

ALICJA OKRASIŃSKA, BENIAMIN ABRAMCZYK, JULIA PAWŁOWSKA*

* ORCID 0000-0003-4914-5182

julia.z.pawlowska@uw.edu.pl

Uniwersytet Warszawski, Wydział Biologii, Instytut Biologii Ewolucyjnej, ul. Żwirki i Wigury 101,
02-089 Warszawa

University of Warsaw, Faculty of Biology, Institute of Evolutionary Biology, I. Miecznikowa 1 Street,
02-096 Warsaw, Poland

Czy grzyby mają swój mikrobiom? O bakteriach żyjących w grzybowych strzępkach

Fungal microbiome: what do we know about endohyphal bacteria?

https://doi.org/10.36921/kos.2024_3030

Abstrakt

20 lat temu po raz pierwszy opisano bakterie żyjące w strzępkach starych ewolucyjnie grzybów *Mucoromycota*. Od tego czasu te interakcje są intensywnie badane, co prowadzi do coraz głębszego zrozumienia ich skomplikowania i różnorodności. Związki te różnią się m.in. historią ewolucyjną: niektórzy partnerzy koewoluują ze sobą od setek milionów lat, inni wchodzą w interakcje spontanicznie. Niektóre interakcje są bardziej mutualistyczne, innym bliżej do pasożytnictwa. Ponadto odkryte dotychczas związki charakteryzują się różnym poziomem fakultatywności – niektóre symbionty nie mogą żyć poza komórkami gospodarza, inne kontrolują jego rozmnażanie. Jeszcze inne wchodzą w fakultatywne, spontaniczne relacje wtedy, gdy jest to dla nich korzystne, np. z powodu niesprzyjających warunków środowiskowych. Choć do pełnego zrozumienia tych złożonych interakcji wciąż jeszcze daleko, rozwój nowoczesnych technik molekularnych i mikroskopowych a także rosnące zainteresowanie badaczy interakcjami międzyorganizmalnymi nieustannie przybliża nas do tego celu.

Słowa kluczowe: grzyby, bakterie, mikrobiom, endosymbionty, ewolucja

Abstract

Over two decades ago the first endohyphal bacteria were described. They were observed in the hyphae of *Mucoromycota* representatives, an evolutionarily old fungal lineage. Since then, such interactions have been studied and new types of endohyphal bacteria are being found in various fungal groups. These relationships are as diverse as the organisms involved. They differ in evolutionary history as some partners coevolve for hundreds of millions of years while others interact spontaneously. Some of the partnerships are more mutualistic and some are classified as mild parasitism. Moreover, some endosymbionts cannot live outside of their host, others control their host's reproduction, while others engage in fully facultative, spontaneous interactions when it is beneficial for them. We are still far from understanding this phenomenon, but the progress in molecular and microscopy techniques, as well as growing interest in the biology of these multifaceted interdomain interactions, brings us closer to achieving this goal.

Key words: fungi, bacteria, microbiome, endosymbionts, evolution

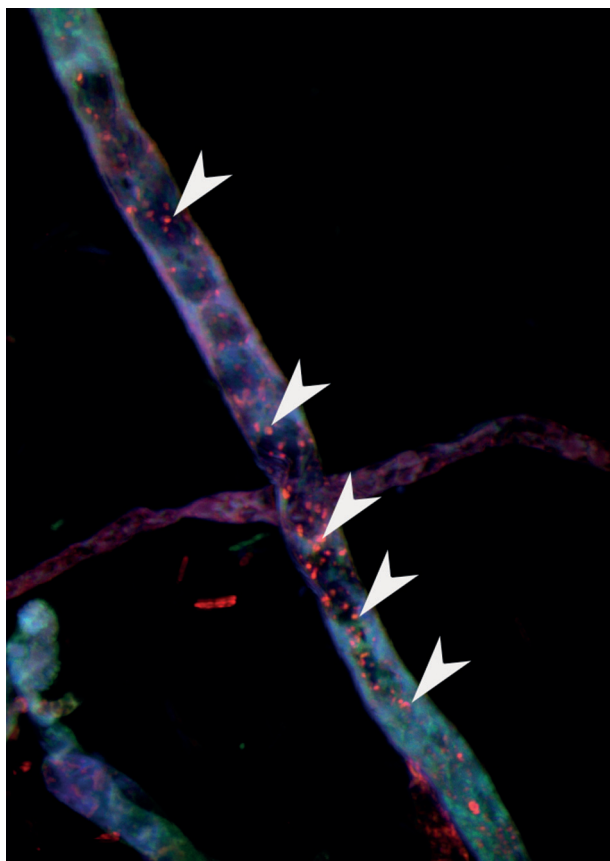
Bakterie i grzyby, choć niespokrewnione, często zajmują w środowisku podobne nisze ekologiczne i pełnią podobne funkcje w ekosystemach. Zarówno bakterie jak i grzyby, odgrywają na przykład kluczową rolę w procesie rozkładu materii organicznej, a co za tym idzie – umożliwiają obieg pierwiastków w środowisku (Frey-Klett i współaut. 2011). Tradycyjnie tymi dwiema grupami organizmów zajmowały się różne grupy naukowców: mikrobiolodzy badali bakterie, a mykologowie – grzyby. Synteza wiedzy z obu dziedzin oraz interdyscyplinarna współpraca umożliwiła odkrycie szczególnego rodzaju interakcji między grzybami a bakteriami – bakterii żyjących w grzybowych strzępkach (Pawłowska i współaut. 2018).

