PIOTR SOBICZEWSKI

*Instytut Ogródnictwa – Państwowy Instytut Badawczy
Konstytucji 3 Maja 1/3, 96-100 Skierniewice
E-mail: piotr.sobiczewski@inhort.pl*

BAKTERIE W ŚRODOWISKU ROŚLIN – WROGOWIE I SPRZYMIERZENCY

WSTĘP

Mikrobiom środowiska roślin, w skład którego wchodzi m.in. bakterie, jest determinowany zarówno pod względem jakościowym, jak i ilościowym warunkami występującymi w danym ekosystemie. Najczęściej dominują w nim bakterie komensalne, nie mające wykrywalnego wpływu na wzrost roślin czy ich fizjologię. Wśród bakterii mutualistycznych wyróżniają się mikrosymbionty roślin bobowatych oraz inne bakterie stymulujące wzrost i plonowanie roślin. Działanie tych ostatnich polega na zwiększaniu biodostępności składników pokarmowych, wytwarzaniu substancji polepszających wzrost roślin czy ograniczaniu patogenów i innych szkodliwych dla roślin organizmów. Wpływ bakterii na stan zdrowotny i kondycję roślin obejmuje także ich udział w bioremediacji zanieczyszczeń glebowych, dekompozycji materii organicznej i poprawie struktury gleby. Wśród bakterii bytujących w środowisku roślin na szczególną uwagę zasługują patogeny zarówno roślin, człowieka, jak i zwierząt. Uwzględniając aktualne tendencje dotyczące stosowania w uprawie i ochronie roślin metod przyjaznych środowisku, szczepy niektórych gatunków bakterii są wykorzystywane także jako czynniki biologicznej ochrony roślin przed chorobami.

PATOGENY ROŚLIN

Spośród poznanych dotychczas ponad 10 000 hodowlanych gatunków bakterii, po-

nad 150 powoduje choroby roślin. Wyróżnia się wśród nich bakterie właściwe oraz bakterie, których komórki nie mają ściany komórkowej, ale są otoczone trójwarstwową błoną. Do tych ostatnich zalicza się fitoplazmy (poprzednio nazywane organizmami mykoplazmopodobnymi) i spiroplazmy, które można wyizolować z roślin-gospodarzy lub wektorów tych bakterii (owadów) i hodować na pożywce (KAMIŃSKA 2004).

Prawie wszystkie bakterie fitopatogenne rozwijają się w roślinach-gospodarzach jako pasożyty, większość może też przeżywać bez ich zakażenia jako epibionty, a niekiedy także na zamarłych resztkach roślinnych czy w glebie, jako saprotrofy. Rozprzestrzenianie bakterii porażających nadziemną część roślin odbywa się m.in. za pośrednictwem wiatru, deszczu, owadów, ptaków i porażonych roślin. Natomiast bakterie porażające system korzeniowy rozprzestrzeniają się m.in. z roztworem glebowym czy poprzez faunę zasiedlającą glebę, np. nicienie. Niemalą rolę w rozprzestrzenianiu tych patogenów może odgrywać człowiek, np. podczas wykonywania zabiegów uprawowych. Niektóre bakterie mogą rozprzestrzeniać się z materiałem rozmnożeniowym, tj. z nasionami, zrazami czy sadzonkami (SOBICZEWSKI i SCHOLLENBERGER 2002, JANSE 2005, KADO 2010). Proces infekcji roślin przez bakterie przebiega w kilku etapach obejmujących mechanizmy związane z ich adhezją (przyłączeniem) do odpowiedniego miejsca na roślinie, którym mogą być naturalne otwory jak aparaty szparkowe, przetchlinki, hydatody, nektarniki, a także

Słowa kluczowe: bakterie pożyteczne, fitopatogeny, kontaminacja, patogeny roślin i człowieka

*Publikację przygotowano w ramach projektu BioSafeFood „Opracowanie technologii produkcji wysokiej jakości, bezpiecznych dla konsumenta owoców i warzyw z zastosowaniem nowych biopreparatów w ochronie upraw przed chorobami” współfinansowanego przez Unię Europejską z Europejskiego Funduszu Rozwoju Regionalnego w ramach Programu Operacyjnego Inteligentny Rozwój 2014-2020. Projekt realizowany w ramach konkursu Narodowego Centrum Badań i Rozwoju: 4.1.2 Regionalne Agendy Naukowo-Badawcze, nr projektu POIR.04.01.02-00-0100/17-00.

Tabela 1. Przykłady bakteryjnych patogenów roślin i powodowanych przez nie chorób.

Nekrogen (nekrozy zgorzele, zrakowacenia)	Choroba	Macerogen (miękkie, mokre zgnilizny)	Choroba	Onkogen (Tumory, narośla)	Choroba
<i>Erwinia amylovora</i>	Zaraza ogniowa	<i>Pectobacterium carotovorum</i> subsp. <i>carotovorum</i>	Mokra zgnilizna	<i>Agrobacterium tumefaciens</i>	Guzowatość korzeni
<i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>syringae</i>	Rak bakteryjny drzew owocowych	<i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>maculicola</i>	Gnicie róż kalfiora	<i>Agrobacterium rhizogenes</i>	Włosowatość korzeni
<i>Xanthomonas arboricola</i> pv. <i>juglandis</i>	Bakteryjna zgorzel orzecha włoskiego	<i>Burkholderia cepacia</i>	Bakterioza cebuli	<i>Rhodococcus fascians</i>	Proliferacja pędów chryzantemy
<i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>tomato</i>	Bakteryjna cięt-kowatość pomidora	<i>Xanthomonas hyacinthi</i>	Żółta bakterioza hiacynta	<i>Pseudomonas savastanoi</i> pv. <i>savastanoi</i>	Rak bakteryjny oliwki

różnego pochodzenia uszkodzenia, np. spowodowane żerowaniem szkodników, wystąpieniem gradu czy też przez inne czynniki. Po połączeniu z rośliną i adaptacji metabolizmu do nowych warunków, bakterie rozmnażają się i wytwarzają różne związki i czynniki wirulencji, takie jak toksyny, enzymy czy hormony roślinne. Etap ten, nazywany inkubacją, kończy się z powstaniem objawów chorobowych. Wiele bakterii rodzaju *Pseudomonas* wytwarza toksyny, np. koronatyne czy syringomycyne, indukujące odpowiednio powstawanie chloroz i nekroz. Bakterie powodujące miękkie zgnilizny wytwarzają szeroki zakres enzymów rozkładających ścianę komórek roślinnych. Są to m.in. pektynazy, celulazy, proteazy czy ksylanazy. Ważnym czynnikiem wirulencji bakterii są egzopolisacharydy (EPS). Wskutek zatykania wiązek przewodzących odpowiadają one m.in. za więdnięcie roślin (JANSE 2005, KADO 2010). Przykładem może być amylovoran wytwarzany przez sprawcę zarazy ogniowej, bakterię *Erwinia amylovora*. Do czynników odgrywających rolę w patogenności bakterii zalicza się również lipopolisacharydy aktywujące w porażonych roślinach syntezę białek związanych z patogenezą, takich jak glukonazy. Wiele bakterii produkuje siderofory chroniące je przed reakcjami obronnymi roślin na zakażenie, m.in. dzięki interakcji z H_2O_2 i hamowaniu wytwarzania reaktywnych form tlenu przez rośliny (AGRIOS 2005). Niektóre bakterie zasiedlające ten sam biotop, mogą w procesie koniugacji wymieniać między sobą materiał genetyczny, tzn. przekazywać z komórki dawcy do komórki biorcy część chromosomu czy plazmidy (horyzon-

talny transfer genów). Udokumentowane są m.in. przypadki nabycia zdolności chorobotwórczych przez niepatogenne bakterie rodzaju *Agrobacterium* czy oporności bakterii rodzajów *Pseudomonas* i *Erwinia* na antybiotyki i związki miedzi.

Objawy chorób roślin powodowanych przez bakterie to głównie nekrozy, zgorzele i zrakowacenia, więdnięcia, miękkie (mokre) zgnilizny i narośla. Ze względu na rodzaj powodowanych chorób, bakterie fitopatogenne można podzielić na nekrogeny, macerogeny i onkogeny (BILLING 1987) (Tabela 1). Zakres roślin-gospodarzy poszczególnych patogenów bakteryjnych może być różny: od bardzo szerokiego, obejmującego nawet kilkaset gatunków roślin, np. *Agrobacterium tumefaciens*, do bardzo wąskiego, np. *Xanthomonas fragariae* – patogenowi porażającego tylko truskawkę (SOBICZEWSKI i SCHOLLENBERGER 2002). W obrębie niektórych gatunków bakterii wyróżnia się patowary, czyli warianty różniące się zakresem gospodarza na zakażenie przez dany szczep, oraz biowary wskazujące na zróżnicowanie cech fenotypowych patogenu.

