeżenia dotyczące stymulowania kiełkowania zarodników grzyba przez bakterie zaobserwował już Mosse [1962]. Bakterie pobudzają kiełkowanie spor i form spoczynkowych grzybów, przez co sprzyjają rozprzestrzenianiu się grzybów mikoryzowych. Jednak mimo prowadzonych w tym kierunku badań, nie ma satysfakcjonujących wyników w pełni potwierdzających ten mechanizm [Garbaye 1994]. Pozbawiona bakterii hodowla *Glomus versiforme* charakteryzowała się zmniejszoną liczbą spor w porównaniu z hodowlą z bakteriami [Mayo, Davis 1986]. Spadek liczby spor,

który obserwowano w przypadku kiełkowania *Basidiomycetes*, stymulowany może być przez *Corynebacteria* i *Pseudomonas stutzeri* [Ali, Jackson 1989]. Prawdopodobnie czynnikiem odpowiedzialnym za to oddziaływanie jest rafinoza *Paenibacillus validus*. Powoduje ona wzrost i kiełkowanie spor *Glomus intraradices*, co potwierdzono w hodowlach laboratoryjnych [Hildebrandt i in. 2002, 2006].

MODYFIKACJA WARUNKÓW ŚRODOWISKA GLEBOWEGO. Bakterie żyjące w ryzosferze indukują w glebie procesy fizykochemiczne, które pośrednio mogą ułatwić infekcję mikoryzową [Rudawska 2000]. Bakterie stymulują pobieranie składników biogenych w strefie korzeniowej, co zwiększa zasymilowaną biomasę i powoduje wyraźny rozrost korzeni [Badura 2004]. Bakterie umożliwiają roślinie łatwiejsze przyswajanie fosforu [Calvaruso i in. 2007].

MHB ochraniają rośliny przed szkodliwym wpływem metali ciężkich. W przypadku grzybów, bakterie wyizolowane z terenów o dużym zanieczyszczeniu metali ciężkimi, powodują stymulowanie kiełkowania spor. Badania potwierdzające to stwierdzenie prowadzone były w warunkach *in vitro* przy wysokim skażeniu metalami ciężkimi. Bakterie wpływały w nich pozytywnie na zawiązywanie mikoryzy [Vivas i in. 2005]. Niektóre bakterie wykształcają siderofory, które odpowiedzialne są za łączenie jonów żelaza. MHB obniżają także stężenie fenoli w glebie wyprodukowanych przez grzyby mikoryzowe [Duponnois, Garbaye 1990]

Stężenie azotu i fosforu są również czynnikami limitującymi zawiązywanie mikoryz. Bakterie regulują ilość tych pierwiastków poprzez wiązanie tych jonów czy konkurencyjne wychwytywanie. *Pseudomonas fluorescens* obecny w ryzosferze powoduje zahamowanie wzrostu grzybów należących do rodzajów: *Rhizoctonia*, *Fusarium*, *Phytophthora* oraz *Heterobasidion*, chroniąc w ten sposób roślinę przed infekcjami wywołanymi przez te organizmy [Frey-Klett, Garbaye 2005].

Koncepcja oddziaływania bakterie-roślina-grzyb – poziom molekularny

Mechanizm oddziaływań bakteria-grzyb-roślina na poziomie molekularnym jest wciąż poznawany i badany. W obecności bakterii ulega zmianie profil genowy i białkowy grzybów [Frey-Klett, Garbaye 2005]. Niewiele wiadomo na temat molekuł produkowanych przez bakterie w celu inicjacji zjawiska mikoryzy. Prawdopodobnie regulują one cykl komórkowy grzyba, np. wzmacniając proliferację. Nie wiadomo jaka molekula uczestniczy w przekazywaniu sygnału do grzyba przez bakterię. Jednym z genów prawdopodobnie zaangażowanym w proces mikoryzacji jest AmCyp 40 kodujący białko bakteryjne odpowiedzialne za transdukcję sygnału do wzrostu i proliferacji grzyba. Wzmocniona jest ekspresja tego genu tylko wtedy, gdy MHB wywołują mikoryzację [Schrey i in. 2005].