ODKRYCIE BAKTERII W GRZYBOWYCH STRZĘPKACH I KRÓTKA HISTORIA BADAŃ

Za początek badań nad bakteriami wewnątrzstrzępkowymi (ang. endohyphal bacteria, EHB; Ryc. 1). uważa się moment, w którym prof. Barbara Mosse zauważyła nietypowe struktury podczas obserwacji spor grzyba tworzącego mykoryzę arbuskularną, a konkretnie *Glomus caledonius*. Struktury te przypominały budowę bakterie, uznała je więc za „organella podobne do bakterii” (ang. bacterium-like organelles). Grzyby tworzące mykoryzę arbuskularną, tj. endomykoryzę (ang. arbuscular mycorrhizal fungi – AMF), to stosunkowo niewielka grupa organizmów w obrębie podtypu *Glomeromycotina*,

do którego należy zaledwie kilkadziesiąt gatunków. Choć grupa ta jest mało liczna w gatunki, ich znaczenie jest nie do przecenienia. Organizmy te wchodzą w mutualistyczne interakcje ze znakomitą większością roślin lądowych, w tym gatunków kluczowych w rolnictwie, były więc dość intensywnie badane. Dopiero trzy dekady po zaobserwowaniu pierwszych struktur bakteryjnych przez prof. Barbarę Mosse, zespół badaczy z Włoch i Belgii formalnie opisał pierwsze bakterie wewnątrzstrzępkowe u tej samej grupy grzybów endomykoryzowych (Bianciotto i współaut. 2003). Aby potwierdzić ten nieznany dotychczas fenomen, badacze przeanalizowali spory pięciu grzybów należących do trzech różnych gatunków w obrębie rodziny *Gigasporaceae*. Bakterie znalezione w każdym z grzybów okazały się być blisko spokrewnione, w związku z czym badacze sklasyfikowali je jako należące do nowego gatunku *Candidatus Glomeribacter gigasporarum* w obrębie rodziny *Burkholderiaceae*. Do dziś nie udało się wyhodować szczepu tej bakterii na podłożu mikrobiologicznym, w związku z czym uważa się, że nie potrafi ona przeżyć poza organizmem grzybowego gospodarza.

Kolejnego ważnego odkrycia dokonali Laila Partida-Martinez i Christian Hertweck w 2005 roku, kiedy opisali występujące w strzępkach *Rhizopus microsporus* bakterie z gatunku *Mycetohabitans rhizoxinica*. Ten symbiont również należy do rodziny *Burkholderiaceae*. Przez wiele lat uważano, że to grzyb *R. microsporus* jest jednym z organizmów wywołujących zamieranie



Ryc. 1. Bakterie wewnątrzstrzępkowe z rodziny *Burkholderiaceae* w strzępce *Mortierella*. Bakterie zostały wyznakowane metodą FISH i są widoczne na zdjęciu w postaci czerwonych punktów oznaczonych białymi strzałkami (fot. Aleksandra Miłobędzka).

siewek ryżu, czyli chorobę, która odpowiada za duże straty w plonach. Badacze wykazali jednak, że za produkcję toksycznej dla roślin ryzoksyny odpowiada nie sam grzyb, a właśnie żyjąca w jego strzępkach bakteria (Partida-Martinez i Hertweck 2005).

Minęła kolejna dekada nim zauważono bakterie w strzępkach kolejnego grzyba – *Linneemannia elongata*. Z powodu trudności z hodowlą podejrzewano, że *Mycoavidus cysteinexigens* (*Burkholderiaceae*), podobnie jak *Candidatus Glomeribacter gigasporarum*, jest obligatoryjnym biotrofem. Okazało się jednak, że wystarczy dodać do podłoża mieszaninę aminokwasów, których symbiont nie potrafi syntetyzować, by uzyskać akseńiczną (jednogatunkową) hodowlę tej bakterii (Ohshima i współaut. 2016). Blisko spokrewnione bakterie endosymbiotyczne

(należące do tego samego rodzaju, a być może nawet gatunku) wkrótce zaczęto znajdować w strzępkach kolejnych reprezentantów rodziny *Mortierellaceae* (Takashima i współaut. 2018; Okraśńska i współaut. 2021). Mimo szeroko zakrojonych badań przesiewowych, *Mycoavidus* nie został zidentyfikowany u żadnej innej grupy grzybów, co sugeruje, że występowanie tych bakterii jest ograniczone do jednej rodziny. Nadal nie są znane czynniki wpływające na obecność tych bakterii u przedstawicieli *Mortierellaceae*, ale kolejne badania potwierdzają, że *Mycoavidus* występuje u co piątego z nich.

