

MAGDALENA MARCZAK, MAGDALENA MYGA-NOWAK, PIOTR KRUPA

Ekologiczne aspekty współżycia roślin z grzybami

Ecological aspects of symbiotic associations between plants and fungi

ABSTRACT

Marczak M., Myga-Nowak M., Krupa P. 2010. Ekologiczne aspekty współżycia roślin z grzybami. Sylwan 154 (4): 234-241.

Mycorrhiza is one of the most common forms of symbiotic association between plants and fungi occurring in nature. It is formed by hyphae of a fungus with the roots of a plant. Such symbiotic associations are currently estimated to occur in approximately 75% of trees. The presented study is an attempt to enlighten multifaceted ecological aspects of the symbiosis between plants and fungi with special consideration given to the favourable effect of a fungus on the health condition and growth of a plant.

KEY WORDS

mycorrhiza, mycorrhizal fungi, symbiotic association, ecological stress

ADDRESSES

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

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

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

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

Wstęp

Gdy przed 460 mln lat prymitywne rośliny zaczynały podbój środowiska lądowego, towarzyszyły im już symbionty grzybowe. Być może był to jeden z tych czynników, który ułatwił roślinom opanowanie nowych ekosystemów [Simon i in. 1993].

Pomimo ogromnej różnorodności zarówno w budowie anatomicznej, jak i funkcjonowaniu zjawisko mikoryzy przetrwało do dziś i jest zjawiskiem powszechnym. Szacuje się, że ponad 75% drzew tworzy związki symbiotyczne z grzybami. Udział mikotroficznych roślin zielonych jest jeszcze wyższy (95%). Rola mikoryz sprowadza się do dwóch podstawowych funkcji: efektywniejszego dostarczania korzeniom wody i soli mineralnych oraz szeroko rozumianej ochrony roślin zarówno przed patogenami, jak i skutkami stresu ekologicznego wywołanego przez skażenia środowiska. Zwłaszcza ten ostatni aspekt budzi głębokie zainteresowanie naukowców, gdyż różnorodna aktywność człowieka oraz rozwój przemysłu i transportu sprzyjają postępującej degradacji środowiska przyrodniczego. Dla roślin niebezpieczne jest zwłaszcza stale zwiększające się skażenie gleby metalami ciężkim. Struktura grzybokorzeni może stanowić czynnik minimalizujący ten niekorzystny wpływ [Krupa 2004].

Terminu mikoryza po raz pierwszy użył Frank w 1885 roku do określenia zmodyfikowanej struktury korzeni drzew zasiedlonych przez grzyby symbiotyczne. W dosłownym tłumaczeniu mikoryza oznacza grzybokorzeń [Finlay 2008], a opisuje zjawisko symbiotycznego, mutualistycznego współżycia korzeni roślin ze strzępkami grzybów. Wyróżnia się trzy podstawowe typy mikoryz: ektomikoryzę – tworzoną najczęściej przez rośliny drzewiaste i *Macromycetes*,

endomikoryzę – która cechuje głównie rośliny zielne z *Micromycetes* oraz ekt-endomikoryzę, czyli tzw. mikoryzę mieszaną. Korzyści współżycia dla symbiontów są obopólne. Grzyb ułatwia roślinie pobór wody i składników mineralnych z podłoża, a w zamian uzyskuje od rośliny związki organiczne niezbędne do jego wzrostu i rozwoju. Jednakże głębsza analiza zjawiska ukazuje o wiele bardziej złożone aspekty tego współżycia (ryc.). Niniejsze opracowanie zwraca uwagę na niektóre z nich.