Pojawiają się sugestie o horyzontalnym transferze genów odpowiedzialnych za biosyntezę antybiotyków między Gram dodatnimi bakteriami a grzybami [Buades, Moya 1996]. Mowa jest również o transferze genów kodujących enzymy hydrolityczne z bakterii do grzybów [Li i in. 1997; Liu i in. 1997]. Mechanizm transferu nie jest jeszcze poznany. MHB wpływające na rozwój ektomikoryz oraz endomikoryz regulują metabolizm tłuszczów w komórce grzyba. Zaobserwowano, że ilość mRNA kodującego kinazę pantotenianową, odpowiedzialną za kluczowy etap w biosyntezie koenzymu A, wyraźnie jest modyfikowana podczas oddziaływań *Pseudomonas fluorescens* Bc6R8 i *Laccaria bicolor* S238N [Deveau i in. 2007].

Gen *cipe* koduje białko o nieznannej funkcji u dwóch ektomykoryzowych grzybów: *Laccaria bicolor* S238N oraz *Pisolithus tinctorius*. Zauważono, że ilość tego białka ulega wyraźnemu wzros-

towi, gdy do hodowli podany jest antybiotyk konkamycyna A, specyficzny inhibitor V-ATPazy, produkowany przez *Streptomyces* [Deveau i in. 2007]. W badaniach prowadzonych na drożdżach *Saccharomyces cerevisiae* wskazano, że kompleks SAGA odpowiedzialny jest za regulację ekspresji około 10% genów. W przypadku *Pseudomonas fluorescens* Bc6R8 i *Laccaria bicolor* S238N duża podjednostka kompleksu SAGA (Tra1) jest również regulowana podczas wzajemnych oddziaływań tych dwóch partnerów mikoryzowych. Białko Tra pełni kluczową rolę podczas formowania się kompleksu transkrypcyjnego SAGA [Deveau i in. 2007]. Należy wymienić jeszcze kilka genów podlegających regulacji u grzyba podczas kontaktu z *Pseudomonas fluorescens* Bc6R8. FOX2 i syntetaza cytrynianowa są pod kontrolą czynnika Adr 1. Z kolei PEP karboksylaza i syntetaza acetylokoenzymu A znajdują się pod kontrolą czynnika Cat8, który to reguluje HAT [Tachibana i in. 2005].

Bakterie hamujące mikoryzę

Prowadzone doświadczenia wskazują również na obecność bakterii hamujących rozwój mikoryz (ang. mycorrhiza inhibitory bacteria; MIB) [Bowen 1979; Varese i in. 1996; Bending i in. 2002]. Przykładem tego typu organizmów są *Pseudomonas* sp. czy *Bacillus* sp. Są one również bakteriami wspomagającymi. Czy dana bakteria będzie wspomagającą, czy hamującą mikoryzację, zależy będzie od partnerów uczestniczących w zjawisku, czyli grzyba i rośliny [Brule i in. 2001]. Dodatkowo zmienne czynniki środowiskowe również mogą wpływać na różny charakter bakterii. *Pseudomonas fluorescens* BBc6R8 w obecności partnerów *Laccaria bicolor*-*Pseudotsuga menziesii* raz jest bakterią wspomagającą, raz hamującą mikoryzę, co uzależnione jest od środowiska rozwoju partnerów.

Podsumowanie

Poznanie wzajemnych zależności mikoryzowych i ryzosferowych ma duże znaczenie nie tylko teoretyczne. Wiedza ta jest niezbędna we współczesnej hodowli roślin, w rolnictwie, leśnictwie czy ogrodnictwie. Mikroorganizmy są istotnym elementem prawidłowego funkcjonowania systemów przyrodniczych [Badura 2004]. Działalność człowieka prowadzi do erozji gleby i niszczenia w niej życia biologicznego. Dlatego istotne jest utrzymanie właściwych proporcji składników glebowych, ale także odpowiednich populacji bakterii i grzybów. Mikroorganizmy, często niedoceniane, to coraz częściej narzędzie tzw. walki zintegrowanej. Jej celem jest ograniczenie do minimum kosztownych i często zbyt silnie ingerujących w środowisko technologii, służących niwelowaniu negatywnych efektów zanieczyszczeń, skażenia, na rzecz stymulowania rozwoju autochtonicznych grzybów i bakterii symbiotycznych. Coraz częściej stosuje się w tym celu wyselekcjonowane bakterie i grzyby w postaci szczepionek mikoryzowych. Przykłady zawarte w niniejszej pracy wykazują celowość biotechnologicznego wykorzystania grzybów mikoryzowych i MHB, szczególnie do wspomagania wzrostu i rozwoju roślin na terenach trudno odnawialnych.