Niewiele później okazało się, że kolejne grupy grzybów w obrębie *Mucoromycota* kryją w swoich strzępkach inne bakterie z tej samej rodziny *Burkholderiaceae*: na przykład ponad połowa szczepów *Umbelopsis* przebadanych przez nasz zespół wchodzi w bliskie związki z bakteriami z rodzaju *Paraburkholderia* (Okraśńska i współaut. 2021). Bakterie z tego samego rodzaju wykryto również u grzybów endomycoryzowych (Lastovetsky i współaut. 2018). Bakterie *Paraburkholderia*, choć blisko spokrewnione z omawianymi wcześniej wewnątrzstrzępkowymi przedstawicielami rodziny *Burkholderiaceae*, są w większości wolno żyjącymi organizmami glebowymi i nie wydają się wyspecjalizowane do interakcji z grzybami. Wydaje się, że podobnie jest też z bakterią *Pandorea sputorum* (*Burkholderiaceae*), którą niedawno zauważono w strzępkach *Rhizopus arrhizus* (Liu i współaut. 2024).

Większość badań nad bakteriami wewnątrzstrzępkowymi skupia się na interakcjach grzybów *Mucoromycota* z proteobakteriami z rodziny *Burkholderiaceae*. Niedawno odkryto jednak drugą grupę bakterii, które mogą żyć w strzępkach *Mucoromycota* – mykoplazmy należące do niehodowlanego gatunku *Candidatus Moeniiplasma glomeromycetorum*. Organizmy te zostały w 2015 roku odkryte i opisane przez zespół Paoli Bonfante w grzybach *Endogone* (Desirò i współaut. 2015), a później także w niektórych grupach grzybów endomycoryzowych (Lastovetsky i współaut. 2018) oraz, choć ze znacznie mniejszą częstością, u przedstawicieli *Mortierellaceae* (Desirò i współaut. 2018).

Znane są również przypadki jednoczesnej kolonizacji organizmu grzyba przez proteobakterie i mykoplazmy (np. Okraśńska i współaut. 2021).

Obecnie wiadomo już, że bakterie wewnątrzstrzępkowe występują u grzybów znacznie częściej niż wcześniej podejrzewano. Ich występowanie potwierdzono również u różnych workowców i podstawczaków (za: Arora i Riyaz-Ul-Hassan 2019). Wreszcie, w 2021 roku, Robinson z zespołem przebadali ponad 700 różnych grzybów pod kątem potencjalnej obecności partnerów bakteryjnych. Aby uzyskać jak najpełniejsze wyniki, wykorzystali aż trzy różne podejścia. W pierwszej kolejności, całkowite DNA wyizolowane z grzybowej kolonii zostało użyte jako matryca dla reakcji amplifikacji (ang. Polymerase Chain Reaction – PCR) z użyciem uniwersalnych bakteryjnych starterów, a następnie jej produkt zsekwencjonowano wysoko przepustowo. Po analizie bioinformatycznej uzyskano listę bakteryjnych taksonów współwystępujących z danym grzybem. Drugie podejście zakładało użycie dostępnych publicznie genomów grzybów i przeszukanie ich na obecność sekwencji prokariotycznych. W końcu – badacze potwierdzili obecność bakterii we wnętrzu strzępek za pomocą mikroskopii fluorescencyjnej, w której użyto specjalnych sond molekularnych do wykrywania bakterii. Wszystkie metody potwierdziły, że występowanie u grzybów związków z bakteriami to raczej reguła niż wyjątek (Robinson i współaut. 2021).

RÓŻNORODNOŚĆ I EWOLUCJA ZWIĄZKÓW GRZYBÓW I BAKTERII WEWNĄTRZSTRZĘPKOWYCH

Obecnie wiadomo już, że grzybowy mikrobiom to nie tylko związki *Mucoromycota* z *Mycoplasmataceae* i *Burkholderiaceae*. Nie tylko wykrywa się bakterie z tych grup współżyjące z wieloma różnymi grzybami (oraz innymi organizmami, np. *Mycoplasmataceae* wykrywane u glebowych bezkręgowców), ale również symbionty okazują się być bardziej różnorodne niż dotychczas podejrzewano. Co więcej, różnorodność gatunkowa wykrywanych endosymbiontów wydaje się być zależna od gatunku

gospodarza. Najbardziej specyficzny i stabilny mikrobiom zaobserwowano u przedstawicieli *Mucoromycota*, co nie dziwi, gdy zrozumiemy historię ewolucyjną tej grupy grzybów.

