

OLIWIA SĘK¹, KRZYSZTOF STAWRAKAKIS²

1

[HTTPS://ORCID.ORG/0000-0001-9724-5677](https://orcid.org/0000-0001-9724-5677)

Department of Systematic Zoology, Faculty of Biology, Adam Mickiewicz University in Poznań
Uniwersytetu Poznańskiego 6, 61-416 Poznań, Poland

2

[HTTPS://ORCID.ORG/0000-0001-6347-9854](https://orcid.org/0000-0001-6347-9854)

Department of Systematic and Environmental Botany, Faculty of Biology, Adam Mickiewicz University in Poznań
Uniwersytetu Poznańskiego 6, 61-416 Poznań, Poland

e-mail: krzysztof.stawrakakis@amu.edu.pl

Toksyczny bufet roślinożerców

Herbivores' toxic buffet

https://doi.org/10.36921/kos.2023_2868

Abstrakt

Grzyby endofityczne – coraz częściej w literaturze definiowane jako symbionty roślin – mogą stanowić poważne zagrożenie dla zwierząt roślinożernych. Te mikroskopijne organizmy wytwarzają wysoce szkodliwe dla roślinożerców alkaloidy (takie jak ergowalina, lolitremy czy peraminy) i tym samym pośredniczą w obronie rośliny przed zgryzaniem. Wykazano szereg negatywnych efektów u zwierząt, które żywiły się pokarmem zawierającym grzyby z alkaloidami. Wysokie stężenia alkaloidów w paszy wywołują jednostki chorobowe między innymi u bydła, owiec i koni, a ich szkodliwe działanie udowodniono także na owadach. Rolnicy i weterynarze nie korelują obserwowanych u zwierząt chorób ze spożywanym przez nie pokarmem, więc nie zdają sobie sprawy z jego toksyczności. Tymczasem z powodu bioakumulacji alkaloidów istnieje ryzyko, że negatywne skutki ich działania mogą być odczuwalne także dla ludzi. Mimo licznych doniesień naukowych, problem wciąż jest bagatelizowany i pozostaje nierozwiązany.

Słowa kluczowe: grzyby endofityczne, choroby zwierząt gospodarskich, alkaloidy, roślinożercy, toksykozy

Abstract

Endophytic fungi – symbiotic organisms of plants – can pose a serious threat to herbivores. These microscopic organisms produce different kinds of alkaloids (such as ergovaline, lolitrems or peramine) which are highly harmful to herbivores, and thus mediate the plant's defense against grazing. A number of negative effects have been demonstrated in animals that fed on food containing alkaloid-producing fungi. High concentrations of alkaloids in the forage cause specific diseases, inter alia in cattle, sheep and horses. Their harmful effects on insects have also been proven. Farmers and veterinarians do not correlate the diseases observed in animals with the consumed food, so they are unaware of

its toxicity. Due to the alkaloid bioaccumulation, there is a risk of their negative impact on humans. Despite numerous scientific reports, the problem remains underestimated and unsolved.

Keywords: endophytic fungi, livestock diseases, alkaloids, herbivores, toxicosis

WSTĘP

Trwałe użytki zielone stanowią ważną bazę pokarmową dla zwierząt gospodarskich w Polsce. Często są one podstawą ich wyżywienia przez cały rok – latem w formie zielonki, a w okresie zimowym w formie zakonserwowanej paszy (Gajęcki i współaut. 2010, Lipińska i współaut. 2013). Na jakość tego rodzaju paszy wpływa, między innymi, sposób przechowywania oraz obecność w niej mykotoksyn. Mykotoksynami określa się relatywnie dużą i zróżnicowaną grupę metabolitów wtórnych grzybów, do których można zaliczyć również alkaloidy o działaniu toksycznym. Alkaloidy są definiowane jako zasadowe związki, głównie heterocykliczne, pochodzenia roślinnego, zwierzęcego oraz grzybowego (McNaught i Wilkinson 1997). Niektóre z nich mają szkodliwy wpływ na poszczególne grupy zwierząt, w tym roślinożerne kręgowce (Rai i Varma 2010) czy owady (Laihonen i współaut. 2022). Toksyczne metabolity mogą występować nie tylko bezpośrednio w zielonych częściach roślin, ale i w ich nasionach, a następnie również w sianie, kiszonkach czy produktach spożywczych pochodzenia roślinnego, jak na przykład suplementy diety (Ałtyn i Twarużek 2020, Pallarés i współaut. 2021), czy produkty odzwierzęce takie jak mleko (Finch i współaut. 2013, Hasninia i współaut. 2022).

Dane o pierwszych przypadkach zatrucia pokarmowego u ludzi, spowodowanego konsumpcją zanieczyszczonego mykotoksynami pożywienia pochodzenia roślinnego, pochodzą już ze średniowiecza (Bryden 2007). Często przyczyną ówczesnych dolegliwości ze strony układu pokarmowego było spożycie sporyszu [stadium przetrwalnikowe pasożytniczego grzyba buławinki czerwonej *Claviceps purpurea* (Fr.) Tul.] znajdującego się w produktach zbożowych, takich jak mąka. Aktualnie w Polsce i na świecie jest to problem relatywnie dobrze poznany, prowadzi się w tym zakresie regularne badania, pozwalające dokonać kontroli jakości paszy i szeroko pojętych produktów pochodzenia roślinnego.