Literatura

- Akiyama K., Matsuzaki K., Hayashi H. 2005. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature* 435: 824-827.
- Ali A. N., Jackson R. M. 1989. Stimulation of germination of spores of some ectomycorrhizal fungi by other microorganism. *Mycological Research* 93: 182-186.
- von Alten H., Lindemann A., Schonbeck F. 1993. Stimulation of vesicular-arbuscular mycorrhiza by fungicides or rhizosphere bacteria. *Mycorrhiza* 2: 167-173.
- Badura L. 2004. Czy znamy wszystkie uwarunkowania funkcji mikroorganizmów w ekosystemach lądowych? *Kosmos* 53: 264-265.

- Bending G. D., Aspray T. J., Whipps J. M. 2006. Significance of microbial interactions in the mycorrhizosphere. *Advances in Applied Microbiology* 60: 97-132.
- Bending G. D., Poole E. J., Whipps J. M., Read D. J. 2002. Characterization of bacteria from *Pinus sylvestris-Suillus luteus* mycorrhizas and their effect on root-fungus interactions and plant growth. *FEMS Microbiology and Ecology* 39: 219-227.
- Bowen G. D., Theodorou C. 1979. Interactions between bacteria and ectomycorrhizal fungi. *Soil. Biol. Biochem.* 11: 109-126.
- Brule C., Frey-Klett P., Pierrat J. C., Courrier S., Gerard F., Lemoine M. C., Rousset J. L., Sommer G., Garbaye J. 2001. Survival in the soil of the ectomycorrhizal fungus *Laccaria bicolor* and the effects of mycorrhiza helper *Pseudomonas fluorescens*. *Soil. Biol. Biochem.* 33: 1683-1694.
- Buades C., Moya A. 1996. Phylogenetic analysis of the isopenicillin-N-synthetase horizontal gene transfer. *Journal of Molecular Evolution* 42: 537-542.
- Budi S. W., van Tuinen D., Martinotti M. G., Gianinazzi S. 1999. Isolation from the *Sorghum bicolor* mycorrhizosphere of bacterium compatible with arbuscular mycorrhiza development and antagonistic towards soilborne fungal pathogens. *Applied and Environmental Microbiology* 65: 5148-5150.
- Buttner D., Lorenz C., Weber E., Bonas U. 2006. Targeting of two effectors protein classes to the type III secretion system by a HpaC and HpaB-dependeent protein complex from *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria*. *Mol. Microbiol.* 59: 513-527.
- Calvaruso C., Turpault M. P., Leclerc E., Frey-Klett P. 2007. Impact of ectomycorrhizosphere on the functional diversity of soil bacterial and fungal communities from a forest stand relation to nutrient mobilization processes. *Microbial Ecology* 54 (3): 567-577.
- 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: 743-755.
- Dunstan W. A., Malajczuk N., Dell B. 1998. Effects of bacteria on mycorrhizal development and growth of container grown *Eucalyptus diversicolor* F. Muell. Seedlings. *Plant and Soil* 201: 241-249.
- Duponnois R., Garbaye J. 1990. Some mechanism involved in growth stimulation of ectomycorrhizal fungi by bacteria. *Canadian Journal of Botany* 68: 2148-2152.