Pobieranie składników mineralnych

Zdolność do pobierania składników mineralnych przez strzępki grzybów mikoryzowych została dobrze udokumentowana [Smith, Read 1997; Sharma i in. 1997; Sawers i in. 2008]. Udowodniono, iż mikoryzy znacznie wpływają na intensyfikację poboru przez roślinę fosforu, ale także wapnia, azotu, potasu, magnezu i żelaza [Jentsche, Godbold 2000; Cinn, Dighton 2000]. W przypadku ektomikoryzy i mikoryzy arbuskularnej strzępki grzybów znacznie zwiększają powierzchnię chłonną korzeni [Read 1991]. Strzępki są zdolne do penetracji miejsc, które w przypadku braku symbionta nie byłyby dostępne dla rośliny. Aktywny pobór składników odżywczych, takich jak fosforany, uwidacznia znaczenie mikoryz dla wzrostu i rozwoju roślin. Deficytowi fosforu w nadziemnych częściach rośliny bardzo często towarzyszy brak lub słabo wykształcona muffka [Simard 2003]. U niektórych gatunków grzybów EM (ang. Ecto-Mycorrhizal Fungi) występują specyficzne struktury, tzw. ryzomorfy, ułatwiające transport składników odżywczych na znacznych odległościach. Doniesienia ostatnich lat udowadniają, że strzępki grzyba samodzielnie lub przy współpracy z innymi mikroorganizmami – bakterie wspomagające MHB (ang. Mycorrhiza Helper Bacteria) – mają zdolność do aktywnego uwalniania składników z cząstek mineralnych, a także sprzyjają procesom wietrzenia powierzchni skalnych [Landeweert i in.



Ryc.

Zróżnicowanie ekologicznej roli mikoryzy
Various ecological roles of mycorrhiza

2001]. W przypadku AM (ang. Arbuscular Mycorrhizal Fungi) pojawiają się argumenty mówiące o tym, że efekt wietrzenia minerałów związany jest z synergistycznymi interakcjami grzybów i bakterii, które samodzielnie wykazują zdolności do rozpuszczania związków mineralnych, np. fosofru. Za procesy wietrzenia skał odpowiedzialne są strzępki grzybów mikoryzowych wykazujące zdolność do produkcji kwasów organicznych LMW [Ahonon-Jonnarth i in. 2000]. W swych badaniach Jongmans i in. [1997] zwrócili uwagę na fakt, że podatne na wietrzenie minerały na powierzchni gleby i płyty granitowe rozciągające się pod lasami iglastymi Europy były masowo poprzecinane cylindrycznymi otworami o niewielkiej średnicy. Choć etiologia tego zjawiska nie jest do końca wyjaśniona, autorzy spekulują, że może być efektem działania grzybów, które w szczytowych częściach swych strzępek produkują właśnie kwasy organiczne LMW. Według tej teorii roślina-gospodarz mogłaby uwalniać specyficzne czynniki niezbędne do uwolnienia składników odżywczych, a strzępki grzybów wytwarzają kanały umożliwiające transport tych składników z odległych miejsc do tkanek rośliny. Zjawisko to potwierdzają także badania Wallandera i in. [2002], który użył promieniowania X do analizy zawartości grzybowych ryzomorf. Analiza ta jednoznacznie potwierdziła przypuszczenia, że gatunki *Rhizopogon* miały zdolność do przemieszczania znacznych ilości P i K z komponentów mineralnych i miki. Prawdopodobnie ten sposób transportu był jednym z głównych sposobów na dostarczanie tych pierwiastków drzewom.

Grzyby mikoryzowe wykazują zdolności do translokacji N i P z organicznych polimerów takich jak pollen, martwe nicienie, mikrostawonogi glebowe, ściółka oraz strzępki saprofityczne [Lindahl i in. 1999; Read, Perez-Moreno 2003]. To zjawisko jest szczególnie korzystne w przypadku grzybów mikoryzowych zasiedlających ekosystemy wrzosowisk oraz w przypadku grzybów EM zasiedlających ekosystemy lasów borealnych, w których N i P są niedostępne dla roślin samożywnych. W ekosystemach tych dominujące gatunki roślin są pozbawione niezbędnych składników pokarmowych.