W naszym kraju w 2015 roku oceniano zawartości poszczególnych mykotoksyn w sianie wybranych gatunków traw w zależności od okresu i miejsca jego przechowywania (Lipińska i współaut. 2015). Wykazano, że większość badanych prób była wolna od toksyn, w tym ergowaliny i wybranych aflatoksyn. Jednak na roślinożerców czyha znacznie więcej

niebezpieczeństw ze strony przedstawicieli królestwa grzybów. Przy tym zagrożenia te są zdecydowanie słabiej poznane niż wpływ spożycia sporyszu na ludzi.

Zagrożenie takie stanowią na przykład niektóre grzyby endofityczne. Termin endofit budzi kontrowersje i był wielokrotnie redefiniowany. Współcześnie, powszechnie akceptowana jest następująca definicja endofitów: to wszystkie organizmy zasiedlające organy roślin, które w pewnym momencie swojego życia mogą kolonizować wnętrza tkanek roślinnych, bez wyrządzania widocznych szkód swoim gospodarzom; w to włącza się również organizmy posiadające fazę epifityczną, a także patogeny w formie utajonej, żyjące w roślinie bezobjawowo (Petri 1991).

W niniejszym artykule proponujemy definiowanie endofitów grzybowych jako organizmów żyjących w formie endosymbiotycznej (sensu Martin i Schwab 2012) w roślinach i w różnym stopniu wpływających na biologię gospodarza. W tym artykule odnosimy się do grzybów endofitycznych właśnie w takim kontekście, bowiem nie wszystkie efekty wymienionych interakcji są jednoznacznie negatywne, bądź pozytywne. Często opierają się na zasadzie bilansu korzyści i strat (trade-off). Ponadto, te symbiozy mogą być zmienne w czasie, jak zauważył Wilson w 1995 r. W początkowej fazie rozwoju rośliny endofit może przynosić korzyści roślinie np. zwiększając liczbę produkowanych przez nią nasion, ale w następnym roku skracając jej żywotność.

Gatunki endofityczne mogą być zarówno ściśle wyspecjalizowane (najczęściej wytwarzające również struktury epifityczne), jak i być generalistami czy oportunistami. Ciekawym oportunistą jest *Epicothium nigrum*, saprofityczny grzyb występujący w glebie, mogący kolonizować tkanki roślin i wytwarzać podkładki (Yin i współaut. 2021). Został również wyizolowany z ludzkiej skóry i płwociny (Schol-Schwarz 1959). Wykazuje właściwości alergenne (Chapman 1986). Jako endofit, może wspierać roślinę-gospodarza, produkując związki przeciwgrzybicze (Fa'varo 2012). Bardziej wyspecjalizowane gatunki np. z rodzaju *Fusarium*, infekujące trawy (w tym zboża) są zarówno patogenami roślin, jak i wytwarzają zróżnicowane mykotoksyny o szerokim spektrum działania, szkodliwe dla zwierząt hodowlanych oraz ludzi (D'Mello 1999). Z kolei gatunki *Epichloë* stanowią takson atakujący trawy, często ze specjalizacją do gatunku, a hybrydyzacja

ma istotny wpływ na fitness *Epichloë* spp. (Schirrmann i Leutschmann 2015). Szczepy *Epichloae* (*Neotyphodium* spp. i *Epichloë* spp.) wykorzystywane komercyjnie są pozbawiane zdolności do wytwarzania danych alkaloidów. Dzikie szczepy są jednak generalnie toksyczne (Johnson 2013). Mają one znaczący wpływ na funkcjonowanie gospodarzy oraz odgrywają kluczową rolę w procesach ewolucyjnych i ekologicznych roślin (oddziałując na ich cechy historii życia, takie jak tempo wzrostu, masa nasion czy ilość biomasy).

Wchodząc w skład mikrobiomu roślin, grzyby endofityczne stają się integralną częścią rośliny, często niezbędną do jej prawidłowego funkcjonowania. Mikrobiom definiowany jest jako społeczność w kontekście ekologicznym, składająca się z komensalnych, mutualistycznych czy patogennych mikroorganizmów, z włączeniem ich genów i genomów oraz substancji produkowanych przez gospodarza i tę mikrobiotę. W definicji mikrobiomu zawiera się więc zarówno elementy strukturalne gospodarza (funkcjonującego jako siedlisko dla mikrobioty) i samej mikrobioty (Berg i współaut. 2020). Interakcja na poziomie grzyb endofityczny – roślina często nie ma jednak jednoznacznego charakteru. W określonych przypadkach grzyby endofityczne mogą wykazywać w stosunku do swojego gospodarza szereg oddziaływań antagonistycznych. W przypadku niektórych roślin zainfekowanych endofitem obserwuje się znaczne skrócenie ich żywotności, ograniczenie rozmnażania (spowodowane zmniejszoną produkcją pędów generatywnych) oraz redukcję suchej masy, zarówno części nadziemnej jak i podziemnej (Olejniczak i Lembicz 2007). Jednocześnie symbionty grzybowe mogą pełnić funkcję obronną względem rośliny, chroniąc ją zarówno przed różnego rodzaju patogenami (Gimenez i współaut. 2007), wirusami (Muvea i współaut. 2018), jak i roślinożercami (Czarnołęski i współaut. 2010, Czarnołęski i współaut. 2012).

W tym artykule omówiono zagadnienia dotyczące wpływu endofitów na aspekty ekologiczne i gospodarcze, ze zwróceniem uwagi na rosnące ryzyko intensyfikacji czynników patogenazy względem roślin, zwierząt i ludzi.