- Duponnois R., Garbaye J. 1991. Mycorrhization helper bacteria associated with the Douglas fir *Laccaria laccata* symbiosis: effects in aseptic and in glasshouse conditions. *Annales des Forestiers* 48: 239-251.
- Duponnois R., Plenchette C. 2003. A mycorrhiza helper bacterium enhances ectomycorrhizal and endomycorrhizal symbiosis of Australian *Acaria* Species. *Mycorrhiza* 13 (2): 85-91.
- Founoune H., Duponnois R., Ba A. M., Sall S., Branget I., Lorquin J., Neyra M., Chotte J. L. 2002a. Mycorrhiza helper bacteria stimulate ectomycorrhizal symbiosis of *Acaria holosericea* with *Pisolithus albus*. *New Phytologist* 153: 81-89.
- Founoune H., Duponnois R., Meyer J. M., Ba A. M., Chotte J. L., Neyra M. 2002b. Interactions between ectomycorrhizal symbiosis and fluorescent *Pseudomonads* on *Acaria holosericea*: isolation of mycorrhization helper bacteria (MHB) from a soudano-sahelian soil. *FEMS Microbiology and Ecology* 41: 37-46.
- Frey-Klett P., Garbaye J. 2005. Mycorrhiza helper bacteria: a promising model for the genomic analysis of fugal-bacterial interactions. *New Phytologist* 168: 4-8.
- Frey-Klett, Garbaye J., Tarkka M. 2007. The mycorrhiza helper bacteria revisited. *New Phytologist* 176: 22-36.
- Gamalero E., Fracchia L., Cavaletto M., Garbaye J., Frey-Klett P., Varese G. C., Martinotti M. G. 2003. Characterization of functional traits of two fluorescent pseudomonadas isolated from basidiomes of ectomycorrhizal fungi. *Soil Biol. Biochem.* 35: 55-65.
- Garbaye J. 1994. Helper bacteria: a new dimension to the mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist* 128: 197-210.
- Garbaye J., Bowen G. D. 1989. Stimulation of ectomycorrhizal infection of *Pinus radiata* by some microorganisms associated with the mantle of ectomycorrhizas. *New Phytologist* 112: 383-388.
- Garbaye J., Duponnois R. 1992. Specificity and function of mycorrhization helper bacteria (MHB) associated with the *Pseudotsuga menziesii-Laccaria laccata* symbiosis. *Symbiosis* 14: 335-344.
- Ham J. H., Cui Y., Alfano J. R., Rodriguez-Palenzuela P., Rojas C. M., Chatterjee A. K., Cllmer A. 2004. Analysis of *Erwinia chrysanthemi* EC16 pelE: UidA, pelL: UidA. and hrpN; UidA mutants reveals strain-specific a typical regulation of the Hrp type III secretion system. *Mol. Plant Microbe Interact.* 17: 184-194.
- Hildebrandt U., Janetta K., Bothe H. 2002. Towards growth of arbuscular mycorrhizal fungi independent of a plant host. *Applied and Environmental Microbiology* 68: 1919-1924.
- Hilderbrandt U., Ouziad F., Marner F. J., Bothe H. M. 2006. The bacterium *Paenibacillus validus* stimulates growth of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus interradices* typ to the formation of fertile spores. *FEMS Microbiology Letters* 254: 258-267.
- Kasaka D. D., Myllyla R., Cooper J. B. 1999. Auxin transport inhibitors act through ethylene to regulate dichotomous branching of lateran root meristems in pine. *New Phytologist* 142: 49-58.