Mikoryzy a obieg węgla

Asymilaty dostarczane przez rośliny do grzyba to źródło energii potrzebnej do wzrostu i rozwoju grzybów zarówno EM, jak i AM. Do dziś nie wiadomo czy symbionty grzybowe są zdolne do degradacji celulozy i ligniny oraz czy mogą korzystać z tych źródeł węgla do budowy własnych tkanek. W przypadku grzybów EM synteza mannitolu i trehalozy stanowi przyczynę gradientu stężenia, dzięki któremu możliwy jest transport sacharozy do strzępek grzyba. Stwierdzono, że 15-28% węgla pochodzącego z fotosyntezy roślin jest transportowane do symbionta grzybowego. Normalna flora glebowa charakteryzuje się wysoką efektywnością w inkorporacji węgla w stosunku do ich biomasy. W przypadku organizmów symbiotycznych sytuacja przedstawia się zupełnie inaczej. Roślina ponosi wysokie straty węgla, a jej produkcja biomasy jest niska. Liczne badania wykazały, że rośliny w układzie symbiotycznym mogą zwiększać szybkość fotosyntezy w celu skompensowania wydatków energii na potrzeby partnera mikrobiologicznego. Roślina osiąga ten cel przez zwiększenie powierzchni liści i wzrost wiązanego CO₂ przez jednostkę wagową liści [Paul, Clark 2000]. Powstanie wewnątrzglebowych systemów komunikacyjnych pomiędzy roślinami różnych gatunków przy pomocy strzępek grzybów umożliwia roślinom wzajemną komunikację i transfer węgla pomiędzy roślinami rosnącymi na wyższych piętrach a rosnącymi poniżej i mającymi problemy z asymilacją tego pierwiastka z atmosfery [Högberg i in. 1999]. Transfer węgla do strzępek grzybów jest niezbędny do produkcji wielu enzymów, antybiotyków, kwasów organicznych i innych związków wpływających na degradację organicznych substratów i zapewniających linię ochrony rośliny-gospodarza. Grzyby syntetyzują

ponadto szereg glikoprotein (np. glomaliny), które są wodoodpornymi agregatami stabilizującymi poziom nawodnienia gleby i wykazującymi właściwości przeciwerozyjne [Johansson i in. 2004]. Strzępki grzybów umożliwiają także przepływ asymilatów pomiędzy roślinami zielonymi i tymi, które nie przeprowadzają procesu fotosyntezy [Finlay 2008]. Zdania na temat znaczenia ekologicznego transferu węgla pomiędzy roślinami za pomocą strzępek grzybów są podzielone. Gdy część autorów uważa, że zjawisko to ma duże znaczenie ekologiczne, inni są zdania, że nie należy mu przypisywać aż tak dużej rangi [Robinson, Fitter 1999; Pfeffer i in. 2004].

Wpływ na ekosystemy roślinne

W eksperymentach polegających na zwiększaniu różnorodności symbiontów grzybowych AM na danym terenie uzyskano także jednoczesny wzrost bioróżnorodności roślinnej. Konsekwencją tego była również wzrastająca produktywność ekosystemów [van der Heijden i in. 1998]. Wyniki te zwracają uwagę na fakt, że zmiany gatunkowe grzybów mikoryzowych w środowisku glebowym kierują zmianami, jakie zachodzą na powierzchni gleby. Prawdopodobnie ta potwierdza przypuszczenie, jakie zrodziło się podczas badań molekularnych nad mikoryzami, sugerujące, że stopień zróżnicowania grzybów mikoryzowych jest znacznie wyższy niż do tej pory przypuszczano. Pojawienie się w układzie nowego symbionta grzybowego prowadzi do zwiększenia się bioróżnorodności gatunkowej roślin, a także sprzyja możliwości przetrwania w niekorzystnych warunkach środowiska. Prawdopodobnie jest to efekt istnienia specyficznych kombinacji roślin-grzyb [van der Heijden i in. 1998].