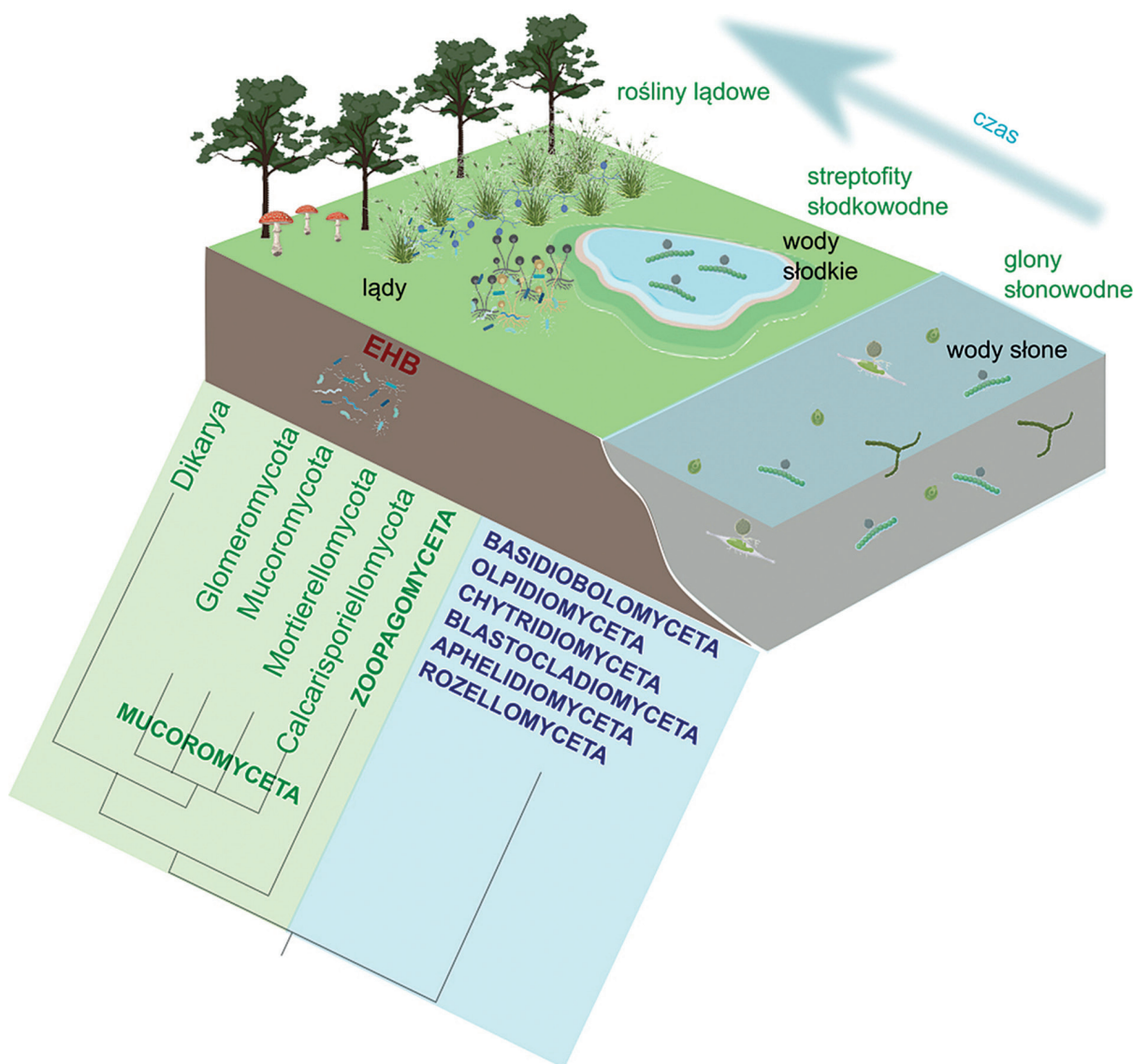
Obserwowane współcześnie cechy i umiejętności charakterystyczne dla grzybów zaczęły się kształtować około 800 milionów lat temu. W tych zamierzonych czasach fagocytykujące ameboidalne organizmy wodne rozpoczęły ewolucję w kierunku pasożytnictwa opartego na osmotrofii (wydzielaniu enzymów na zewnątrz komórki i pobieraniu strawionego pożywienia ze środowiska z użyciem białkowych transporterów). Ich ofiarami padały najczęściej wolnożyjące glony streptofityczne (żyjący w wodzie przodkowie roślin lądowych). Pierwsze osmotroficzne organizmy grzybopodobne stały się coraz bardziej związane ze swoimi fotosyntetyzującymi żywicielami. Te interakcje i ich ewolucja pozwoliły na proces kolonizacji lądu, który miał miejsce ok. 450 milionów lat temu (Berbee i współaut. 2020). Ten absolutnie kluczowy dla historii życia na naszej planecie etap najprawdopodobniej umożliwiły organizmy, które obecnie klasyfikujemy właśnie jako *Mucoromycota* (Ryc. 2).