PATOGENY ROŚLIN POWODUJĄCE CHOROBY CZŁOWIEKA

Wyniki badań prowadzonych szczególnie w ostatnich latach wskazują, że niektóre bakteryjne patogeny roślin mają zdolność zakażania organizmów spoza królestwa roślin (KIM i współaut. 2020). Przykładem może być gatunek *Agrobacterium tumefaciens*, sprawca guzowatości korzeni wielu gatunków roślin, a odkryty także jako moż-

liwy patogen człowieka (PAPHITOU i ROLSTON 2003). Infekcja roślin ma charakter genetyczny i polega na włączeniu do ich genomu fragmentu plazmidu Ti (ang. tumor inducing) zawierającego geny kodujące wytwarzanie w niebalansowanej ilości auksyn i cytokinin. W wyniku hipertrofii i hiperplazji komórek tworzą się, głównie na korzeniach, guzowate narośla (SOBICZEWSKI 1999). W warunkach eksperymentalnych udowodniono, że bakteria ta może także porażać komórki człowieka na drodze genetycznej transformacji, co uznano za dowód pomocny w lepszym zrozumieniu horyzontalnego transferu genów (HGT), uważanego przez wielu badaczy za główny czynnik ewolucji (LACROIX i współaut. 2006). Większość doniesień na temat agrobakterii jako patogenów człowieka, w tym nie będących patogenami roślin, dotyczy bakteriemii (zakażenie krwi). Stwierdzono, że *Agrobacterium radiobacter* (nie mająca plazmidu Ti) atakuje m.in. dzieci z obniżoną odpornością, a szczególnie chore na białaczkę, które mają założone cewniki żyłne (silikonowe rurki, do których bakterie mają skłonność adhezji) (MANTADAKIS i współaut. 2010). FENNER i współaut. (2019) opisali przypadek zakażenia rogówki przez *Rhizobium* (*Agrobacterium*) *radiobacter* u człowieka noszącego soczewki kontaktowe. Wykryto także chorobę o nazwie posocznica (sepsa) powodowaną przez izolat *Agrobacterium* sp. (bez plazmidu Ti) u starszego pacjenta poddanego sztucznej wentylacji i antybiotykoterapii, w którego surowicy było czterokrotnie więcej przeciwciał niż u zdrowych dawców (FRENEY i współaut. 1985). W kontekście rozważań zdolności chorobotwórczych tej grupy bakterii na uwagę zasługuje praca AUJOULAT i współaut. (2015), w której opisano nowy gatunek bakterii wyizolowanej z ryzosfery ciecierzycy. Nazwano ją *Rhizobium pusense*. Wielolokusowa analiza sekwencji (MLSA) izolatów klinicznych zidentyfikowanych jako *Agrobacterium* (*Rhizobium*) *radiobacter*, w tym szczepów referencyjnych, wykazała, że *R. pusense* należy do tej samej grupy. Uznano więc, że gatunek ten jest głównym patogenem człowieka. Badania nad chorobotwórczością szczepu referencyjnego tego gatunku (NRCPB10^T) wykazały jednak brak zdolności do tworzenia narośli na ciecierzycy i tytoniu (PANDAY i współaut. 2011).

Wśród niektórych gatunków bakterii rodzaju *Burkholderia*, zidentyfikowano szczepy zakażające rośliny, zwierzęta i ludzi. Zgrupowano je w „taksonie” *B. cepacia* complex obejmującym ponad 20 gatunków charakteryzujących się różnorodnością metaboliczną, umożliwiającą im adaptację do różnych środowisk (DEPOORTER i współaut. 2016). Fitopatogeny powodują głównie zgnilizny, m.in.

bakteriozę cebuli – chorobę objawiającą się gniciem cebul w przechowalniach i w czasie transportu oraz w obrocie handlowym (SOBICZEWSKI i SCHOLLENBERGER 2002). W latach osiemdziesiątych ub. wieku stwierdzono, że *B. cepacia* spowodowała zakażenia płuc u pacjentów z mukowiscydozą, co może prowadzić do przyspieszonego pogorszenia czynności płuc (tzw. „zespół cepacji”), a nawet przedwczesnej śmierci (MAHENTHIRALINGAM i współaut. 2005).

Są także doniesienia, że pewne szczepy fitopatogennych gatunków *B. gladioli* i *B. glumae*, powodowały zakażenia płuc u pacjentów z posocznicą spowodowaną przez *B. cenocepacia* (SPRINGMAN i współaut. 2009). Badacze podkreślają mało jeszcze rozpoznane genetyczne różnicowanie między patogenami rodzaju *Burkholderia* powodującymi choroby roślin i ludzi. Ze względu na zdolności chorobotwórcze tych bakterii podjęto prace nad rozróżnieniem szczepów patogennych od niepatogennych w oparciu o metodę MLSA i analizę ich genomów. Na podstawie uzyskanych wyników rozważany jest podział bakterii rodzaju *Burkholderia* na co najmniej dwa duże klastry, w tym obejmujące patogeny roślin lub zwierząt i człowieka oraz klastery obejmujące gatunki towarzyszące tylko roślinom, niebędące patogenami (BULGARI i współaut. 2019).

Na uwagę zasługują bakterie rodzaju *Pantoea*, zwłaszcza gatunku *P. agglomerans*, uznawanego za powszechnie występującego na roślinach, niepatogennego epi- i endobionta, ale także okolicznościowego patogenu roślin, zwierząt i ludzi (DUTKIEWICZ i współaut. 2016). Po raz pierwszy stwierdzono, że bakteria ta jest sprawcą chorób roślin, na podstawie badań etiologicznych zamierania łodyg i liści cebuli obserwowanego na plantacji nasiennej w Republice Południowej Afryki. Następnie wykazano, że *P. agglomerans* powoduje więdnienie i zamieranie liści oraz zgniliznę cebul w Stanach Zjednoczonych, a także zamieranie liści i więdnienie roślin sorgo i kukurydzy w Meksyku. Ponadto w kilku krajach wykryto nekrozy, uwodnione plamy i/lub zgnilizny różnych organów nadziemnej części roślin, m.in. bawełny, traw i groszku nadmorskiego. Niektóre patowary i szczepy *P. agglomerans* powodują powstawanie narośli m.in. na gipsówce (łyszczec), glicynii i żurawinie. Bakteria ta wykazuje również zdolność tworzenia (w temperaturze otoczenia bliskiej 0°C) ośrodków krystalizacji lodu na roślinach, powodujących uszkodzenia, a nawet zamieranie całych roślin, co prowadzi do znacznych strat gospodarczych. W warunkach naturalnych synergizm omawianej bakterii z mrozem stwierdzono w uprawach kukurydzy,

ryżu i herbaty. Pewne szczepy *P. agglomerans* występują w przyrodzie jako symbionty owadów i innych stawonogów (DUTKIEWICZ i współaut. 2016), które mogą być także ich wektorami. Ostatnio udowodniono, że wciornastek tytoniowiec (*Thrips tabaci*), powodujący szkody w uprawach cebuli jest także wektorem *P. agglomerans*. Ochrona upraw tej rośliny przed wymienionym szkodnikiem skutkowałą zmniejszeniem nasilenia bakteryjnego zamierania liści i zgnilizny cebuli (GRODE i współaut. 2019).

Pantoea agglomerans jest również okolicznościowym patogenem człowieka, a do infekcji dochodzi głównie przez zranienia spowodowane m.in. przez kontakt z roślinami tworzącymi ciernie czy kolce. W warunkach szpitalnych zakażeniu ulegają przeważnie osoby z obniżoną odpornością (DUTKIEWICZ i współaut. 2016). W wyniku zakażenia mogą wystąpić zapalenia stawów lub błony maziowej stawów, wnętrza gałki ocznej, okostnej, wsierdza (błony wyściełającej jamy serca), a także kości i szpiku. Innym ważnym źródłem klinicznego zakażenia przez *P. agglomerans* może być kontakt hospitalizowanych osób z zanieczyszczonym sprzętem medycznym, np. cewnikami dożylnymi lub różnego rodzaju płynami. Niektórzy autorzy uważają, że chociaż infekcje ludzi przez tę bakterię są rzadkie, to jednak mogą one powodować choroby o groźnym przebiegu, a nawet śmiertelność, zwłaszcza u młodych pacjentów z chorobami współistniejącymi. Również zapalenie płuc, zwłaszcza u dzieci, wywołane przez *P. agglomerans* może zagrażać ich życiu.