CHEMICZNA BROŃ ROŚLIN – WPLYW NA ROŚLINOŻERCÓW

Niektóre mechanizmy ochrony roślin przed zgryzaniem są dobrze poznane i łatwo dostrzegalne, zwłaszcza te bezpośrednio i mechaniczne jak kolce, ciernie, włoski gruczołowe i nie-gruczołowe. W tym artykule skupimy się jednak na pośrednich mechanizmach chemicznych, w powstaniu których

mogą uczestniczyć grzyby endofityczne. Mogą one bowiem wytwarzać alkaloidy wysoce szkodliwe dla roślinożerców. Do najlepiej poznanych w kontekście efektów biologicznych a szeroko występujących alkaloidów zaliczamy: alkaloidy sporyszowe (np. ergowalina), lolitremy (np. lolitrem B), peraminy i lolini. Te dwie ostatnie grupy są lepiej rozpuszczalne w wodzie apoplastów (system przestrzeni komórkowych transportujący wodę) i prawdopodobnie właśnie dlatego mogą znajdować się również w blaszce liściowej. Występowanie pozostałych alkaloidów ogranicza się do organów generatywnych i nasion, czy korzeni bądź pochwy liściowej (Keogh 1996). Efekty tego chemicznego wspomaganie rośliny zostały wykazane w wielu ewolucyjnie odległych taksonach. Ponieważ zasiedlanie roślin przez endofity jest zjawiskiem powszechnym, jego konsekwencje mogą odbijać się szeroko w świecie zwierząt. Dotyczy to zarówno gatunków hodowlanych jak i dzikich, narażonych na konsumpcję zainfekowanego pokarmu. Grzyby endofityczne mogą zasiedlać nasiona i części zielone szeroko występujących gatunków traw, także odmian o przeznaczeniu pastwiskowym (Wiewióra i współaut. 2006). Udowodniono, że populacje mszyc czeremchowo-zbożowych, żerujących na roślinach z symbiontem wytwarzającym alkaloidy, są mniej liczne od populacji żyjących na roślinach bez endofitów (Lehtonen i współaut. 2006, Laihonon i współaut. 2022). To ważne informacje, biorąc pod uwagę, że owady są nierzadko (z perspektywy człowieka) trudnymi do zwalczania szkodnikami upraw. Dlatego endofity grzybowe wydają się obiecującym narzędziem ochrony roślin. Jednakże to obosieczna broń, bowiem te tzw. „szkodniki” nie mają monopolu na dostępne zasoby. Wykazano na przykład, że drapieżniki mszyc żerujących na zainfekowanych grzybami roślinach mają znacząco upośledzone praktycznie wszystkie cechy historii życia, w tym składowe płodności czy długość życia (De Sassi i współaut. 2006). Autorzy sugerują, że przyczyną tego zjawiska jest najprawdopodobniej bioakumulacja mykotoksyn. Nie są tutaj znane dokładne mechanizmy, jednakże ciągle odżywianie się mszycami, posiadającymi w swoim ciele mykotoksyny, mogłoby dać takie efekty. Ponadto, wykazano wiele negatywnych efektów alkaloidów endofitycznych w stosunku do ssaków roślinożernych, a hodowla tych udomowionych, jak trzoda chlewna, bydło, owce, kozy czy konie, to ważna gałąź gospodarki, także w Polsce. Ergowalina wykazuje m.in. wpływ na przepływ krwi w naczyniach włosowatych, a lolitrem B działa neurotoksycznie na ssaki (Hahn i współaut. 2007, Żurek i współaut. 2010).

Widoczne stadium epifityczne nie jest obecne każdego roku, niemniej jednak endofit znajduje



Ryc. 1. Mannica odstawia *Puccinella distans* (Jacq.) Parl. z pomarańczową podkładką endofita grzybowego *Epichloë typhina* (Pers.) Brockm.

się w roślinie nieprzerwanie. Podkładki pojawiają się na przełomie maja i czerwca. Obecność podkładek – struktur służących do rozmnażania płciowego grzyba – wskazuje na zaawansowany stopień wyeksploatowania rośliny i że jest to najpewniej jej ostatni rok życia. Fot. Marlena Lembicz.

Bydło żywiące się trawą na łące o wysokim stopniu zainfekowania grzybami endofitycznymi z rodzaju *Epichloë* jest dotknięte licznymi chorobami. Chociaż toksykozy zwierząt pasących się na dzikich łąkach zostały zaobserwowane już w XIX w., to rzeczywistą przyczynę znamy dopiero od 1977 r. To trudny do zidentyfikowania ciąg przyczynowo-skutkowy, zwłaszcza z perspektywy hodowców. Innymi słowy, właściciel w wielu przypadkach nie jest świadomy z czym związane są choroby jego bydła. Przy wydłużonej ekspozycji na działanie tych alkaloidów, u zwierząt obserwuje się takie objawy jak: podwyższenie temperatury ciała, spadek masy ciała, obniżoną odporność, martwicę dystalnych części ciała, zmętnienie gałek ocznych, utratę apetytu czy nawet zgorzel (Read i Camp 1986, Faeth 2002, Browning 2003, Marczuk i współaut. 2019). Read i Camp (1986) porównywali kondycję bydła wypasanego na dwóch rodzajach pastwisk: z kostrzewą trzcinową *Festuca arundinacea* (Schreb), silnie zainfekowaną endofitami grzybowymi oraz słabo lub niemal wcale niezainfekowaną. Zwierzęta konsumujące zainfekowany pokarm charakteryzowały się znacząco gorszą kondycją (gorączka, matowa sierść, stany zapalne), podczas gdy pasące się na niezainfekowanych terenach nie wykazywały żadnych symptomów chorobowych. W 2019 roku w Polsce opisano studium przypadku zatrucia ergowaliną w stadzie krów mlecznych, które zgłosił hodowca bydła (Marczuk i współaut. 2019). Ergowalina wykazuje chemiczne podobieństwo do neuroprzekazników, takich jak serotonina, noradre-