Jak wspomniano wyżej, wśród przedstawicieli *Mucoromycota* występują głównie dwie grupy bakterii endosymbiotycznych. Do pierwszej z nich należą ściśle symbionty z rodziny *Burkholderiaceae*, tj. *Candidatus Glomeribacter gigasporarum*, *Mycetohabitans* spp. i *Mycoavidus* spp. Tę grupę symbiontów klasyfikuje się obecnie jako BRE (ang. *Burkholderiaceae*-related endobacteria). Molekularne datowanie związków pomiędzy grzybami a bakteriami jest obarczone dużym ryzykiem błędu, głównie z powodu słabej dostępności materiału kopalnego, za pomocą którego można by dokonać kalibracji zegara molekularnego. Wydaje się jednak, że wszystkie wymienione BRE nawiązały relacje ze swoimi gospodarzami kilkadziesiąt milionów lat temu (Bonfante i Desirò 2017). Analizy filogenomiczne sugerują też, że przodek *Candidatus Glomeribacter gigasporarum* i *Mycoavidus cysteinexigens* wszedł w interakcję z przodkiem współczesnych *Glomeromycotina* i *Mortierella* przed rozdzieleniem się tych linii

ewolucyjnych około 350 milionów lat temu. Od tego czasu partnerzy koewoluują, a związek między nimi coraz bardziej się zacieśnia. Jednym z przejawów tak ścisłej i długotrwałej relacji jest coraz większe uzależnienie endosymbiontów od gospodarzy, co objawia się np. silnym zredukowaniem ich genomów.

Druga ważna grupa bakterii ściśle związanych z *Mucoromycota*, to mykoplazmy z rodza-

relacji jest długa, obecne datowania sugerują, że rodzina *Mycoplasmataceae* wyodrębniła się około 410 milionów lat temu, podczas gdy rozecie się linii w obrębie *Mucoromycota* datuje się na 500–600 milionów lat temu. To oznacza, że różni przedstawiciele *Mucoromycota* musieli niezależnie pozyskać mykoplazmy. Być może do zajścia tego procesu wystarczyła koegzystencja grzybów i innych gospodarzy tych



Ryc. 2. Schemat kolonizacji środowiska lądowego przez grzyby i rośliny. Z lewej strony przedstawiono uproszczony kladogram, pokazujący pokrewieństwa pomiędzy głównymi liniami ewolucyjnymi grzybów (za Tedersoo i wsp. 2018).

ju *Candidatus Moeniiplasma* (rodzina *Mycoplasmataceae*), nazywane krócej MRE (ang. *Mollicutes-related endobacteria*). Choć przez jakiś czas sądzono, że i w tym przypadku historia

bakterii. W środowisku glebowym występowały jednocześnie bezkręgowce często zainfekowane mykoplazmami i saprotroficzni przedstawiciele *Mucoromycota*. Jedna z hipotez mówi,

że dzięki zajmowaniu podobnej niszy mogło dojść do zmiany gospodarza bakterii z rodzaju *Mycoplasma* (Bonfante i Desirò 2017).

Aktualnie okazuje się, że różnorodność bakteryjnych endosymbiontów jest znacznie większa niż początkowo podejrzewano. Szeroko zakrojone badania Aarona Robinsona i współpracowników z 2021 roku wykazały ponad wszelką wątpliwość, że większość grzybów posiada bardzo zróżnicowany taksonomicznie mikrobiom – średnio po 34 gatunki bakteryjnych symbiontów na jeden gatunek grzyba! Autorzy sugerują, że poza starymi ewolucyjnie, obligatoryjnymi związkami grzybów i bakterii, duże znaczenie mają również oportunistyczne, pojawiające się spontanicznie interakcje komensali.

W 2021 roku przeprowadzono badania nad mikrobiomem opieńki ciemnej (*Armillaria ostoyae*) odpowiedzialnej za zamieranie lasów sosnowych. Wykazano, że mikrobiom tego grzyba należącego do podstawczaków jest silnie zależny od fazy infekcji, w której znajduje się zaatakowane przez niego drzewo. Udowodniono również, że w zależności od badanej fazy izolowane z grzybowych struktur bakterie różnią się potencjałem enzymatycznym (Przemieniecki i współaut. 2021). Odkrycie to wspiera hipotezę, że grzyby (w tym przypadku – podstawczaki) są zdolne do rekrutowania ze środowiska bakterii w celu wykorzystania ich zdolności metabolicznych w zależności od potrzeb.

Czy jest to również możliwe w przypadku starszych ewolucyjnie grzybów z typu *Mucoromycota*? Jednym z przykładów bardziej fakultatywnej relacji grzyba z bakterią wewnątrzstrzępkową jest para: *Umbelopsis* i *Paraburkholderia*. Choć ich bliscy kuzyni wchodzą ze sobą w ściśle relacje symbiotyczne, ten związek nie jest obligatoryjny dla żadnego z partnerów. Zarówno grzyby *Umbelopsis*, jak i bakterie *Paraburkholderia* żyją w ryzosferze i najprawdopodobniej wspierają wzrost roślin. Być może połączenie sił mogłoby pomóc w bardziej efektywnym zdobywaniu zasobów? Uzyskane ostatnio w naszym zespole wyniki analizy genomów obu partnerów sugerują, że bakterie mogą wspomagać grzyba na przykład w kolonizacji rozkładającego się drewna.