W wielu rejonach uprawy kukurydzy w Chinach wykryto wierzchołkową zgniliznę kukurydzy (ang. top rot disease) powodowaną przez bakterię *Klebsiella pneumoniae*, dobrze znanego okolicznościowego sprawcę zapalenia płuc, chorób układu moczowego ludzi i zwierząt, występującego niekiedy jako nieszkodliwy endobiont roślin. Na roślinach kukurydzy występowały objawy chlorozy liści oraz ich przerzedzenie, zwijanie się liści, nacięcia brzegów i zgnilizna wierzchołkowa, a na łodygach – zgnilizny, czemu towarzyszył nieprzyjemny zapach. Badania nad patogennością wyosobnionego z kukurydzy izolatu KpC4 *K. pneumoniae* oraz szczepu klinicznego Kp138, spełniające postulaty Kocha, potwierdziły jego zdolności chorobotwórcze wobec kukurydzy i myszy. Jedną ze strategii przetrwania tego patogenu jest adaptacja ekologiczna. Stwierdzono na przykład, że *K. pneumoniae* może bardzo dobrze przeżyć przez co najmniej 6 miesięcy nie tylko w liściach kukurydzy w warunkach naturalnych, ale także w suchych resztkach roślin kukurydzy (HUANG i współaut. 2020). Udo-

wodniono także, że szczep Borkar *K. pneumoniae* blokuje system oddychania korzeni roślin z rodzaju *Solanaceae* stwarzając warunki beztlenowe i produkując wokół korzeni alkohol wydzielający nieprzyjemny zapach, co skutkuje wędnięciem i w końcu zamieraniem roślin (AJAYASREE i BORKAR 2018). Kukurydza może stanowić więc rezerwuuar *K. pneumoniae*, a przedstawione wyniki należy traktować jako ostrzeżenie przed potencjalnie niebezpiecznym, okolicznościowym patogenem bakteryjnym, wykazującym zdolność infekcji zarówno roślin, jak i zwierząt oraz ludzi. W kontekście szkodliwości tego patogenu dla upraw kukurydzy istnieje konieczność prowadzenia badań nad patogenezą i epidemiologią choroby oraz opracowania strategii ochrony tej rośliny. Również w Chinach, na podstawie testu patogeniczności i szerokich badań z zastosowaniem testów fenotypowych i wielolokusowej analizy sekwencji kilku genów metabolizmu podstawowego (MLSA) wykazano, że *K. pneumoniae* powodowała zgniliznę cebuli (LIU i współaut. 2015). Ostatnio dr M. Kałużna z Instytutu Ogródnictwa-PIB w Skierniewicach stosując techniki molekularne i test patogeniczności udowodniła, że bakterie rodzaju *Klebsiella*, w tym *K. variicola* i *K. oxytoca* (zaliczane do patogenów człowieka), powodują szklistą zgniliznę cebuli (dane niepublikowane).

W grupie bakterii wywołujących choroby człowieka na szczególną uwagę zasługuje gatunek *Pseudomonas aeruginosa*, prawdopodobnie najbardziej rozpowszechniony spośród wszystkich gatunków bakterii. Bakterie te wyizolowano z różnych środowisk, m.in. z gleby, wody, a także na warunków klinicznych. Badania GREEN i współaut. (1974) wykazały, że *P. aeruginosa* wykrywano w 24% próbek gleby, ale tylko w 0,13% próbek roślin warzywnych uprawianych w Kalifornii. Analiza wyosobnionych izolatów, na podstawie ich zdolności do wytwarzania pirocyny (bakteriotoksyny), wykazała podobieństwo wielu z nich do szczepów klinicznych. Jednocześnie uznano, że gleba może być rezerwuarem tych bakterii i że mają one potencjał kolonizacji roślin w sprzyjających warunkach temperaturowych i wilgotnościowych. Natomiast w glebach Francji i Burkina Faso (Afryka Zachodnia), niezależnie od ich składu fizyko-chemicznego i klimatu, *P. aeruginosa* występowała bardzo rzadko (DEREDJIAN i współaut. 2014). SHANMUGAM i współaut. (2016) udowodnili, że w stanie Himachal Pradesh w Indiach bakteria ta powoduje zgniliznę szyjki korzeniowej cantedeskii. Choroba występowała na korzeniach, kłaczach i pędach tej rośliny. Natomiast w Australii stwierdzono, że *P. aeruginosa* jest sprawcą brązowej zgnilizny cebuli, a do in-

fekcji może dochodzić w okresie zbioru (COTHER i współaut. 1976). Badania przeprowadzone w Chinach wykazały, że jest to patogen okolicznościowy. Izolaty pochodzące z gnijących cebul były podobne do szczepów wzorcowych *P. aeruginosa* (LMG 1242^T z Belgii; IR07358 z Filipin) w zakresie cech fenotypowych, w tym patogenności i zawartości estrów metylowych kwasów tłuszczowych (HAO i XIE 2006). Również doniesienia z Egiptu potwierdzają chorobotwórczość tej bakterii wobec cebuli. Obok podstawowych cech fenotypowych i analizy sekwencji genu kodującego 16S rRNA autorzy zbadali czynniki wirulencji reprezentatywnego szczepu, wskazując na jego zdolności do wytwarzania kompleksu polisacharydów degradujących ścianę komórkową i błonę cytoplazmatyczną cebuli, a także wysoką aktywność proteaz, lipazy, pektynazy i fosfatazy alkalicznej. Obserwacje pod mikroskopem skaningowym ujawniły również możliwość wytwarzania przez te bakterie biofilmu (ABD-ALLAA i współaut. 2010). Na uwagę zasługują także szczegółowe badania etiologiczne zgnilizny owoców tindy (*Praecitrullus fistulosus*), rośliny tropikalnej z rodziny dyniowatych, obejmujące testy fenotypowe, w tym test patogenności, oraz analizę sekwencji genu kodującego 16S rRNA bakterii pochodzących z gnijących owoców. Wykazały one, że sprawcą gnicia jest *P. aeruginosa* (MONDAL i współaut. 2012). Choroba jest problemem o znaczeniu gospodarczym w uprawach tindy w Indiach. Jej nasilenie przybiera formę epifitozy zwłaszcza w okresach deszczowych i bardzo gorących. Pojawiają się wtedy liczne, od jasno- do ciemnobrazowych, głębokie, okrągłe, miękkie zgnilizny mięsistych tkanek owoców, a niekiedy towarzyszą im wycieki bakteryjne.

P. aeruginosa jest także okolicznościowym patogenem człowieka. Powoduje schorzenia u osób z obniżoną odpornością, w tym przewlekłe zakażenia płuc u pacjentów z mukowiscydozą (RAHME i współaut. 1997). Poznano różne czynniki wirulencji tej bakterii, jak egzotoksynę A, elastazę i fosfolipazę C, a obiektem szczegółowych badań był szczep UCBPP-PA14 pochodzący z warunków klinicznych, wykazujący potencjał zakażenia zarówno liści rzodkiewnika (*Arabidopsis thaliana*), jak i skóry myszy. Stwierdzono, że mutacje genów związanych z patogennością tego szczepu (*toxA*, *plcS*, *gacA*) powodowały jej osłabienie w stosunku do obu testowanych organizmów, co sugeruje możliwość wspólnego lub podobnego mechanizmu ich zakażenia (RAHME i współaut. 1997). Badania przeprowadzone jeszcze w latach 70. ub. stulecia, obejmujące liczne izolaty *P. aeruginosa* pochodzące z różnych środowisk, w

tym z roślin i warunków klinicznych, wykazały ich zdolności chorobotwórcze w stosunku do sałaty (*Lactuca sativa* 'Great Lakes'), selera (*Apium graveolens* 'Dulce'), ziemniaka (*Solanum tuberosum* 'Whiterose'), a także pomidora (*Lycopersicon esculentum*), ogórka (*Cucumis sativus*), brukwi (*Brassica napobrassica*) i marchwi (*Daucus carota*). Pomimo że udowodniono znaczne różnicowanie badanych izolatów w powodowaniu zgnilizn, to jednak nie zaobserwowano różnic między izolatami pochodzącymi z warunków klinicznych oraz pól uprawnych, wody i gleby (SCHROTH i współaut. 2018). Na podkreślenie zasługuje jednak fakt, że dwa izolaty kliniczne (PA13 i PA14) wykazały największą wirulencję w powodowaniu zgnilizn na wszystkich testowanych roślinach. Badania WALKERA i współaut. (2004) dowiodły, że *P. aeruginosa* może tworzyć w różnych warunkach biofilm, a cecha ta umożliwia przeżycie bakteriom u chorych osób, nawet po uporczywym leczeniu antybiotykami. Wspomniany szczep PA14 wywoływał zgnilizny korzeni, nie tylko rzodkiewnika pospolitego, ale także bazylii pospolitej (*Ocimum basilicum*), co skutkowało zamieraniem tych roślin w ciągu siedmiu dni po inokulacji.