Łagodzenie skutków stresu ekologicznego

Obecność grzybów mikoryzowych ma zasadnicze znaczenie dla roślin zwłaszcza w sytuacjach niekorzystnych zmian w środowisku. Mogą one być spowodowane wieloma czynnikami, np. obecnością metali ciężkich w glebie, wzrostem jej kwasowości, suszą czy pojawieniem się reaktywnych form tlenu, które generują tzw. stres oksydacyjny [Finlay 2008]. Strzępki grzybów oprócz zdolności do pobierania podstawowych kationów, ograniczania ich strat przez ługowanie, jak również uwalnianie składników mineralnych poprzez wzmaganie procesów wietrzenia skał, ułatwiają także roślinom pobieranie składników mineralnych. Zmniejszenie toksyczności metali glebowych grzyby uzyskują poprzez produkcje związków chelatujących, np. kwasu szczawowego [Ahonen-Jonnarth i in. 2000]. Mechanizm tego transportu przez niektórych badaczy porównywany jest do „hydraulicznej windy”, dzięki której wzrasta zdolność do pobierania także innych składników odżywczych. Liczne badania udowodniły, że grzyby mikoryzowe odgrywają znaczącą rolę w łagodzeniu stresu ekologicznego wywołanego obecnością w glebie metali ciężkich. Obecność symbionta grzybowego ogranicza szkodliwy wpływ metali na wzrost i rozwój roślin [Krupa 2004]. Badania Meharg i Cairney [2000] udowodniły korzystny wpływ grzybów mikoryzowych na remediację trwałych zanieczyszczeń organicznych (polichlorowane bifenyle, wielopierścieniowe węglowodory aromatyczne, chlorowane fenyle, pestycydy). Podobne wyniki uzyskano w badaniach polegających na degradacji aromatycznych herbicydów (kwasu 2,4-dichlorofenoksyoctowego) przez grzyby ektomikoryzowe i mikoryzę erikoidalną [Donnelly i in. 1993]. W badaniach Meharg i in. [1997] udowodniono również, że zdolność do biodegradacji 2,4-dichlorofenylu przez dwa gatunki grzybów ektomikoryzowych *Paxillus involutus* i *Suillus variegatus* jest znacznie wyższa, jeżeli grzyby te znajdują się w układzie symbiotycznym z sosną *Pinus sylvestris*. W innych eksperymentach [Meharg i in. 1997] szczep *Suillus variegatus* prowadził biodegradację 2,4,6-trinitrotoluenu, ale wykorzystanie gatunku w procesach bioremediacji było możliwe dzięki obecności roślin wyższych, od których strzępki grzybów

bezpośrednio otrzymywały związki węgla i dzięki czemu mogły swobodnie wzrastać w zanieczyszczonym środowisku. Część tych związków była także udostępniana bakteriom towarzyszącym, których obecność dodatkowo stabilizowała związki symbiotyczne grzyb-roślina [Sun i in. 1999].

Obecność toksycznych metali jest przyczyną stresu oksydacyjnego, a liczne badania nad mikoryzami sugerują, że grzyby mogą być zdolne do regulacji genów odpowiedzialnych z produkcję białek enzymatycznych skierowanych do walki z RFT (reaktywnymi formami tlenu). Lanfroanco i in. [2005] w swych badaniach przedstawili dowody, że dysmutaza ponadtlenkowa Cu/Zn obecna w mikoryzie arbuskularnej zapobiega nadmiernemu wzrostowi poziomu RFT. Inne badania sugerują, że grzyby mikoryzowe minimalizują skutki stresu oksydacyjnego wywołanego obecnością metali ciężkich poprzez indukcję syntazy glutationowej [Ott i in. 2002; Schützendübel, Polle 2002]. Zewnątrz- i wewnątrzkomórkowy mechanizm zwiększający poziom tolerancji roślin na pojawiający się stres oksydacyjny bez wątplenia jest zasługą symbionta grzybowego [Bellion i in. 2006]. Nie do końca wiadomo, w jaki sposób tolerancja na metale wytworzona w komórkach grzybów ogranicza transfer metali do gospodarza roślinnego. Według niektórych ograniczenie wnikania metali do korzeni roślin spowodowane jest wytworzeniem bariery fizycznej przez grzybnięć ektomikoryzową w postaci mufki mikoryzowej otaczającej szczelnie korzenie chłonne [Krupa 2004]. Poza tym na zewnątrz mufki grzyby wydzielają śluz, który wiąże metale ciężkie [Tamp 1995]. Najefektywniejszym mechanizmem prawdopodobnie jest zapobieganie przemieszczania się metali ciężkich do komórek roślinnych poprzez akumulowanie ich w ścianie komórkowej grzybów, zwłaszcza w zewnętrznej jej części. Metale ciężkie mogą być skutecznie hamowane w śluzie, metabolicznie usuwane przez grzyba lub przekształcane wewnątrz strzępek w formę nietoksyczną [Krupa 2004].