- Leveau J. H. J., Lindova S. E. 2005. Utilization of the plant hormone indole-3-acetic acid for growth by *Pseudomonas putida* strain 1290. *Appl. Environ. Microbiology* 71: 2365-2371.
- Li X. L., Chen H., Ljungdahl L. G. 1997. Monocentric and polycentric anaerobic fungi produce structurally related cellulase and xylanase. *Applied and Environmental Microbiology* 63: 628-635.
- Liao C. H., Sasaki K., Nagahashi G., Hicks K. B. 1992. Cloning and characterization of a pectate lyase gene from the soft-rotting bacterium *Pseudomonas viridiflava*. *Mol. Plant Microbe Interact.* 5: 301-308.
- Liu J. H., Selinger L. B., Hu Y. J., Moloney M. M., Cheng K. J., Beauchemin K. A. 1997. An endoglucanase from the anaerobic fungus *Orpinomyces joyonii*: characterization of the gene and its product. *Canadian Journal of Microbiology* 43: 477-485.
- Maier A., Riedlinger J., Fiedler H. P., Hampp R. 2004. *Actinomycetales* bacteria from a spruce stand: characterization and effects on growth of root symbiotic and plant parasitic soil fungi in dual culture. *Mycological Progress* 3: 129-136.
- Mayo K., Davis R. E. 1986. Stimulation of germination of spores of *Glomus versiforme* by spore-associated bacteria. *Mycologia* 78: 426-431.
- Molina M. A., Ramos J. L., Espinosa-Urgel M. 2006. A two-partner secretion system is involved in seed and root colonization and iron uptake by *Pseudomonas putida* KT2440. *Environ. Microbiol.* 8: 639-647.
- Mosse B. 1962. The establishment of vesicular-arbuscular mycorrhiza under aseptic conditions. *Journal of General Microbiology* 27: 509-520.
- Nurmiaho-Lassila E. L., Timones S., Hahtela K., Sen R. 1997. Bacterial colonization patterns of intact *Pinus sylvestris* mycorrhizospheres in dry pine forest soil: an electron microscopy study. *Canadian Journal of Microbiology* 43: 1017-1035.
- Poole E. J., Bending G. D., Whipps J. M., Read D. J. 2001. Bacteria associated with *Pinus sylvestris*-*Lactarius rufus* ectomycorrhizas and their effect on mycorrhiza formation *in vitro*. *New Phytologist* 151: 743-751.
- Rambelli A. 1973. The rhizosphere of mycorrhizae. W: Marks G. C., Kozłowski T. T. [red.]. *Ectomycorrhizae, their Ecology and Physiology*. New York Academic Press.
- Riedlinger J., Schrey S. D., Tarkka M. T., Hampp R., Kapur M., Fiedler H. P. 2006. Auxofuran, a novel substance stimulating growth of fly agaric, produced by the mycorrhiza helper bacterium *Streptomyces Ach 505*. *Applied and Environmental Microbiology* 72: 3550-3557.
- Różycki H., Kampert M., Strzelczyk E., Li C. Y., Perry D. A. 1994. Effect of different soil bacteria on mycorrhizae in pine (*Pinus sylvestris* L.). *Folia Forestalia Polonica (Forestry)* 36: 91-102.
- Rudawska M. 2000. Ektomikoryza jej znaczenie i zastosowanie w leśnictwie. Instytut Dendrologii PAN, Kórnik.
- Sarand I., Timonnen S., Nurmiaho-Lassila E. L., Koivula T., Hahtela K., Romantschuk M., Sen R. 1999. Microbial biofilms and catabolic plasmid harbouring degradative fluorescent pseudomonads in Scots pine mycorrhizospheres developed on petroleum contaminated soil. *FEMS Microbiology and Ecology* 27: 115-126.
- Schrey S. D., Schellhammer M., Ecke M., Hampp R., Tarkka M. T. 2005. Mycorrhiza helper bacterium *Streptomyces Ach 505* induces differential gene expression in the ectomycorrhizal fungus *Amanita muscaria*. *New Phytologist* 168: 205-216.
- Strzelczyk E. 1999. Wytwarzanie regulatorów wzrostu roślin (fitohormonów) i witamin z grupy B przez drobnoustroje gleb leśnych i grzyby ektomikoryzowe. *Post. Mikrobiol.* 38 (2): 119-139.
- Tachibana C., Yoo J., Tagne J. B., Kacherovsky N., Lee T. 2005. Combined global localization analysis and transcriptome data to identify gene that are directly coregulated by Adr1 and Cat8. *Molecular Cell and Biology* 25: 2138-2146.
- Varese G. C., Portinaro S., Trotta A., Scannerini S., Luppi Mosca A. M., Martinotti M. G. 1996. Bacteria associated with *Suillus grevillei* sporocarps and ectomycorrhizae and their effect on *in vitro* growth of the mycobiont. *Symbiosis* 21: 129-147.
- Vivas A., Barea J. M., Azcon R. 2005. *Brevibacillus brevis* isolated from cadmium or zinc-contaminated soil improves *in vitro* spore germination and growth of *Glomus mosseae* under high Cd or Zn concentrations. *Microbial Ecology* 49: 416-424.
- Xie Z. P., Staehelin C., Vierheilig H., Wiemken A., Jabbouri S., Brought W. J., Vogeele-Langer R., Boller T. 1995. Rhizobial nodulation factors stimulates mycorrhizal colonization of nodulating and nonnodulating soybeans. *Plant Physiology* 108: 1519-1525.

SUMMARY

Mycorrhiza helper bacteria

Mycorrhiza has been recognised for many years, but no earlier than in 1980-1990s it was accepted that also bacteria are involved in the formation of that phenomenon. These organisms were

called mycorrhiza helper bacteria (MHB). Rhizosphere research revealed that MHB includes mostly G- bacteria of *Pseudomonas*, *Burkholderia*, *Bradyrhizobium*, *Bacillus*, *Rhodococcus* and *Streptomyces*. Precise assignment of the bacteria and fungi species is still problematic issue [Frey-Klett, Garbaye 2005]. It is an often situation when bacteria species strengthens mycorrhiza symbiosis of only one fungi species, while weakens fungi-plant relationship in case of other (tab. 1, 2). According to Garbaye [1994] MHB influence fungi and plants by increase of roots vulnerability to fungi colonisation, assistance in fungi-plant recognition process, stimulation of fungi growth and modification of soil environment. Precise recognition of mechanisms of bacteria influence on fungi and plants as well as species assignment will support utilisation of mycorrhiza in biotechnology, especially as far as reclamation of post-industrial areas is concerned.