KONTAMINACJA ROŚLIN I GLEBY PRZEZ PATOGENY CZŁOWIEKA

Środowisko roślin może być także niszą wyłącznych patogenów człowieka, powodujących przeważnie choroby u ludzi osłabionych lub ze zmniejszoną odpornością na stresy pochodzenia biotycznego i abiotycznego. Patogeny takie wykryto w ryzosferze i na różnych organach nadziemnej części roślin (TYLER i TRIPLETT 2008, KIRZINGER i współaut. 2011). Doniesienia ostatnich lat wskazują na wzrost zachorowań ludzi wskutek spożywania świeżych, nie przetworzonych produktów żywnościowych pochodzenia roślinnego, zwłaszcza owoców i warzyw (LIM i współaut. 2014, SZCZECHE i współaut. 2014, ALEGBELEYE i współaut. 2018). Wśród możliwości kontaminacji roślin i produktów roślinnych przez bakteryjne patogeny człowieka wymienia się wodę stosowaną do nawadniania upraw, glebę lub bezpośredni kontakt z bakteriami. Woda jest uważana za jedno z najważniejszych źródeł zanieczyszczeń, które pochodzą m.in. z pobliskich pastwisk, a także po obróbce pozbiorniczej owoców i warzyw (ALEGBELEYE i współaut. 2018). Użycie wody niedokładnie odfiltrowanej w chłodnicach wodnych, stosowanej w przechowywaniu i przetworstwie świeżych produktów, może spowodować zanieczyszczenie ich całej partii. Ponadto owoce opadłe na zanieczyszczoną glebę oraz świeżo pokrojone warzywa, do

których bakterie, zwłaszcza rodzaju *Salmonella*, wykazują specyficzny tropizm, mogą być także przyczyną zatruc. Przenosicielami bakterii są dzikie zwierzęta, które przebywając nawet przez krótki czas na polach mają bezpośredni kontakt z uprawianymi tam roślinami (LIM i współaut. 2014). Również nawozy organiczne, jak nieprzekompostowany obornik czy gnojówka, mogą zawierać szkodliwe bakterie. W celu redukcji takich zanieczyszczeń wprowadzono w Stanach Zjednoczonych wymóg stosowania 120 dniowego odstępu między przygotowaniem a wprowadzeniem obornika do gleby (ALEGBLEYE i współaut. 2018). Rośliny mogą być zanieczyszczane bakteryjnymi patogenami człowieka w różnych fazach wzrostu, a także podczas zbioru plodów, ich dystrybucji i obrotu handlowego. Warto dodać, że bakterie *Listeria monocytogenes*, sprawcę listeriozy, groźnej choroby u osób z ograniczoną odpornością, wykryto w próbkach pobranych z klamek drzwi, podłóg czy ścian przechowalni owoców i warzyw. Podobne wyniki uzyskano z badań nad *Salmonella enterica* – bakterią będącą przyczyną ostrych zatruc pokarmowych, która tworzy biofilm nawet na nierdzewnych powierzchniach metalowych, przez co jest też odporna na dezynfekcję (GALIÉ i współaut. 2018). W Stanach Zjednoczonych stwierdza się rocznie około 5 000 przypadków śmiertelnych związanych z zanieczyszczoną mikrobiologicznie żywnością, a około 300 000 osób jest hospitalizowanych. Jednocześnie oceniono, że choroby pochodzące od takiej żywności powodują straty wynoszące około 7 mld dolarów rocznie (HUSSAIN i DAWSON 2013). Należy podkreślić, że bakterie *S. enterica* i *L. monocytogenes* należą do najczęściej wymienianych w USA sprawców zachorowań pacjentów spożywających zanieczyszczoną żywność pochodzenia roślinnego (HOFMANN i współaut. 2014). Wiele patogenów jelitowych związanych z żywnością może przeżywać w glebie nawet przez okres całego roku. Ich występowanie przekłada się bezpośrednio na zanieczyszczenie korzeni, a następnie część nadziemną roślin. I tak, bakteria *E. coli* wchodząca w skład mikrobiomu jelita grubego człowieka, a także przewodu pokarmowego zwierząt stałocieplnych, m.in. ptaków, bydła, jeleni, psów, owiec czy świń, może przedostawać się do gleby z odchodami, a o jej przeżywalności decydują takie czynniki jak: skład mechaniczny gleby, występowanie resztek roślinnych i innych mikroorganizmów oraz wilgotność i temperatura (LIM i współaut. 2014). W temperaturze poniżej 25°C i wysokiej wilgotności *E. coli* może przeżyć w glebie nawet 80 dni (COOLS i współaut. 2001). Po okresie adaptacji bakterie wytwarzają

nitkowate struktury umożliwiające adhezję do powierzchni roślin, co stwierdzono w przypadku kontaminacji sałaty i rzodkiewki. Wykazano, że serotyp *E. coli* O157:H7 może wnikać do apoplastu sałaty i szpinaku przez korzenie i liście oraz żyć w nich przez ponad 20 dni (WRIGHT i współaut. 2017). Niektóre szczepy *E. coli*, produkujące egzotoksynę, powodują zatrucia pokarmowe u ludzi. Przebieg schorzeń jest różny, niekiedy może być ostry, jednak najczęściej nie jest groźny. Szczególnie niebezpieczny jest serotyp *E. coli* zawierający werotoksynę (VTEC), mogący doprowadzić do zespołu hemolityczno-mocznicowego i uszkodzenia centralnego układu nerwowego (KAPER i współaut. 2004). Do powszechnie występujących w glebach użytkowanych rolniczo należą bakterie rodzaju *Salmonella*, przy czym obornik jest uznawany za główne źródło zanieczyszczeń. Udowodniono, że bakterie te lepiej przeżywają w glebie z dodatkiem kompostu pochodzącego z obornika drobiowego niż obornika bydłowego. Bakterie serotypu Typhimurium *S. enterica* przeżywały w glebie z dodatkiem różnych kompostów przez okres od 203 do 231 dni. Wykrywano je także w roślinach rzodkiewki nawet przez 84 dni, a w roślinach marchwi przez 203 dni od wysiania nasion (ISLAM i współaut. 2004). Bakterie te rozprzestrzeniają się w roztworze glebowym nawet przy braku nawożenia. Wykazano również, że *S. enterica* ma wysoką zdolność kolonizacji zarówno epidermy, jak i tkanek wewnętrznych różnych roślin oraz jest przyczyną częstych chorób zakaźnych, przebiegających najczęściej w postaci ostrych zatruc pokarmowych. Inną bakterie, *Campylobacter jejuni*, powodującą ostre zapalenie żołądka i jelit, które może mieć ostry przebieg związany z powstawaniem wrzodów, izolowano z korzeni rzodkiewki i rizosfery szpinaku, odpowiednio przez 23 i 28 dni od wprowadzenia do gleby, a rośliny utrzymywano w temperaturze 10°C. Jako bakteria ciepłolubna przeżywała w rizosferze szpinaku przez dłuższy okres w temperaturze 16°C, co wskazuje na jej zdolność adaptacji i kontaminacji środowiska, skutkującą przypadkami zanieczyszczeń żywności pochodzenia roślinnego. Składniki gleby mogą więc stanowić mikronisze ekologiczne dla bakterii dostarczając im substancji pokarmowych uwalnianych z materii organicznej (LIM i współaut. 2014). Różne patogeny jelitowe, w tym *S. enterica*, *L. monocytogenes*, *E. coli*, *Shigella* spp., *Campylobacter* spp., *Yersinia* spp. i *Staphylococcus aerus*, izolowano ze świeżych owoców i warzyw. Zanieczyszczenie owoców, kwiatów czy pędów tymi bakteriami prowadziło do kolonizacji przez nie także wewnętrznych tkanek roślin. I chociaż nie są one zwykle uważa-