nalina czy dopamina. W związku z tym jej działanie w organizmie generuje zaburzenia pracy serca a także powoduje skurcz naczyń krwionośnych, który w konsekwencji doprowadza do niedokrwienia i martwicy dystalnych części ciała (Zbib i współaut. 2014). Jak zaznaczyli Marczuk i współaut. (2019), w krajowym piśmiennictwie nie znaleźli doniesień na temat zatruc ergowaliną u zwierząt gospodarskich, dlatego zdecydowali się na przedstawienie własnego przypadku zatrucia tym alkaloidem u bydła mlecznego. Brak takich danych dotyczących pojawiania się toksykoz u zwierząt jest niepokojący, nie ze względu na to, że nie występują, ale ponieważ prawdopodobnie nie są rejestrowane i podawane do publicznej wiadomości. Występujące w paszy w wysokich stężeniach metabolity wywołują konkretne jednostki chorobowe, takie jak ryegrass staggers syndrome czy fescue toxicosis (anglojęzyczna nomenklatura tych zespołów neurologicznych pochodzi od nazw gatunkowych zainfekowanych traw pastewnych, które były konsumowane przez zwierzęta – perrenial ryegrass to życica trwała/rajgras angielski, fescue to kostrzewa) nie tylko bydła, ale także owiec i koni. Proponujemy więc polskie określenia np. toksykoza rajgrasowa i toksykoza kostrzewowa. Pierwsza z wymienionych chorób objawia się porażeniem tylnych kończyn, spadkiem produkcji mleka i ogólnymi zaburzeniami pracy układu nerwowego; przejawy drugiej obejmują wystąpienie gorączki, nadmiernego ślinienia, przyspieszenia oddechu czy spadek sukcesu reprodukcyjnego (Cross 2000, Miyazaki i współaut. 2004, Ball 2007) (tab. 1). Spadek dostosowania (fitness) zwierząt, w szczególności hodowlanych, to z punktu widzenia człowieka realny problem, także w Polsce. Jak wykazali Lembicz i współaut. (2011) 98,2% kęp trawy mannicy odstawia (*P. distans*) na łące na Kujawach (której znaczną część stanowiły pastwiska dla bydła) było zainfekowanych grzybem endofitycznym z rodzaju *Epichloë* (ryc. 1).

Szkodliwe alkaloidy wytwarzane przez grzyby mogą mieć jednak wpływ nie tylko na wspomniane zwierzęta hodowlane. Ich negatywnemu działaniu prawdopodobnie podlega także szereg innych organizmów, dla których łąki i pola uprawne to środowisko życia i źródło pokarmu. Do tej dużej liczby gatunków zwierząt narażonych na spożywanie zainfekowanych roślin należą również zajęczaki i różne małe gryzonie, w tym ziarno- i zielonkojadły, takie jak myszarka polna czy nornik zwyczajny. Wykazano również, że populacje małych ssaków są mniej liczne na łąkach zainfekowanych przez endofity w porównaniu do populacji występujących na łąkach wolnych od toksycznych endofitów (Coley 1995). Przeprowadzone badania na nornikach wy-

Tabela 1. Negatywny wpływ wybranych alkaloidów grzybowych na wybrane zwierzęta (opracowane na podstawie: Latch 1993, Cross 2000, Faeth 2002, Miyazaki i współaut. 2004, Ball 2007, Hahn i współaut. 2007, Nicol i Klotz 2016).

Alkaloidy	Efekty	Zwierzęta poddane ekspozycji	Obserwowane objawy /wywoływane jednostki chorobowe
Lolitrem B	toksyczne dla ssaków i larw niektórych owadów	bydło	ryegrass staggers syndrome (spadek produkcji mleka, zaburzenia pracy układu nerwowego, spazmy)
		owce	
Ergowalina	toksyczne dla kręgowców i niektórych owadów	bydło	fescue toxicosis (gorączka, spadek masy ciała, zmniejszenie produkcji mleka), poronienia, niewielki wskaźnik poczęć, laminitis
		owce	
		konie	
Peramina	toksyczne dla owadów	ryjkowce	ograniczona produkcja jaj, wyższa śmiertelność larw

kazały ich tendencję do unikania zainfekowanych, a zjadania niezainfekowanych grzybem endofitycznym, zielonych części roślin (Czarnołęski i współaut. 2012). Taka wybiórczość pokarmowa w warunkach eksperymentalnych jest możliwa, jednak znacząco może ją ograniczyć sytuacja, w której następuje znaczna intensyfikacja infekcji endofitycznych, w szczególności w monokulturowych populacjach traw. Ujednoczenie genetyczne skutkuje bowiem większą podatnością na infekcje i kolonizacje endofityczne (Ekroth i współaut. 2019). Oznacza to, że w środowisku naturalnym uniknięcie negatywnych skutków wywołanych przyswajaniem przez zwierzęta toksycznego pokarmu może stać się znacznie utrudnione.