Interakcje z innymi mikroorganizmami. Ochrona przed patogenami

Grzyby zwiększając powierzchnię chłonną systemu korzeniowego rośliny tworzą równocześnie większą powierzchnię interakcji z innymi mikroorganizmami glebowymi. Interakcje te mogą być zarówno synergistyczne, rywalizujące, ale także typowo antagonistyczne [Johansson i in. 2004]. Wpływ symbioz na wzrost i rozwój roślin przedstawili w swych badaniach Artursson i in. [2005]. Zasadnicze znaczenie ma to w zrównoważonych agrokulturach czy biorekultywacjach. Odkryto, że bakterie mające zdolność do wiązania azotu rosną w bliskim sąsiedztwie strzępek grzybów AM, a także w towarzystwie tuberkulinowych korzeni EM [Izumi i in. 2006]. Te trójdzienne układy symbiotyczne mogą odgrywać istotną rolę w sytuacjach niedoboru azotu w glebie. Eksperymenty Artursson i in. [2005] z wykorzystaniem T-RFLP i nukleotydowych analogów bromodeoxy-urydyny wykazały, że zaszczepienie grzybami AM indukowało aktywność bakterii wspomagających mikoryzację korzeni koniczyny i pszenicy. Wiadomo także, że niektóre bakterie wykazują korzystną rolę w stymulowaniu kolonizacji korzeni roślin przez grzyby ektomikoryzowe [Frey-Klett i in. 2007]. Zróżnicowany wpływ bakterii na żywe i martwe strzępki grzybów sugeruje, że bakterie mogą funkcjonować pierwotnie jako saprobionty rozkładające martwe strzępki, podczas gdy inne oddziałują tylko z żywymi tkankami [Toljander i in. 2006]. Badania *in vitro* z zastosowaniem grzybów AM jednoznacznie udowadniają, że ich wydzieliny działają stymulująco na ryzosferowe bakterie wspomagające [Toljander i in. 2007]. Badania Sun i in. [1999] wykazały natomiast, że wytwarzanie i zwrotne wchłanianie płynnej wydzieliny przez strzępki grzybów EM jest ważnym mechanizmem regulującym warunki środowiska wewnątrzglebowego (ryzosfery), tworzenia powierzchni niezbędnej do wymiany

składników mineralnych i związków węgla w układzie roślina-gleba i roślina-mikroorganizmy glebowe. Nieoceniona jest także rola ochronna, jaką grzyby pełnią w stosunku do rośliny-gospodarza. Polega ona na ograniczeniu ataku patogenów na system korzeniowy. Odbywa się to na kilku płaszczyznach, m.in. przez stworzenie przez strzępki grzyba tzw. mufki, która otulając korzenie tworzy fizyczną barierę utrudniającą wnikanie patogenów. Może ona także degradować toksyny i enzymy patogenów wnikających do korzeni. Symbionty grzybowe konkurują z patogenami o pokarm oraz sprzyjają rozwojowi mikroorganizmów antagonistycznych w stosunku do gatunków patogennych [Linderman 1988]. Ponadto w wielu badaniach udowodniono, że grzyby odpowiedzialne są za produkcję antybiotyków hamujących wzrost patogenów czy nawet pobudzanie rośliny do produkcji, a następnie zewnątrzkomórkowego wydzielania różnych substancji (np. fenoli, fitoaleksynów), które mogą hamować wzrost, a w skrajnych przypadkach zabić potencjalnego patogena.