ZNACZENIE BAKTERII WEWNĄTRZSTRZĘPKOWYCH

Rola bakterii wewnątrzstrzępkowych jest nadal nie do końca poznana. Nowoczesne metody molekularne i mikroskopowe, powszechna dostępność metod sekwencjonowania oraz zwiększenie mocy obliczeniowych komputerów pozwalają na coraz dokładniejsze zrozumienie dynamiki poszczególnych relacji. Właściwe zaplanowanie i zrozumienie eksperymentów często jest możliwe dopiero dzięki współpracy pomiędzy różnymi dyscyplinami, np. bioinformatyką, biologią molekularną, ekologią i chemią.

Takie podejście umożliwia między innymi poznawanie ekologicznego i ewolucyjnego znaczenia produkcji ryzoksyny przez *Mycetohabitans rhizoxinica* (endosymbionta *Rhizopus microsporus*). Jest to jedna z pierwszych opisanych funkcji bakterii wewnątrzstrzępkowych. Od prawie 20 lat wiadomo, że to właśnie ryzoksyna odpowiada za efektywne grzybowe pasożytnictwo na siewkach ryżu, słonecznika czy kukurydzy. Ryzoksyna to toksyna zaburzająca podziały mitotyczne komórek eukariotycznych, może więc potencjalnie oddziaływać na różne organizmy. Zespół badaczy z Jeny zauważył, że produkujące ryzoksynę bakterie występują w szczepach *Rhizopus* z różnych środowisk, a nie tylko z pól uprawnych. Przeprowadzili więc eksperyment, gdzie z użyciem mikroskopu fluorescencyjnego porównywali zachowanie ameb i nicieni wobec strzępek *Rhizopus* w zależności od obecności symbiontów. Wyniki badań nie pozostawiają wątpliwości: bakterie, produkując ryzoksynę, chronią (Richter i współaut. 2023).

Podobne interakcje, acz z przeciwnym dla roślin skutkiem, zaobserwowali naukowcy z Iranu podczas badania zbiorowisk endofitów cyprysu wiecznie zielonego. Bakterie żyjące w strzępkach endofitów tego igłaka najprawdopodobniej wspomagają rośliny poprzez zwalczanie wszechobecnych bakterii i grzybów patogenicznych (Pakvaz i Soltani 2016). Zespół Elizabeth Arnold wykazał natomiast, że bakterie wewnątrzstrzępkowe grzybów endofitycznych mogą zwiększać produkcję ważnych hormonów roślinnych u swoich gospodarzy. Badacze

wykazali, że choć sama bakteria nie produkuje fitohormonu, konsorcjum grzybowo-bakteryjne pozytywnie wpływa na wzrost rośliny (Hoffman i współaut. 2013).

Inną wartą uwagi interakcją bakterii i grzyba jest związek sinic z rodzaju *Nostoc* oraz *Gelosiphon pyriforme*. Jest to niezwykle rzadki grzyb, dotychczas zaobserwowany wyłącznie na jednym stanowisku w Niemczech (Kluge i współaut. 1994). Jako jedyny znany reprezentant *Glomeromycotina*, nie tworzy mykoryzy arbuskularnej, a zamiast tego w jego komórkach znajdują się wyspecjalizowane pęcherzyki, w których żyją sinice. Te fakultatywnie wewnątrzkomórkowe organizmy fotosyntetyzują i, jeśli jest taka potrzeba, wiążą azot atmosferyczny, a następnie część produktów tych procesów przekazują swojemu gospodarzowi. Grzyb w zamian daje bakterii stabilne środowisko życia i barierę ochronną przed czynnikami zewnętrznymi (Arora i Riyaz-Ul-Hassan 2019).

Mimo że przytoczone przykłady interakcji pomiędzy grzybami i bakteriami wewnątrzstrzępkowymi mogą zdawać się jednoznacznie mutualistyczne, najczęściej odpowiedź na pytanie czy dany związek jest obopólnie korzystny nie jest taka prosta. Związki między organizmami są dynamiczne i mogą się zmieniać np. w zależności od warunków środowiskowych. Wielokrotnie wspomniana interakcja pomiędzy *Rhizopus microsporus* a *Mycetohabitans rhizoxinica* nie jest jednoznacznie korzystna dla gospodarza. Bakteria bowiem w pełni kontroluje rozmnażanie bezpłciowe (będące podstawą cyklu życiowego większości *Mucoromycota*), oraz częściowo, rozmnażanie płciowe swojego partnera. Oznacza to, że grzyb jest niemal zupełnie uzależniony od swojego symbionta. Czy możemy to jeszcze nazwać mutualizmem? Czy to już pasożytnictwo? Odpowiedź nie jest łatwa.