CO DALEJ? STARE I NOWE ROZWIĄZANIA

Jak wspomniano wcześniej, poszczególne gatunki, zwłaszcza w środowisku naturalnym, zmuszone są rywalizować o limitowane zasoby. Między populacjami o podobnych wymaganiach środowiskowych występuje stała konkurencja, w przypadku roślinożerców – o pokarm roślinny. Jeżeli zaś jest on zainfekowany, potencjalnie może być przyczyną chorób i zmiany behawioru, szczególnie na terenach o wysokim stopniu zainfekowania roślin.

Nazywane przez nas szkodnikami upraw gryzoni czy owady stanowią ważny element wielu sieci troficznych i stanowią główny składnik pokarmu wielu rodzimych ptaków i ssaków drapieżnych (także gatunków zagrożonych). Problemem jest tutaj bioakumulacja, czyli gromadzenie się szkodliwych metabolitów w tkankach zwierząt. Oznacza to, że negatywne skutki działania alkaloidów grzybowych mogą odczuć również drapieżniki jako kolejny element sieci troficznej. Jak wspomniano we wstępie,

już wieki temu pojawiły się pierwsze doniesienia dotyczące masowych zatruc u ludzi, spowodowanych neurotoksycznym działaniem alkaloidów grzybowych. Ten stan rzeczy wynikał przede wszystkim z faktu, że produkty roślinne (ze względu na brak możliwości i świadomości) nie były poddawane żadnej kontroli. Obecnie, mimo rosnącej wiedzy i badawczego zaplecza, wciąż można zauważyć szereg nierozwiązanych problemów.

Obserwowane pogorszenie kondycji zwierząt gospodarskich powinno być powodem do niepokoju i motywacją do badań. Stan wiedzy na temat szkodliwej działalności grzybów endofitycznych jest wciąż bardzo ubogi. Między innymi ze względu na funkcjonujący w Polsce wieloinstytucjonalny system publicznego nadzoru nad bezpieczeństwem żywności, nieznana jest rzeczywista skala problemu w kraju. Wspomniany model wieloinstytucjonalny, zwany również rozproszonym, tworzony jest przez wiele instytucji, których zakresy nadzoru mogą być rozdzielone według różnych kryteriów (Kowalczyk 2016). Jak podają Światowa Organizacja Zdrowia i Organizacja Narodów Zjednoczonych do spraw Wyżywienia i Rolnictwa (2003), bazowanie na takim systemie posiada wady i może generować liczne problemy na poziomie spójności prowadzonych kontroli. Z kolei według krajowej Najwyższej Izby Kontroli, nadzorowanie bezpieczeństwa żywności przez wiele inspekcji kontrolnych utrudnia właściwą kontrolę poszczególnych elementów łańcucha żywnościowego (Kotynia 2022). Najistotniejszą, postulowaną w „Ocenie działania urzędowej kontroli żywności” zmianą, która cyt. „może w znacznym stopniu przyczynić się do podniesienia poziomu skuteczności urzędowej kontroli żywności, jest ujednoczenie jej struktur” (Kotynia 2022). W związku z tym wnioskować można, że w Polsce produkty gospodarki rolnej nie podlegają pełnej kontroli pod

kątem obecności produkujących toksyny grzybów endofitycznych w roślinach. Kontrola zawartości alkaloidów jest najbardziej bezpośrednim sposobem oceny poziomu toksyczności produktów rolnych, jednakże jest to droga metoda i stosuje się ją w przypadku podstawowych grup alkaloidów (Jankowska i Łozowicka 2021). Ponadto, nie jest to kompleksowa metoda, pomijająca aspekty biologii interakcji grzyba i rośliny. Dodatkowe ryzyko stanowią tzw. mykotoksyny maskowane (Tran i Smith 1990, Gareis i współaut. 1990). To związki pierwotnie wyprodukowane przez grzyby symbiotyczne, a następnie metabolizowane przez roślinę i najczęściej zdeponowane w wakuolach; rośliny unieczynnają bowiem mykotoksyny ze względu na ich szkodliwy wpływ na procesy komórkowe (Berthiller 2013). Wykrycie tak zmodyfikowanych metabolitów za pomocą rutynowych metod tj. testu immunoenzymatycznego (ELISA) jest utrudnione, a metodą chromatografii cieklej – praktycznie niemożliwe (Berthiller 2013). Co ważne, mykotoksyny zintegrowane w roślinie mogą być następnie przekształcone z powrotem do aktywnych form toksycznych w procesie przetwarzania żywności bądź bezpośrednio w trakcie trawienia (Gareis i współaut. 1990, Berthiller 2013).

Obecność danego gatunku grzyba w uprawie sugeruje z dużą dozą prawdopodobieństwa toksyczność produktów, nawet bez bezpośredniego badania zawartości alkaloidów. To potencjalnie szybszy i tańszy sposób diagnostyczny. Ponadto, białka zarodników grzybów, które produkują mykotoksyny, m.in. z rodzaju *Alternaria*, *Cladosporium*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Fusarium* to silne alergeny (Kennedy i współaut. 2012, Simon-Nobbe i współaut. 2008), mogące przyczyniać się do intensyfikacji alergii związanych ze spożywaniem produktów zbożowych.