Podsumowanie

Postęp cywilizacyjny związany z rozwojem przemysłu i transportu niesie za sobą degradację środowiska naturalnego i stwarza roślinom coraz trudniejsze warunki do prawidłowego rozwoju. W tym kontekście nowego znaczenia nabiera współżycie mikroorganizmów z roślinami wyższymi. Znaczenie to jest tym większe, im mniej korzystne warunki wzrostu panują na danym terenie. Ochronne właściwości grzybów przejawiają się na wielu płaszczyznach współżycia, od ułatwienia roślinom pobierania wody i składników mineralnych z podłoża do zabezpieczenia ich przed wieloma czynnikami stresogennymi, takimi jak jony metali ciężkich czy susza. Badania ostatnich lat wykazują, że na terenach zdegradowanych szanse przeżycia mają tylko rośliny drzewiaste, które współżyją z właściwym partnerem grzybowym.

Niniejsze opracowanie wskazuje jak związki symbiotyczne między grzybami a roślinami wyższymi są ważne w środowisku przyrodniczym oraz jak ważną rolę te układy odgrywają w ekosystemach zdegradowanych.

Wraz z postępującą degradacją środowiska wzrasta zainteresowanie sposobami remediacji. Biologiczne sposoby oczyszczania gleb najlepiej spełniają kryteria ochrony środowiska. W powiązaniu z tym tematem rośnie zainteresowanie układami mikoryzowymi. Naukowcy podejmują nowe projekty badawcze mające na celu dogłębne poznanie zjawiska mikoryzy. Obiecujące efekty stosowanych szczepionek grzybowo-bakteryjnych przekonują użytkowników komercyjnych preparatów mikoryzowych do stosowania tej specyficznej formy pomocy roślinom rosnącym zarówno na terenach trudnoodnawialnych, jak i w przydomowych ogródkach.

Literatura

- Ahonen-Jonnarh U., van Hees P. A. W., Lundström U. S., Finlay R. D. 2000. Production of organic acids by mycorrhizal and non-mycorrhizal *Pinus sylvestris* L. seedlings exposed to elevated concentrations of aluminium and heavy metals. *New Phytologist* 146: 557-567.
- Artursson V., Finlay R. D., Jansson J. 2005. Combined bromodeoxyuridine immunocapture and terminal-restriction fragment length polymorphism analysis highlights differences in the active soil bacterial metagenome due to *Glomus mosseae* inoculation or plant species. *Environmental Microbiology* 7: 1952-1966.
- Bellion M., Courbot M., Jacob C., Blaudez D., Chalot M. 2006. Extracellular and cellular mechanisms sustaining metal tolerance in ectomycorrhizal fungi. *FEMS Microbiology Letters* 254: 173-181.
- Conn C., Dighton J. 2000. Litter quality influence on decomposition, ecto-mycorrhizal community structure and mycorrhizal root surface amid phosphatase activity. *Soil Biol. Biochem.* 32: 489-496.
- Donnelly P. K., Entry J. A., Crawford D. L. 1993. Degradation of atrazine and 2,4-dichlorophenoxyacetic acid by mycorrhizal fungi at 3 nitrogen concentrations in vitro. *Applied and Environmental Microbiology* 59: 2642-2647.
- Finlay R. D. 2008. Ecological aspects of mycorrhizal symbiosis: with special emphasis on the functional diversity of interactions involving the extraradical mycelium. *Journal of Experimental Botany* 59.