ne za składniki populacji mikroorganizmów zasiedlających fylosferę (nadziemna część roślin wraz z mikrobiomem i mikrofauną występującą na ich powierzchni), to jednak stwierdzane przypadki zakażeń ludzi wskazują na celowość rewizji tego poglądu (LIM i współaut. 2014). Bakterie jelitowe mogą się także przemieszczać w tkankach przewodzących roślin, np. z korzeni do liści i owoców. *E. coli* lub *S. typhimurium* wykryto na powierzchni zdezynfekowanych liści sałaty uprawianej w pożywkach wodnych (system hydroponiczny, uprawa bezglebowa) lub w glebie, zanieczyszczonych tymi bakteriami. *S. typhimurium* dodana do wody stosowanej do nawadniania pietruszki rozprzestrzeniała się z korzeni do liści i pędów. Warto podkreślić, że mutant tej bakterii, pozbawiony genów kodujących syntezę celulozy i adhezyny, przemieszczał się do liści w znacznie mniejszym stopniu niż szczepy dzikie. Na przeżywalność patogenów jelitowych w fylosferze roślin wpływają m.in. poziom odżywienia roślin, promieniowanie UV, substancje toksyczne wydzielane przez rośliny oraz warunki wilgotnościowe, zwłaszcza susza (LIM i współaut. 2014). Bakterie *E. coli* O157:H7 przeżywały na sałacie przez ponad 20 dni, ale na długość tego okresu wpływał wiek roślin. Liczebność bakterii była większa, kiedy rośliny nawadniano systemem typu deszczownianego w porównaniu do kropłowego. Tworzenie biofilmu na roślinach przez te patogeny sprzyja ich przeżywaniu.

BAKTERIE JAKO CZYNNIKI BIOLOGICZNEJ OCHRONY ROŚLIN PRZED CHOROBIAMI

W środowisku roślin występują również bakterie korzystnie oddziałujące na ich zdrowotność, wzrost i plonowanie. Bakterie takie dysponują mechanizmami, które umożliwiają bezpośrednie i/lub pośrednie ograniczanie sprawców chorób, wykazując wobec nich aktywność antagonistyczną, a możliwie także indukując odporność roślin na porażenie (SOBICZEWSKI 2009). Antagonizm bakterii wobec patogenów obejmuje trzy główne rodzaje interakcji: antybiozę, współzawodnictwo o pokarm i miejsce oraz pasożytnictwo. Natomiast efektem indukcji odporności jest stymulacja reakcji obronnych rośliny, skutkująca wytwarzaniem m.in. reaktywnych form tlenu, fitoaleksyn, związków fenolowych, białek związanych z patogenezą (PR-proteins) czy powstawaniem fizycznych barier, np. w epidermie. Zdolność produkcji antybiotycznych metabolitów, często o szerokim spektrum działania, wykryto u bakterii rodzajów *Agrobacterium*, *Bacillus*, *Pantoea*, *Pseudomonas*, *Serratia*, *Stenotrophomonas*, *Streptomy-*

ces, których szczepy różnych gatunków wykazują potencjał ochrony roślin przed chorobami. W niektórych relacjach między patogenami a pożytecznymi bakteriami, szczególnie ważne jest współzawodnictwo o pokarm i miejsce. Przykładem mogą tu być owoce atakowane przez tzw. patogeny przyranne np. *Penicillium expansum*, sprawcę mokrej zgnilizny jabłek. W zranieniach uwalniają się substancje pokarmowe atrakcyjne zarówno dla patogenu, jak i antagonisty, który jednak wykorzystując je szybciej zapobiega infekcji i rozwojowi choroby. Najczęściej bakterie takie mają szeroki zakres gospodarzy, a przez to przewagę w konkurencyjnej zdolności przystosowania się do różnych warunków środowiskowych. Z drugiej strony, co również istotne, ryzyko powstania odporności patogenów na atak antagonisty jest bardzo niskie. Natomiast bakterie wykazujące zdolność pasożytnictwa w stosunku do potencjalnego patogenu charakteryzują się wąskim zakresem gospodarzy, a ich aktywność zależy od warunków środowiskowych, w tym głównie decydujących o możliwości wzrostu i rozmnażania. Proces wytwarzania enzymów litycznych jest tu regulowany na drodze sygnałów pochodzących od patogenu, co oznacza, że są one specyficzne i zależne od substratu.

Interakcje między pożytecznymi bakteriami a patogenami są wysoce regulowanymi kaskadami zjawisk metabolicznych, często łączących różne mechanizmy działania. W tym kontekście na podkreślenie zasługuje fakt, że uczestniczące w nich związki, takie jak cząsteczki sygnałowe, enzymy i różne metabolity, są wytwarzane w warunkach naturalnych w niskim stężeniu (KÖHL i współaut. 2011). Sytuacja zmienia się jednak, kiedy w celach utylitarnych wprowadza się do środowiska odpowiednio więcej tych bakterii. Ważnymi czynnikami biologicznej ochrony roślin przed chorobami odglebowymi, powodowanymi przez grzyby i łęgniowce, są bakterie rodzaju *Pseudomonas*. Wiele z nich wytwarza enzymy lityczne i substancje antybiotyczne, oraz siderofory – związki chelatowe wiążące jony żelaza trójwartościowego, będącego ważnym składnikiem biogennym wielu mikroorganizmów. Odgrywają one zasadniczą rolę m.in. w tzw. glebach opornych, nie dopuszczając do rozwoju bytujących tam patogenów roślin. Szczepy gatunku *Pseudomonas fluorescens*, wytwarzające pyrolnitynę i pioletorynę, okazały się skutecznymi antagonistami takich glebowych patogenów roślin jak: *Rhizoctonia solani*, *Thielaviopsis basicola*, *Verticillium dahliae*, *Alternaria* spp. oraz *Pythium ultimum* i *Pectobacterium carotovorum* (WELLER 2007). Ponadto różne szczepy *Pseudomonas* spp. wytwarzające 2,4-diace-

tylofloroglucynol (DAPG), antybiotyk o dużej aktywności wobec wielu patogenów roślin, wykazują także wysoką zdolność kolonizacji systemu korzeniowego i skutecznej konkurencji o pokarm oraz mogą indukować u roślin reakcje obronne na stresy pochodzenia biotycznego. Na bazie szczepu A506 *P. fluorescens* w Stanach Zjednoczonych zarejestrowano preparat BlightBan®A506 przeznaczony do ochrony sadów jabłoniowych przed przymrozkami i zarazą ogniową, a do ochrony przed chorobami przechowalniczymi owoców drzew ziarnkowych i cytrusów preparaty Bio-Save® 10LP i Bio-Save® 11L, których składnikami czynnymi są szczepy, odpowiednio ESC-10 i ESC-11 gatunku *Pseudomonas syringae* (SOBICZEWSKI 2009). Badania BRYK i współaut. (2004) wykazały, że szczepy B194 i B224 *Pseudomonas* spp. ograniczały, na drodze pasożytnictwa, rozwój *Botrytis cinerea* i *Penicillium expansum*, sprawców odpowiednio szarej pleśni i mokrej zgnilizny jabłek. W tej grupie bakterii należy jeszcze wspomnieć o *Pseudomonas aeruginosa*. Badania przeprowadzone w Indiach ze szczepem PNA1 tego gatunku, wyizolowanym z ryzofery ciecierzycy, wykazały ich wysoką skuteczność ochronną przeciwko chorobom powodowanym przez *Fusarium oxysporum* f.sp. *ciceris* i *Fusarium udum* na ciecierzycy (ANJALIAH i współaut. 2003), a badania w Belgii ze szczepem 7NSK – przez *Pythium* sp. na pomidorach (BUYSENS i współaut. 1996). Na uwagę zasługuje jeszcze biopreparat zawierający dziki szczep *P. aeruginosa* i jego mutanty, opracowany i opatentowany w Stanach Zjednoczonych (patent nr. 5762928) do ochrony grzybów uprawnych przed zieloną pleśnią (ang. *green mold*) powodowaną przez *Trichoderma harzianum*).