Metody szybkiej weryfikacji obecności toksyko-gennych endofitów są obecnie testowane np. w The James Hutton Institute w Dundee. To również niezbędne działanie w celu zapobiegania rozprzestrzenianiu się patogenów w uprawach rolnych czy na łąkach pastewnych. W przypadku patogenów takich jak *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary [łęgnowiec atakujący intensywnie uprawy ziemniaka m. in. w Wielkiej Brytanii (Aitkenhead i współaut. 2020)] wczesne wykrycie zakażonych roślin stanowi kluczowe i najskuteczniejsze działanie prewencyjne. Prognozowanie z wykorzystaniem modelowania pozwala na skuteczną eliminację zakażonych upraw z transportu i zapobieganie dalszemu kaskadowemu zakażeniu. Brak regulacji prawnych dotyczących zawartości grzybów endofitycznych w mieszankach nasion rodzi możliwość daleko idących konsekwencji zdrowotnych i ekonomicznych. Jedynie w niewielu krajach takich jak Nowa Zelandia czy USA firmy

hodowlano-nasienne zobowiązane są do przestrzegania norm i weryfikacji mikrobiomu roślin użytkowych. W państwach tych od dawna znane są straty ekonomiczne w produkcji rolniczej opartej na łąkach i pastwiskach, których przyczyną są efekty zasiedlania traw przez endofity grzybowe z rodzaju *Epichloë*. Straty te w USA już 30 lat temu zostały oszacowane na 609 milionów dolarów rocznie (Hoveland 1993). Ewidentnie istnieje więc potrzeba poznania wpływu alkaloidów grzybów endofitycznych występujących w roślinach na dzikie zwierzęta, dla których rośliny te są podstawowym pokarmem. Można założyć, że dieta dzikożyjących roślinożerców, oparta na zainfekowanej roślinności, będzie miała wpływ na ich behavior i kondycję, tym samym rzutowałaby również na inne gatunki zwierząt (nie wyłączając chronionych i zagrożonych).

Koncentracja mykotoksyn może wzrastać w sytuacji ograniczonej dostępności wody i podwyższonej temperatury (Brosi i współaut. 2011), co sugeruje wyższe zagrożenie ze strony dzikich szczepów w postępujących zmianach klimatu. W eksperymentach z podwyższonym stężeniem CO₂, stopień zajęcia grzybami endofitycznymi w populacji roślin był wyższy (Brosi 2011), co koresponduje z wynikami badań Rozpádka i współaut. (2015). Zespół ww. badaczy wykazał, że rośliny z grzybem endofitycznym *Epichloë typhina* lepiej asymilowały CO₂, a fotosystem II działał wydajniej. Stosowanie nasion roślin zawierających zmodyfikowane (których geny mykotoksyn są unieczynnione), komercyjne szczepy endofitów grzybowych, może być więc strategią w przeciwdziałaniu skutkom zmian klimatycznych w uprawach (Young i współaut. 2013).

Przy wieloczynnikowym wpływie zależności na funkcjonowanie asocjacji: dziki endofit – roślina, trudno tworzyć przewidywania czy modele opisujące przyszłość tych interakcji w kontekście zdrowia człowieka i zwierząt oraz w ujęciu gospodarczym.

W tym artykule cytowane są prace badawcze nawet sprzed niemal 40 lat, a skala omawianego problemu wciąż jest powszechnie bagatelizowana. Problem jest więc nie tylko nierozwiązany, ale nawet niebezpiecznie nieobecny w świadomości społecznej.

BIBLIOGRAFIA

- Aitkenhead M., Coull M., Troldberg M., Cooke D., Skelsey P., 2020. *Spatiotemporal analyses of potato late blight outbreaks in Great Britain 2017–2020*. AHDB Summary Report Project Ref: 11120032
- Ałtyn I., Twarużek M., 2020. *Mycotoxin Contamination Concerns of Herbs and Medicinal Plants*. *Toxins*, 12, 182.