Jeszcze trudniej ocenić czy *Mycoavidus cysteinexigens* pasożytuje na przedstawicielach *Mortierellaceae*. Wciąż nie wiadomo jaka, ani czy w ogóle istnieje korzyść z posiadania tej konkretnej bakterii dla grzybowego gospodarza. *Mycoavidus* spełnia wszystkie kryteria łagodnego pasożytnictwa, a jednocześnie od kilkuset milionów lat gospodarz pozwala mu na

używanie swoich zasobów. Ciągłe nie wiadomo jednak jakie korzyści i w jakich warunkach daje grzybowi ten endosymbiont, ale badacze są zgodni, że utrzymanie relacji *stricte* pasożytniczej przez tak długi czas jest mało prawdopodobne, choć niewykluczone (Uehling i współaut. 2017).

PODSUMOWANIE

Coraz częściej kolejne grupy organizmów eukariotycznych nie są już postrzegane jako odrębne byty, lecz uważane za holobionty, czyli funkcjonalne i trwałe w czasie konsorcja gospodarzy i związanych z nimi drobnoustrojów. Choć ciągle częściej termin ten jest używany w odniesieniu do zwierząt (Vandenkoornhuyse i współaut. 2015), a zwłaszcza ludzi (kto z nas nie słyszał o mikrobiomie jelitowym?), współczesne badania pokazują jasno, że grzyby także należałoby uznać za holobionty (Partida-Martínez 2017). Choć badania nad mikrobiomem grzybów rozpoczęły się stosunkowo niedawno, szybki rozwój tej dziedziny wskazuje na ogromne znaczenie, jakie może mieć lepsze zrozumienie tych interakcji w biotechnologii, medycynie czy ochronie przyrody.

BIBLIOGRAFIA

- Arora P., Riyaz-ul-Hassan S. 2019. *Endohyphal Bacteria; the Prokaryotic Modulators of Host Fungal Biology*. Fungal Biol. Rev. 33 (1): 72–81.
<https://doi.org/10.1016/j.fbr.2018.08.003>
- Berbee M.L., Strullu-Derrien C., Delaux P.M., Strother P.K., Kenrick P. i współaut. 2020. *Genomic and Fossil Windows into the Secret Lives of the Most Ancient Fungi*. Nat. Rev. Microbiol. 18 (12): 717–30.
<https://doi.org/10.1038/s41579-020-0426-8>
- Bianciotto V., Lumini E., Bonfante P., Vandamme P. 2003. '*Candidatus Glomeribacter Gigasporarum*' gen. nov., sp. nov., an Endosymbiont of Arbuscular Mycorrhizal Fungi. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 53 (1): 121–24.
<https://doi.org/10.1099/ijs.0.02382-0>