Glebę zanieczyszczoną patogenami roślin może „leczyć” *Agrobacterium radiobacter*, bakteria glebowa o zdolnościach antagonicznych wobec *A. tumefaciens* – sprawcy guzowatości korzeni, a także ograniczająca inne czynniki związane z chorobą replantacji. Choroba ta występuje najczęściej w uprawach sadowniczych po posadzeniu jakiegokolwiek gatunku roślin na stanowisku po tym samym gatunku, np. jabłoni po jabłoniach. *A. radiobacter* wytwarza bakteriocynę o nazwie agrocyna oraz egzopolisacharydy, które mogą indukować wytwarzanie w roślinach fitoaleksyn. Najszerze zastosowanie w praktyce znalazł szczep K84 *A. radiobacter*, będący składnikiem biopreparatów do ochrony drzew owocowych i krzewów róży przed guzowatością korzeni. Na bazie tego szczepu Pabianickie Zakłady Farmaceutyczne produkowały preparaty Polagrocyna SL i Polagrocyna PC (SOBICZEWSKI i współaut. 1995, SOBICZEWSKI 2009). Dużą zaletą *A. radiobacter*

jest zdolność saprotroficznego przeżywania w ryzosferze roślin, nawet przez kilka lat. Ich obecność w glebie sadu jabłoniowego powodowała wzrost liczebności innych pożytecznych bakterii, w tym niesymbiotycznie wiążących azot. MAZZOLA i FREILICH (2017) sformułowali opinię, że najlepszym sposobem eliminacji chorób odglebowych byłoby wykorzystanie bakterii pożytecznych naturalnie zasiedlających glebę „zmęczoną” (której skutkiem jest choroba replantacji), poprzez taką modyfikację środowiska, aby stymulowało ono ich rozmnażanie i aktywność.

Na szczególną uwagę zasługuje gatunek *Pantoea agglomerans*, którego niektóre szczepy, wyisobnione i zbadane w różnych krajach, wykazały wysoką skuteczność przeciwko chorobom roślin powodowanym przez bakterie i grzyby, a zwłaszcza przeciwko zarazie ogniowej jabłoni i gruszy (JOHNSON i STOCKWELL 1998, BRAUN-KIEWNICK i współaut. 2000, NUNES współaut. 2002). W niektórych krajach m.in. w Stanach Zjednoczonych i Nowej Zelandii zarejestrowano biopreparaty (Blossom Bless™, Bloomtime, PomaVita™) na bazie różnych szczepów tej bakterii, ale ich rejestracja w Europie napotyka trudności, ponieważ *P. agglomerans* jest uznawany za okolicznościowy patogen człowieka. W Dyrektywie 2000/54/WE Parlamentu Europejskiego i Rady z dnia 18 września 2000 r. zaklasyfikowano bowiem bakterie „*Enterobacter* spp.” (takson, w skład którego wchodzi *P. agglomerans*) do grupy 2 bezpieczeństwa biologicznego, co oznacza, że mogą one wywoływać chorobę u ludzi i mogą być niebezpieczne w miejscu pracy. Badania porównawcze szczepów wyizolowanych z roślin oraz warunków klinicznych, ukierunkowane na poszukiwanie różnicujących je markerów genomowych wykazały, że większość szczepów klinicznych jest niewłaściwie zaklasyfikowana do gatunku *P. agglomerans*. Uzyskany wynik oparto na wielolokusowej analizie filogenetycznej i fluorescencyjnym polimorfizmie długości amplifikowanych fragmentów (fAFLP) (REZZONICO i współaut. 2009). Autorzy uważają, że ma to związek z m.in. wcześniejszymi zmianami w taksonomii kompleksu *Enterobacter agglomerans/Erwinia herbicola* i jego zgrupowaniem w jednym gatunku *P. agglomerans*. Na podkreślenie zasługuje fakt, że w gatunku tym nie zidentyfikowano odrębnego markera dla szczepów klinicznych i szczepów przeznaczonych do biologicznej ochrony roślin. Przypuszczalny marker fAFLP został wykryty tylko w tej drugiej grupie szczepów i może być przydatny w ich oznaczaniu (selekcji) pod kątem bezpieczeństwa biologicznego. Pomocne może być także zbadanie patogenności szczepów wobec ludzi zgodnie z postulatami

Kocha, ale jak widać problem jest i to nie tylko w tej grupie bakterii.

Niektóre gatunki bakterii rodzaju *Bacillus* wytwarzają lipolisacharydy będące antybiotykami przeciwgrzybowymi, np. ituryny, bacillomycynę, surfaktynę. Na szczególną uwagę zasługuje ituryna A wykazująca silną aktywność wobec takich patogenów jak: *Rhizoctonia solani*, *Pythium ultimum*, *Sclerotinia sclerotiorum* czy *Fusarium oxysporum*. Wykazano, że różne szczepy *B. subtilis* (np. EBW4, BACT-1) eliminowały skutki choroby replantacji, stymulowały rozwój systemu korzeniowego i plonowanie jabłoni (SOBICZEWSKI 2009). Na bazie szczepu QST 713 *B. subtilis*, w kilku krajach europejskich, w tym w Polsce, zarejestrowano biopreparat Serenade ASO, przeznaczony do walki z zarazą ogniową na jabłoniach i gruszech, rakiem bakteryjnym i brunatną zgnilizną na moreli, brzoskwini, wiśni, czereśni i śliwie, szarą pleśnią i mączniakiem prawdziwym na aronii, borówce wysokiej, jeżynie, malinie, żurawinie, porzeczce czarnej i kolorowej oraz agrestie, a także przeciwko szarej pleśni i mączniakowi prawdziwemu truskawki i winorośli. Natomiast składnikami czynnymi preparatów Amylo-X WG, Serifel i Taegro są odpowiednio szczepy D747, MB1600 i FZB 24 bakterii *B. amyloliquefaciens*.

Wiele bakterii reprezentujących różne rodzaje taksonomiczne wykazuje także zdolność pasożytnictwa, mechanizmu związanego m.in. z wydzielaniem enzymów hydrolytycznych rozkładających ścianę komórkową patogenów, która u wielu z nich jest zbudowana z chityny. Zdolność do wydzielania chitynaz jest uważana za ważny mechanizm działania bakterii rodzajów *Bacillus*, *Vibrio* czy *Serratia* przeciwko różnym patogenom glebowym i nalistnym (SWIONTEK-BRZEZIŃSKA i współaut. 2014).

Czynnikami biologicznej ochrony roślin przed chorobami mogą być również bakterie wchodzące w skład wspomnianego wcześniej kompleksu *Burkholderia cepacia*, wytwarzające substancje antybiotyczne wobec różnych patogenów roślin, w tym glebowych, nalistnych oraz powodujących choroby przechowalnicze owoców (PARKE 2000).

Podsumowując należy podkreślić, że bakterie należące do tych samych gatunków mogą być zarówno patogenami roślin, patogenami człowieka, jak i czynnikami biologicznej ochrony przed chorobami. Co więcej, nawet te same szczepy mogą oddziaływać korzystnie na rośliny, a jednocześnie stanowić zagrożenie dla środowiska. Różnice między bakteriami pożytecznymi i szkodliwymi nie są więc tak jednoznaczne i – co warto zauważyć – wskutek horyzontalnego transferu genów może nastąpić przekazanie

między bakteriami cech niekorzystnych, np. zdolności chorobotwórczych. Analiza porównawcza sekwencji genomów wykazała, że bakterie takie mają pewne wspólne struktury genomów, co sugeruje możliwość zmiany ich sposobu życia w konkretnej niszy ekologicznej i nadarzającym się potencjalnym gospodarzu (BULGARI i współaut. 2019). Z tego punktu widzenia użycie bakterii do walki z patogenami roślin może skutkować nasileniem chorób, a nawet pojawieniem się nowych patogenów. I chociaż ochrona roślin metodą biologiczną jest perspektywą obiecującą, to ważne jest, aby mieć w polu widzenia jej bezpośredni lub pośredni wpływ na środowisko i zdrowie ludzi. Zastosowanie bakterii w ochronie roślin przed chorobami wymaga więc przeprowadzenia szczegółowych badań i analiz, obejmujących m.in. ich skuteczność, ryzyko wytworzenia odporności i specyfikę działania wobec patogenu, fizjologię rośliny, która ma być chroniona, a także analizę możliwości wystąpienia niekorzystnych skutków ich stosowania, w tym zagrożeń dla środowiska, a zwłaszcza ludzi (KÖHL i współaut. 2011). Pełniejszego wyjaśnienia możliwych interakcji między bakteriami i roślinami, a tym samym ich znaczenia dla agroekosystemów, upatruje się w badaniach z zastosowaniem nowoczesnych technologii „omicznych” (genomika, proteomika lub metabolomika).