- Frey-Klett J., Garbaye J., Tarkka M. 2007. The mycorrhiza helper bacteria revisited. *New Phytologist* 176: 22-36.
- Högberg P., Plamboeck A. H., Taylor A. F. S., Fransson P. M. A. 1999. Natural ^{13}C abundance reveals trophic status of fungi and host-origin of carbon in mycorrhizal fungi in mixed forests. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 96: 8534-8539.
- Izumi H., Anderson I. C., Alexander I. J., Killan K., Moore E. R. B. 2006. Diversity and expression of nitrogenase genes (*nifH*) from ectomycorrhizas of Corsican pine (*Pinus nigra*). *Environmental Microbiology* 8: 2224-2230.
- Jentschke G., Godbold D. 2000. Metal toxicity and ectomycorrhizas. *Physiologia Plantarum* 109 (2): 107-116.
- Jongmans A. G., van Breemen N., Lundström U. S., Finlay R. D., van Hees P. A. W., Giesle R., Melkerud P.-A., Olsson M., Srinivasan M., Unestam T. 1997. Rock-eating fungi: a true case of mineral plant nutrition? *Nature* 389: 682-683.
- Johansson J., Paul L., Finlay R. D. 2004. Microbial interactions in the mycorrhizosphere and their significance for sustainable agriculture *FEMS Microbiology Ecology* 18: 1-13.
- Krupa P. 2004. Ektomikoryzy i ich znaczenie dla drzew rosnących na terenach zanieczyszczonych metalami ciężkimi. *WUŚ* 7-9.
- Landeweert R., Hoffland E., Finlay R. D., Kuypert T. W., van Breemen N. 2001. Linking plants to rocks: Ectomycorrhizal fungi mobilize nutrients from minerals. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 248-254.
- Lanfranco L., Novero M., Bonfante P. 2005. The mycorrhizal fungus *Gigaspora margarita* possesses a Cu/Zn superoxide dismutase that is up-regulated during symbiosis with legume hosts. *Plant Physiologist* 137: 1319-1330.
- Lindahl B., Stenlid J., Olsson S., Finlay R. D. 1999. Translocation of ^{32}P between interacting mycelia of a wood decomposing fungus and ectomycorrhizal fungi in microcosm systems. *New Phytologist* 144: 183-193.
- Linderman R. G., 1988. Mycorrhiza interaction with the rhizospheric microflora. The mycorrhizosphere effect. *Phytopathology* 76: 366-371.
- Meharg A. A., Cairney J. W. G. 2000. Ectomycorrhizas: extending the capacities of rhizosphere remediation? *Soil Biology and Biochemistry* 32: 1475-1484.
- Meharg A. A., Cairney J. W. G., Maguire N. 1997. Mineralization of 2,4-dichlorophenol by ectomycorrhizal fungi in axenic culture and in symbiosis with pine. *Chemosphere* 34: 2495-2504.
- Ott T., Fritz E., Polle A., Schützendübel A. 2002. Characterization of antioxidative systems in the ectomycorrhiza-building basidiomycete *Paxillus involutus* (Bartsch) Fr. and its reaction to cadmium. *FEMS Microbiology Ecology* 42: 359-366.
- Paul E. A., Clark F. E. 2000. Mikrobiologia i biochemia gleb. *Prace UMCS* 11: 309-313.
- Pfeffer P. E., Douds D. D., Bücking H., Schwartz D. P., Shachar-Hill Y. 2004. The fungus does not transfer carbon to or between roots in an arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist* 163: 617-627.
- Read D. J. 1991. Mycorrhizas and ecosystems. *Experimentia* 47: 376-390.
- Read D. J., Perez-Moreno J. 2003. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystem – a journey towards relevance? *New Phytologist* 157: 475-492.
- Robinson D., Fitter A. H. 1999. The magnitude and control of carbon transfer between plants linked by a common mycorrhizal network. *Journal of Experimental Botany* 50: 9-13.
- Sawers R. J., Guthjar C., Paszkowski U. 2008. Cereal mycorrhiza: an ancient symbiosis in modern agriculture. *Trends Plant Sci.* 13 (2): 93-97.
- Schützendübel A., Polle A. 2002. Plant responses to abiotic stresses: heavy metal-induced oxidative stress and protection by mycorrhization. *Journal of Experimental Botany* 53: 1351-1365.
- Sharma S., Madan M., Vasudevan P. 1997. Biology and applications of mycorrhizal fungi. *Microbiologia* 13 (4): 427-36.
- Simard S. W. 2003. Carbon and nutrient fluxes within and between mycorrhizal plants. W: van der Heijden M. G. A., Sanders I. (eds.). *Mycorrhiza Ecology*. Ecological Studies 157. Springer – Verlag, Berlin –Heidelberg: 33-74.
- Simon L., Bousquet J., Levesque R. C., Lalonde M. 1993. Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. *Nature* 363: 67-69.
- Smith S. E., Read D. J. 1997. *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, London.
- Sun Y. P., Unestam T., Lucas S. D., Johansson K. J., Kenne L., Finlay R. D. 1999. Exudation-reabsorption in a mycorrhizal fungus, the dynamic interface for interaction with soil and soil microorganisms. *Mycorrhiza* 9: 137-144.
- Tamp P. C. 1995. Heavy metal tolerance by ectomycorrhizal fungi and metal amelioration by *Pisolithus tinctorius*. *Mycorrhiza* 5: 181-188.
- Toljander J. F., Artursson V., Paul L. R., Jansson J. K., Finlay R. D. 2006. Attachment of different soil bacteria to arbuscular mycorrhizal fungi is determined by hyphal vitality and fungal species. *FEMS Microbiology Letters* 254: 34-40.
- Toljander J. F., Paul L. R., Lindahl B. D., Elfstrand M., Finlay R. D. 2007. Influence of AM fungal exudes on bacterial community structure. *FEMS Microbiology Ecology* 61. 295-304.
- van der Heijden M. G. A., Klironomos J. N., Ursic M., Moutoglis P., Streitwolf-Engel R., Boller, T. Wiemken A., Sanders I. R. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396: 69-72.