- Ball D., 2007. *Forage management and grazing strategies to minimize fescue toxicosis*. The National Cattlemen's Beef Association meeting in Nashville, TN. <http://www.4cattlemen.com/ncba2007/newsroom/RM104BallText.pdf>
- Berg G., Rybakova D., Fischer D., i in. 2020. Microbiome definition re-visited: old concepts and new challenges. *Microbiome* 8, 103. doi: 10.1186/s40168-020-00875-0
- Berthiller F., Crews C., Dall'Asta C., Saeger S.D., Haesaert G. i wspólaút., 2013 *Masked mycotoxins: a review*. *Mol Nutr Food Res.* 57(1):165–86.
- Brosi G.B., 2011. *The response of tall fescue and its fungal endophyte to climate change* (Doctoral dissertation, University of Kentucky Libraries).
- Brosi G.B., McCulley R.L., Bush L.P., Nelson J.A., Classen A.T., i wspólaút., 2011. *Effects of multiple climate change factors on the tall fescue–fungal endophyte symbiosis: infection frequency and tissue chemistry*. *New Phytol.* 189(3), 797–805.
- Browning R., 2003. *Tall fescue endophyte toxicosis in beef cattle: Clinical mode of action and potential mitigation through Cattle Genetics Cooperative Agricultural Research Program*. Tennessee State University, Nashville, TN.
- Bryden W.L., 2007. *Mycotoxins in the food chain: human health implications*. *Asia Pac. J. Clin. Nutr.* 16, Suppl. 1, 95–101.
- Chapman J.A., 1986. *Aeroallergens of southeastern Missouri, USA*. *Grana*, 25:3, 235–246
- Coley A.B., Fribourg H.A., Pelton M.R., Gwinn K.D., 1995. *Effects of tall fescue endophyte infestation on relative abundance of small mammals*. *J. Environ. Qual.* 24, 472–475.
- Cross D.L., 2000. *Toxic effects of Neotyphodium coenophialum in cattle and horses*. [W:] *Proceedings of the 4th International Neotyphodium/Grass Interaction Symposium*. Paul V.H., Dapprich P.D. (red.). Soest, Germany, 219–235.
- Czarnołęski M., Olejniczak P., Budzyńska P., Lembicz M., Kozłowski J., 2010. *Fungal endophytes protect grass seedlings against herbivory and allow economical seed production*. *Evol. Ecol. Res.* 12, 769–777.
- Czarnołęski M., Pawlik K., Olejniczak P., Kozłowski J., Lembicz M., 2012. *An endophytic fungus reduces herbivory in its recently colonised grass host: A food-choice experiment on common voles, weeping alkali grass and Epichloë typhina*. *Plant Ecol.* 213, 1049–1053.
- De Sassi C., Müller C.B., Krauss J., 2006. *Fungal plant endosymbionts alter life history and reproductive success of aphid predators*. *Proc. R. Soc. B: Biol. Sci.*, 273(1591), 1301–1306.
- D'Mello J.P.F., Placinta C.M., Macdonald A.M.C., 1999. *Fusarium mycotoxins: a review of global implications for animal health, welfare and productivity*, *JAFST*, 80, 183–205.
- Ekroth A. K. E., Rafaluk-Mohr C., C. King K., 2019. *Diversity and disease: evidence for the monoculture effect beyond agricultural systems*. *BioRxiv* 668228.
- Faeth S.H., 2002. *Are endophytic fungi defensive plant mutualists?* *Oikos* 98, 25–36.
- Fa'varo L.C. dL., Sebastianes F.L. d S., Araujo W.L., 2012., *Epicoccum nigrum P16, a Sugarcane Endophyte, Produces Antifungal Compounds and Induces Root Growth*. *PLoS ONE* 7(6): e36826
- Finch S.C., Thom E.R., Babu J.V., Hawkes A.D., Waugh C.D., 2013. *The evaluation of fungal endophyte toxin residues in milk*. *N Z Vet J.*; 61(1):11–7.
- Gajęcki M., Gajęcka M., Jakimiuk E., Zielonka Ł., Obremski M., 2010. *Zearalenone – undesirable substance*. [W:] *Mycotoxins in Food, Feed and Bioweapons*. Rai M., Varma A. (red.). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 131–144.
- Gareis M., Bauer J., Thiem J., Plank G., Grabley S. i wspólaút., 1990. *Cleavage of zearalenone-glycoside, a "masked" mycotoxin, during digestion in swine*. *J. Vet. Med. B* 37, 236–240.
- Gimenez C., Cabrera R., Reina M., Gonzalez-Coloma A., 2007. *Fungal endophytes and their role in plant protection*. *Curr. Org. Chem.* 11, 707–720.
- Hahn H., Mcmanus M. T., Warnstorff K., Monahan B.J., Young C.A. i wspólaút., 2007. *Neotyphodium fungal endophytes confer physiological protection to perennial ryegrass (Lolium perenne L.) subjected to water deficit*. *Environ. Exp. Bot.* 63, 183–199.
- Hasninia D., Salimi G., Bahrami G., Sharafi K., Omer A.K. i wspólaút., 2022. *Human health risk assessment of aflatoxin M1 in raw and pasteurized milk from the Kermanshah province, Iran*. *J. Food Compos. Anal.* 110, 104568.
- Hoveland C.S., 1993. *Importance and economic significance of the Acremonium endophytes to performance of animals and grass plant*. *Agric. Ecosys. Environ.* 44, 3–12.
- Jankowska, M., Łozowicka, B., 2021. *Naturalne i syntetyczne substancje toksyczne występujące w roślinach rolniczych i ich produktach*. *Progress in Plant Protection*, 61(1).
- Johnson L.J., de Bonth A.C.M., Briggs L.R., Caradus J.R., Finch S.C. i wspólaút., 2013. *The exploitation of epichloae endophytes for agricultural benefit*. *Fungal Divers.* 60, 171–188.
- Kennedy J.L., Heymann P.W., Platts-Mills T.A., 2012 *The role of allergy in severe asthma. Clinical and experimental allergy*. *J. Br. Soc. Allergy Clin. Immunol.* 42:659–669.