Streszczenie

Spośród poznanych dotychczas ponad 10 000 hodowlanych gatunków bakterii, ponad 150 powoduje choroby roślin. Ze względu na ich objawy fitopatogeny bakteryjne dzieli się na nekrogeny, macerogeny i onkogeny. Niektóre z nich wykazują zdolność zakażenia organizmów spoza królestwa roślin, w tym człowieka. Poważnym zagrożeniem jest także kontaminacja roślin i gleby przez wyłączone patogeny człowieka i/lub zwierząt. Są to głównie bakterie jelitowe. W środowisku roślin występują również bakterie korzystnie oddziałujące na ich zdrowotność, wzrost i plonowanie. Bakterie takie dysponują mechanizmami, które umożliwiają bezpośrednie i/lub pośrednie ograniczanie sprawców chorób, wykazując wobec nich aktywność antagonistyczną, a możliwe także indukując odporność roślin na porażenie. Ich zastosowanie w praktyce wymaga jednak przeprowadzenia szczegółowych badań, bowiem nawet te same szczepy mogą korzystnie oddziaływać na rośliny, a jednocześnie stanowić różnego rodzaju zagrożenia. I chociaż ochrona roślin metodą biologiczną jest obiecującą perspektywą, to ważne jest, aby mieć w polu widzenia jej możliwy, bezpośredni lub pośredni, negatywny wpływ na środowisko i zdrowie ludzi.

LITERATURA

- ABD-ALLAA M. H., BASHANDYA S. R., RATERINGC S., SCHNEL S., 2011. First report of soft rot of onion bulbs in storage caused by *Pseudomonas aeruginosa* in Egypt. J. Plant Interact. 6, 229-238.

- AGRIOS G. N., 2005. *Plant Pathology*. Elsevier Academic Press.
- AJAYASREE T. S., BORKAR S. G., 2018. *Pathogenic potentiality of the bacterium of Klebsiella pneumoniae strain Borkar on different plants*. J. Appl. Biotechnol. Bioeng. 5, 233-235.
- ALEGBELEYE O. O., SINGLETON I., ANDERSON S. S. A., 2018. *Sources and contamination routes of microbial pathogens to fresh produce during field cultivation: A review*. Food Microbiol. 73, 177-208.
- ANJIAH V., CORNELIS P., KOEDAM N., 2003. *Effect of genotype and root colonization in biological control of fusarium wilts in pigeonpea and chickpea by Pseudomonas aeruginosa PNA1*. Can. J. Microbiol. 49, 2, 85-91.
- AUJOULAT F., MARCHANDIN H., ZORGNIOTTI I., MASNOU A., JUMAS-BILAK E., 2015. *Rhizobium pusense is the main human pathogen in the genus Agrobacterium/ Rhizobium*. Clin. Microbiol. Infect. 21, 472.e1-472.e5.
- BILLING E., 1987. *Bacteria as plant pathogens*. Asp. Microbiol. 14, 1-79.
- BRAUN-KIEWNICK A., JACOBSEN B. J., SANDS D. C., 2000. *Biological control of Pseudomonas syringae pv. syringae, the causal agent of basal kernel blight of barley, by antagonistic Pantoea agglomerans*. Phytopathology 90, 368-375.
- BRYK H., DYKI B., SOBICZEWSKI P., 2004. *Inhibitory effect of Pseudomonas spp. on the development of Botrytis cinerea and Penicillium expansum*. Plant Protect. Sci. 40, 128-134.
- BUYSENS S., HEUNGENS K., POPPE J., HOFTE M., 1996. *Involvement of pyochelin and pyoverdinin in suppression of Pythium-Induced Damping-Off of tomato by Pseudomonas aeruginosa 7NSK2*. Appl. Environ. Microbiol. 62, 865-871.
- BULGARI D., MONTAGNA M., GOBBI E., FAORO F., 2019. *Green technology: bacteria-based approach could lead to unsuspected microbe-plant-animal interactions*. Microorganisms 7, doi:10.3390/microorganisms7020044.
- COOLS D., MERCKX R., VLASSAK K., VERHAEGEN J., 2001. *Survival of E. coli and Enterococcus spp. derived from pig slurry in soils of different texture*. Appl. Soil Ecol. 17, 53-62.
- COTTER E. J., DARBYSHIRE B., BREWER J., 1976. *Pseudomonas aeruginosa: cause of internal brown rot of onion*. Phytopathology 66, 828-834.
- DEPOORTER E., BULL M. J., PEETERS C., COENYE T., VANDAMME P., MAHENTHIRALINGAM E., 2016. *Burkholderia: an update on taxonomy and biotechnological potential as antibiotic producers*. Appl. Microbiol. Biotechnol. 100, 5215-5229.
- DEREDJIAN A., COLINON C., HIEN C., BROTHIER E., YUENOU B., COURNOYER B., DEQUIEDT S., HARTMANN A., JOLIVET C., HOUOT S., RANJARD L., SABA N. P. A., NAZARET S., 2014. *Low occurrence of Pseudomonas aeruginosa in agricultural soils with and without organic amendment*. Front. Cell. Infect. Microbiol. 4, 1-12.
- DUTKIEWICZ J., MACKIEWICZ B., LEMIESZEK M. K., GOLEC M., MILANOWSKI J., 2016. *Pantoea agglomerans: a mysterious bacterium of evil and good. Part III. Deleterious effects: infections of humans, animals and plants*. Ann. Agric. Environ. Med. 23, 197-205.
- FENNER B. J., KUMARA A., TANA N. Y. Q., ANGA M., 2019. *Case of isolated Rhizobium radiobacter contact lens-related infectious keratitis: A plant microbe now emerging as a human pathogen*. Am. J. Ophthalm. Case Rep. 15, doi: 10.1016/j.ajoc.2019.100476.
- FRENEY J., GRUER L. D., BORNSTEIN N., KIREDJIAN M., GUILVOUT I., LETOUZEY M. N., COMBE C., FLEURETTE J., 1985. *Septicemia caused by Agrobacterium sp.* J. Clin. Microbiol. 22, 683-685.
- GALIÉ S., GARCÍA-GUTIÉRREZ C., MIGUÉLEZ E. M., VILLAR C. J., LOMBÓ F., 2018. *Biofilms in the food industry: Health Aspects and Control Methods*. Front. Microbiol. 9, doi: 10.3389/fmicb.2018.00898.
- GREEN S. K., SCHROTH M. N., CHO J. J., KOMINOS S. D., VITANZA-JACK V. B., 1974. *Agricultural plants and soil as a reservoir for Pseudomonas aeruginosa*. Appl. Microbiol. 28, 987-991.
- GRODE A. S., BRISCO-MCCANN E., WIRIYAJITSONBOOM P., HAUSBECK M. K., SZENDREI Z., 2019. *Managing onion thrips can limit bacterial stalk and leaf necrosis in Michigan onion fields*. Plant Disease 103, 938-943.
- HAO X. J., XIE G. L., 2006. *Internal brown rot of onion caused by an opportunistic bacterial pathogen (Pseudomonas aeruginosa) in China*. J. Plant Pathol. 88, 342.
- HOFMANN A., FISCHER D., HARTMANN A., SCHMID A., 2014. *Colonization of plants by human pathogenic bacteria in the course of organic vegetable production*. Front. Microbiol. Plant-Microbe Interact. 5, 1-11.
- HUANG M., PENGFEI H. E., SHAHZAD M., YIXIN W. U., XINGYU L., PENGBO H., YUEQIU H., 2020. *Ecology and etiology of bacterial top rot in maize caused by Klebsiella pneumoniae KpC4*. Microb. Pathogen. 139, doi.org/10.1016/j.micpath.2019.103906.
- HUSSAIN M. A., DAWSON C. O., 2013. *Economic impact of food safety outbreaks on food businesses*. Foods 2, 585-589.
- ISLAM M., MORGAN J., DOYLE M. P., PHATAK S. C., MILLNER P., JIANG X., 2004. *Fate of Salmonella enterica serovar Typhimurium on carrots and radishes grown in fields treated with contaminated manure composts or irrigation water*. Appl. Environ. Microbiol. 70, 2497-2502.
- JANSE J. D. 2005. *Phytopathology*. CABI Publishing.
- JOHNSON K. B., STOCKWELL V. O., 2000. *Biological control of fire blight*. [W:] *Fire blight, the disease and its causal agent, Erwinia amylovora*. VANNESTE J. L. (red.). CABI Publishing, 319-338.
- KADO C. I., 2010. *Plant Bacteriology*, APS Press, St. Paul, Minnesota, USA.
- KAMIŃSKA M., 2004. *Choroby roślin ogrodniczych powodowane przez fitoplazmy*. Hortpress, Sp. z o.o., Warszawa.
- KAPER J. B., NATARO J. P., MOBLEY H. L., 2004. *Pathogenic Escherichia coli*. Nat. Rev. Microbiol. 2, 123-140.
- KIM J.-S., YOON S.-J., PARK Y.-J., KIM S.-Y., RYU C.-M., 2020. *Crossing the kingdom border: human diseases caused by plant pathogens*. Environ. Microbiol. 22, 2485-2495.
- KIRZINGER M. W. B., NADARASAH G., STAVRINIDES J., 2011. *Insights into cross-kingdom plant pathogenic bacteria*. Genes 2, 980-997.
- KÖHL J., KOLNAAR R., RAVENSBERG W. J., 2019. *Mode of action of microbial biological control agents against plant diseases: relevance beyond efficacy*. Front. Plant Sci. 10, doi: org/10.3389/fpls.2019.00845.
- LACROIX B., TZFIRA T., VAINSTEIN A., CITOVSKY V., 2006. *A case of promiscuity: Agrobacterium's endless hunt for new partners*. Trends Genet. 22, 29-37.