Wallander H., Johansson L., Pallon J. 2002. PIXE-analysis to estimate the elemental composition of ectomycorrhizal rhizomorphs grown in contact with different minerals in forest soil. *FEMS Microbiology Ecology* 39: 147-156.

SUMMARY

Ecological aspects of symbiotic associations between plants and fungi

Symbiotic associations between fungi and plants are quite frequent. Such associations are estimated to occur in approximately 96% of plants, of which 75% are formed by woody species.

A mycorrhiza is one of the most common forms of symbiotic association between plants and fungi. Three main types of mycorrhizae can be distinguished: an ectomycorrhiza – usually formed by woody species with *Macromycetes*, an endomycorrhiza – typically formed by herbaceous plants with *Micromycetes* and an ectoendomycorrhiza – a mycorrhiza combining the features of both ectomycorrhiza and endomycorrhiza. These symbiotic processes are supported by Mycorrhiza Helper Bacteria (MHB) enabling stimulation of fungus-plant interactions, promoting the infection process in a root and micorrhizal stabilization.

The presented study is an attempt at enlightening the multifaceted ecological aspects of the symbiosis between plants and fungi with special consideration given to the favourable effect of a fungus on the health condition and growth of a plant. These interactions improve plant uptake of nitrogen and phosphorus from organic polymers or other mineral elements from the weathering rock surface and can regulate carbon cycling. They also may improve plant resistance to the unfavourable environmental conditions caused, among other things, by droughts, soil acidification, heavy metals or appearance of pathogenic fungi. The presence of a fungal symbiont provides protection and promotes development of any interactions with other soil microorganisms. The hyphae of micorrhizal fungi somehow attach plants to soil channels through which the transfer of nutrients necessary for their growth takes place. Moreover, they help expand the fine root absorption area thus improving the acquisition of water and mineral nutrients.

In addition, the expansion of the absorption area entails a simultaneous enlargement of the interaction area between plants and other microorganisms and soil environment.