- Keogh R.G., Tapper B.A., Fletcher R.H., 1996. *Distribution of fungal endophyte Acremonium lolii and of the alkaloids lolitrem B and peramine within perennial ryegrass*. N.Z. J. Agric. Res. 39, 121–127.
- Kotynia Z., 2022. *Ocena działania urzędowej kontroli żywności-proponowane zmiany w systemie*. Kontrola Państwowa, 67(1 (402), 13–26.
- Kowalczyk S., 2016. *Bezpieczeństwo i jakość żywności*. Wydawnictwo Naukowe PWN.
- Laihonon M., Saikkonen K., Helander M., Vázquez De Aldana B.R., Zabalgoceazcoa I. i współaut., 2022. *Epichloë Endophyte-Promoted Seed Pathogen Increases Host Grass Resistance Against Insect Herbivory*. Front. Microbiol. 12:786619.
- Latch G.C. 1993. *Physiological interactions of endophytic fungi and their hosts. Biotic stress tolerance imparted to grasses by endophytes*. Agric Ecosyst Environ. 44(1–4), 143–156.
- Lehtonen P.T., Helander M., Siddiqui S.A., Lehto K., Saikkonen K., 2006. *Endophytic fungus decreases plant virus infections in meadow ryegrass (Lolium pratense)*. Biol Lett. 2(4):620–623.
- Lembicz M., Górczyńska K., Olejniczak P., Leuchtmann A., 2011. *Geographical distribution and effects of choke disease caused by Epichloë typhina in populations of the grass Puccinellia distans in Poland*. Sydowia 63, 35–48.
- Lipińska H., Harkot W., Ćwintal H., Wańkowicz W., Kępkowicz A. i współaut., 2015. *Zawartość mikotoksyn w sianie wybranych gatunków traw*. Łąkarstwo w Polsce 18, 159–169.
- Lipińska H., Kornas R., Stamirowska-Krzaczek E., Lipiński W., 2013. *Analiza zmian składników powierzchni paszowej i metod konserwacji pasz na tle produkcji mleka*. Annales UMCS, sectio E, Agricultura 68(4), 1–9.
- Marczuk J., Ziętek J., Michalak K., Winiarczyk S., Lutnicki K. i współaut., 2019. *Zatrucie ergowaliną w stadzie krów mlecznych – opis przypadku*. Med. Weter 75, 635–639.
- Martin B.D., Schwab E.R. 2012. *Current Usage of Symbiosis and Associated Terminology*. Int. J. Biol. 5, 32–35.
- McNaught A.D., Wilkinson A. 1997. *IUPAC. Compendium of Chemical Terminology*, 2nd ed. the „Gold Book”. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Miyazaki S., Ishizaki I., Ishizaka M., Kanbara T., Ishiguro-Takeda Y., 2004. *Lolium B residue in fat tissues of cattle consuming endophyte-infected perennial ryegrass straw*. J. Vet. Diagn. Invest. 16, 340–342.
- Muvea A.M., Subramanian S., Maniania N.K., Poehling H.M., Ekesi S. i współaut., 2018. *Endophytic colonization of onions induces resistance against viruliferous thrips and virus replication*. Front. Plant Sci. 9, 1785.
- Nicol A.M., Klotz J.L. 2016. *Ergovaline, an endophytic alkaloid. 2. Intake and impact on animal production, with reference to New Zealand*. Anim. Prod. Sci. 56(11), 1775–1786.
- Olejniczak P., Lembicz M., 2007. *Age-specific response of the grass Puccinellia distans to the presence of a fungal endophyte*. Oecologia 152, 485–494.
- Pallarés N., Berrada H., Font G., Ferrer E., 2021. *Mycotoxins occurrence in medicinal herbs dietary supplements and exposure assessment*. J Food Sci Technol 59, 2830–2841.
- Petrini O., 1991. *Fungal Endophytes of Tree Leaves*. [W:] Microbial Ecology of Leaves. Andrews J.H., Hirano S.S. (red.) Brock/Springer Series in Contemporary Bioscience. Springer, New York, NY.
- Rai M., Varma A., (red.) 2010. *Mycotoxins in Food, Feed and Bioweapons*. Springer, Heidelberg.
- Read J.C., Camp B.J., 1986. *The effect of the fungal endophyte Acremonium coenophialum in tall fescue on animal performance, toxicity, and stand maintenance*. Agron. J. 78, 848–850.
- Rozpądek P., Wężowicz K., Nosek M., Ważny R., Tokarz K. i współaut., 2015. *The fungal endophyte Epichloë typhina improves photosynthesis efficiency of its host orchard grass (Dactylis glomerata)*. Planta 242, 1025–1035.
- Schirrmann M.K., Leuchtmann A., 2015. *The role of host-specificity in the reproductive isolation of Epichloë endophytes revealed by reciprocal infections*. Fungal Ecol. 15, 29–38.
- Schol-Schwarz M.B., 1959. *The genus Epicoccum Link*. TBMS 42, 149–173.
- Simon-Nobbe B., Denk U., Poll V., Rid R., Breitenbach M., 2008. *The spectrum of fungal allergy*. Int. Arch. Allergy Immunol. 145:58–86.
- Tran S.T., Smith T.K., 2011. *Determination of optimal conditions for hydrolysis of conjugated deoxynivalenol in corn and wheat with trifluoromethanesulfonic acid*. Anim. Feed Sci. Technol. (2–4), 84–92.
- Wiewióra B., Prończuk M., Ostrowska A., 2006. *Infekcja nasion traw przez endofity w kolejnych latach użytkowania plantacji*. Biul. IHAR 242, 285–293.
- Wilson D., 1995. *Endophyte: The Evolution of a Term, and Clarification of Its Use and Definition*. Oikos, 73(2), 274–276.
- World Health Organization. 2003. In: *Assuring food safety and quality: guidelines for strengthening national food control systems* (pp. 73–73). Rome; FAO Food Nutr., 76.
- Yin Q., Jiang S., Li D., Huang H., Wang Y. i współaut., 2021. *First Report of Epicoccum nigrum*

- Causing Brown Leaf Spot in Tea in Guizhou Province, China.* Plant Dis. 106(1), 321.
- Young C.A., Hume D.E., McCulley R.L., 2013. *Forages and pastures symposium: fungal endophytes of tall fescue and perennial ryegrass: pasture friend or foe?* J. Anim. Sci. 91, Issue 5, 2379–2394
- Zbib N., Repussard C., Tardieu D., Priymenko N., Domange C. i współaut., 2014. *Ergovaline in tall fescue and its effect on health, milk quality, biochemical parameters, oxidative status, and drug metabolizing enzymes of lactating ewes.* J. Anim. Sci. 92, 5112–5123.
- Żurek M., Wiewióra B., Żurek G., 2010. *Występowanie grzybów endofitycznych na trwałych użytkach zielonych województwa mazowieckiego.* Biuletyn IHAR 256, 171–181.