- LIM J.-A., LEE D. H., HEU S., 2014. *The interaction of human enteric pathogens with plants*. Plant Pathol. J. 30, 109-116.
- LIU S., LV M., GU Y., ZHOU J., 2015. *First report of bulb disease of onion caused by Klebsiella pneumonia in China*. Plant Disease 99, doi: org/10.1094/PDIS-05-15-0513-PDN.
- MAHENTHIRALINGAM E., URBAN T. A., GOLDBERG J. B., 2005. *The multifarious, multireplicon Burkholderia cepacia complex*. Nat. Rev. Microbiol. 3, 144-156.
- MANTADAKIS E., KONDI A., CHRISTIDOU A., KALMANTI M., 2010. *Agrobacterium radiobacter bacteremia in a child with acute lymphoblastic leukemia*. World J. Pediatr. 6, 81-184.
- MAZZOLA M., FREILICH S., 2016. *Prospects for soil borne disease control: application of indigenous versus synthetic microbiome*. Phytopathology 107, 256-263.
- MONDAL K. K., MANI C., SINGH J., DAVE S., TIPRE D. R., KUMAR A., TRIVEDI., 2012. *Fruit rot of tinda caused by Pseudomonas aeruginosa – a new report from India*. Plant Disease 96, doi: 10.1094/PDIS-05-11-0404.
- NUNES C., USALL J., TEIXIDO N., FONS E., VINAS I., 2002. *Post-harvest biological control by Pantoea agglomerans (CPA-2) on Golden Delicious apples*. J. Appl. Microbiol. 92, 247-255.
- PANDAY D., SCHUMANN P., DAS K., 2011. *Rhizobium pusense sp. nov., isolated from the rhizosphere of chickpea (Cicer arietinum L.)*. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 61, 2632-2639.
- PAPHITOU N. I., ROLSTON K. V., 2003. *Catheter-related bacteremia caused by Agrobacterium radiobacter in a cancer patient: Case report and literature review*. Infection 31, 421-424.
- PARKE J. L., 2000. *Burkholderia cepacia: Friend or Foe?* Plant Health Instructor, doi: 10.1094/PHI-I-2000-0926-01.
- RAHME L. G., TAN M.-W., LE L., WONG S. M., TOMPKINS R. G., CALDERWOOD S. B., AUSUBEL F. M., 1997. *Use of model plant hosts to identify Pseudomonas aeruginosa virulence factors*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 94, 13245-13250.
- REZZONICO F., SMITS T. H. M., MONTESINOS E., FREY J. E., DUFFY B., 2009. *Genotypic comparison of Pantoea agglomerans plant and clinical strains*. BMC Microbiol. 9, doi:10.1186/1471-2180-9-204.
- SHANMUGAM V., THAKUR H., PAUL S., BHADWAL P., MAHAJAN S., KUMAR MONDAL K., 2016. *First report of collar rot caused by Pseudomonas aeruginosa on calla lily (Zantedeschia elliottiana)*. Phytopathologia Mediterranea 55, 427-431.
- SCHROTH M. N., CHO J. J., GREEN S. K., KOMINOS S. D., 2018. *Epidemiology of Pseudomonas aeruginosa in agricultural areas*. J. Med. Microbiol. 67, 1191-1201.
- SOBICZEWSKI P., 1999. *Guzowatość korzeni (Agrobacterium tumefaciens) – ważna nowotworowa choroba roślin sadowniczych*. Post. Nauk Rol. 5, 17-30.
- SOBICZEWSKI P., 2009. *Bakterie wykorzystywane w produkcji roślinnej*. [W:] Biotechnologia roślin. MALEPSZY S. (red). PWN Warszawa, 172-213.
- SOBICZEWSKI P., SCHOLLEBERGER M., 2002. *Bakteryjne choroby roślin ogrodniczych*. PWRiL, Warszawa.
- SOBICZEWSKI P., BERCZYŃSKI S., CIECHANOWSKA M., KARCZEWSKI J., LUBISZ K., MAJDZIAK K., SZCZEPANIAK J., FILIP A., SEDLACZEK L., 1995. *Sposób wytwarzania biopreparatu do ochrony korzeni podkładek drzew owocowych i róży przed guzowatością korzeni*. Patent nr 167547.
- SPRINGMAN A. C., JACOBS J. L., SOMVANSHI V. S., SUNDIN G. W., MULKS M. H., WHITTAM T. S., VISWANATHAN P., GRAY L. P., LIPUMA J. J., CICHE T. A., 2009. *Genetic diversity and multihost pathogenicity of clinical and environmental strains of Burkholderia cenocepacia*. Appl. Environ. Microbiol. 75, 5250-5260.
- SWIONTEK-BRZEZINSKA M., JANKIEWICZ U., BURKOWSKA A., WALCZAK M., 2014. *Chitinolytic microorganisms and their possible application in environmental protection*. Curr. Microbiol. 68, 71-81.
- SZCZECZ M., SMOLIŃSKA U., KOWALSKA B., KOSSON R., SZWEJDA-GRZYBOWSKA J., TUSZYŃSKA M., 2014. *Zdrowa żywność: mikrobiologiczne bezpieczeństwo w produkcji rolniczej*. Broszura Instytutu Ogrodnictwa w Skierniewicach.
- TYLER H. L., TRIPLETT E. W., 2008. *Plants as a habitat for beneficial and/or human pathogenic bacteria*. Annu. Rev. Phytopathol. 46, 53-73.
- WALKER T. S., BAIS H. P., DE ZIEL E., SCHWEIZER H. P., RAHME L. G., FALL R., VIVANCO J. M., 2004. *Pseudomonas aeruginosa-plant root interactions. Pathogenicity, biofilm formation, and root exudation*. Plant Physiol. 134, 320-331.
- WELLER D. M., 2007. *Biological control of soil-borne plant pathogens*. Annu. Rev. Phytopathol. 26, 379-407.
- WRIGHT K. M., CROZIER L., MARSHALL J., MERGET B., HOLMES A., HOLDEN N. J., 2017. *Differences in internalization and growth of Escherichia coli O157:H7 within the apoplast of edible plants, spinach and lettuce, compared with the model species Nicotiana benthamiana*. Microb. Biotechnol. 10, 555-569.

KOSMOS Vol. 70, 4, 685–696, 2021

PIOTR SOBICZEWSKI

The National Institute of Horticultural Research, 1/3 Konstytucji 3 maja Str., 96-100 Skierniewice, E-mail: Piotr.Sobiczewski@inhort.pl

BACTERIA IN THE PLANT ENVIRONMENT - ENEMIES AND ALLIES

Summary

Of the more than 10 000 cultivable species of bacteria known so far, more than 150 cause plant diseases. Due to their symptoms, bacterial phytopathogens are divided into necrogens, macrogens and oncogenes. Some of them are capable of infecting organisms outside the plant kingdom, including humans. Contamination of plants and soil by only human and/or animal pathogens is also a serious threat. They are mainly intestinal bacteria. There are also bacteria in the plant environment that have a beneficial effect on their health, growth and yield. Such bacteria have mechanisms that allow the direct and/ or indirect control of disease agents showing antagonistic activity towards them and possibly inducing plant resistance to infection. Their use in practice, however, requires detailed research, because even the same strains can have a beneficial effect on plants and at the same time pose various types of threats. Although biological plant protection is a promising prospect, it is important to have possible direct or indirect negative effects on the environment and human health in the field of vision.

Key words: Phytopathogens, pathogens of plants and human, contamination, beneficial bacteria