- Bonfante P., Desirò A. 2017. *Who Lives in a Fungus? The Diversity, Origins and Functions of Fungal Endobacteria Living in Mucoromycota*. The ISME Journal 11 (8): 1727–35. <https://doi.org/10.1038/ismej.2017.21>
- Desirò A., Faccio A., Kaech A., Bidartondo M.I., Bonfante P. 2015. *Endogone, One of the Oldest Plant-associated Fungi, Host Unique Mollicutes-related Endobacteria*. New Phytol. 205 (4): 1464–72. <https://doi.org/10.1111/nph.13136>
- Desirò A., Hao Z., Liber J.A., Benucci G.M.N., Lowry D. i współaut. 2018. *Mycoplasma-Related Endobacteria within Mortierellomycotina Fungi: Diversity, Distribution and Functional Insights into Their Lifestyle*. The ISME Journal 12 (7): 1743–57. <https://doi.org/10.1038/s41396-018-0053-9>
- Frey-Klett P., Burlinson P., Deveau A., Barret M., Tarkka M., i współaut. 2011. *Bacterial-Fungal Interactions: Hyphens between Agricultural, Clinical, Environmental, and Food Microbiologists*. Microbiol. Mol. Biol. Rev. 75 (4): 583–609. <https://doi.org/10.1128/MMBR.00020-11>
- Hoffman M.T., Gunatilaka M.K., Wijeratne K., Gunatilaka L., Arnold A.E. 2013. *Endohyphal Bacterium Enhances Production of Indole-3-Acetic Acid by a Foliar Fungal Endophyte*. PLoS ONE 8 (9): e73132. www.doi.org/10.1371/journal.pone.0073132
- Kluge M., Mollenhauer D., Mollenhauer R. 1994. *Geosiphon pyriforme (Kützinger) von Wettstein, a Promising System for Studying Endocyanoses*. W: *Progress in Botany*, Red: Behnke H.D., Lüttge U., Esser K., Kadereit J.W., Runge M., 130–41. Berlin, Heidelberg, Springer Berlin Heidelberg. www.doi.org/10.1007/978-3-642-78568-9_7
- Lastovetsky O.A., Ahn E., Mondo S.J., Toomer K.H., Zhang A., i współaut. 2018. *Distribution and Population Structure of Endobacteria in Arbuscular Mycorrhizal Fungi at North Atlantic Dunes*. The ISME Journal 12 (12): 3001–13. <https://doi.org/10.1038/s41396-018-0246-2>
- Liu X.L., Zhao H., Wang Y.X., Liu X.Y., Jiang Y., i współaut. 2024. *Detecting and characterizing new endofungal bacteria in new hosts: Pandoraea sputorum and Mycetohabitans endofungorum in Rhizopus arrhizus*. Front. Microbiol. 15 (2): 1346252. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1346252>
- Ohshima S., Sato Y., Fujimura R., Takashima Y., Hamada M., i współaut. 2016. *Mycoavidus cysteinexigens gen. nov., sp. nov., an Endohyphal Bacterium Isolated from a Soil Isolate of the Fungus Mortierella elongata*. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 66 (5): 2052–57. <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.000990>
- Okraśńska A., Bokus A., Duk K., Gęsiora A., Sokołowska B., i współaut. 2021. *New Endohyphal Relationships between Mucoromycota and Burkholderiaceae Representatives*. Appl. Environ. Microbiol. 87 (7): e02707-20. <https://doi.org/10.1128/AEM.02707-20>
- Pakvaz S., Soltani J. 2016. *Endohyphal Bacteria from Fungal Endophytes of the Mediterranean Cypress (Cupressus Sempervirens) Exhibit in Vitro Bioactivity*. For. Pathol. 46 (6): 569–81. <https://doi.org/10.1111/efp.12274>
- Partida-Martínez L.P. 2017. *The Fungal Holobiont: Evidence from Early Diverging Fungi*. Environ. Microbiol. 19 (8): 2919–23. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.13731>
- Partida-Martínez L.P., Hertweck C. 2005. *Pathogenic Fungus Harbours Endosymbiotic Bacteria for Toxin Production*. Nature 437 (7060): 884–88. <https://doi.org/10.1038/nature03997>
- Pawłowska T.E., Gaspar M.L., Lastovetsky O.A., Mondo S.J., Real-Ramirez I., i współaut. 2018. *Biology of Fungi and Their Bacterial Endosymbionts*. Annu. Rev. Phytopathol. 56 (1): 289–309. doi.org/10.1146/annurev-phyto-080417-045914
- Przemieniecki S.W., Damszel M., Ciesielski S., Kubiak K., Mastalerz J., i współaut. 2021. *Bacterial Microbiome in Armillaria ostoyae Rhizomorphs Inhabiting the Root Zone during Progressively Dying Scots Pine*. Appl. Soil Ecol. 164 (8): 103929. www.doi.org/10.1016/j.apsoil.2021.103929

- Richter I., Wein P., Uzum Z., Stanley C.E., Krabbe J., i współaut. 2023. *Transcription Activator-like Effector Protects Bacterial Endosymbionts from Entrapment within Fungal Hyphae*. *Curr. Biol.* 33 (13): 2646-2656.e4. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.05.028>
- Robinson A.J., House G.L., Morales D.P., Kelliher J.M., Gallegos-Graves L.V., i współaut. 2021. *Widespread Bacterial Diversity within the Bacteriome of Fungi*. *Commun. Biol.* 4 (1): 1168. [www.doi.org/10.1038/s42003-021-02693-y](https://doi.org/10.1038/s42003-021-02693-y)
- Takashima Y., Seto K., Degawa Y., Guo Y., Nishizawa T., i współaut. 2018. *Prevalence and Intra-Family Phylogenetic Divergence of Burkholderiaceae-Related Endobacteria Associated with Species of Mortierella*. *Microbes Environ.* 33 (4): 417–27. <https://doi.org/10.1264/jsme2.ME18081>
- Tedersoo L., Sánchez-Ramírez S., Kõljalg U., Bahram M., Döring M., i współaut. 2018. *High-Level Classification of the Fungi and a Tool for Evolutionary Ecological Analyses*. *Fungal Divers.* 90 (1): 135–59. <https://doi.org/10.1007/s13225-018-0401-0>
- Uehling J., Gryganskyi A., Hameed K., Tschaplinski T., Misztal P.K., i współaut. 2017. *Comparative Genomics of Mortierella elongata and Its Bacterial Endosymbiont Mycoavidus cysteinexigens*. *Environ. Microbiol.* 19 (8): 2964–83. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.13669>
- Vandenkoornhuyse P., Quaiser A., Duhamel M., Van M.L., Dufresne A. 2015. *The Importance of the Microbiome of the Plant Holobiont*. *New Phytol.* 206 (4): 1196–1206. <https://doi.org/10.1111/nph.13312>

Streszczenie graficzne

