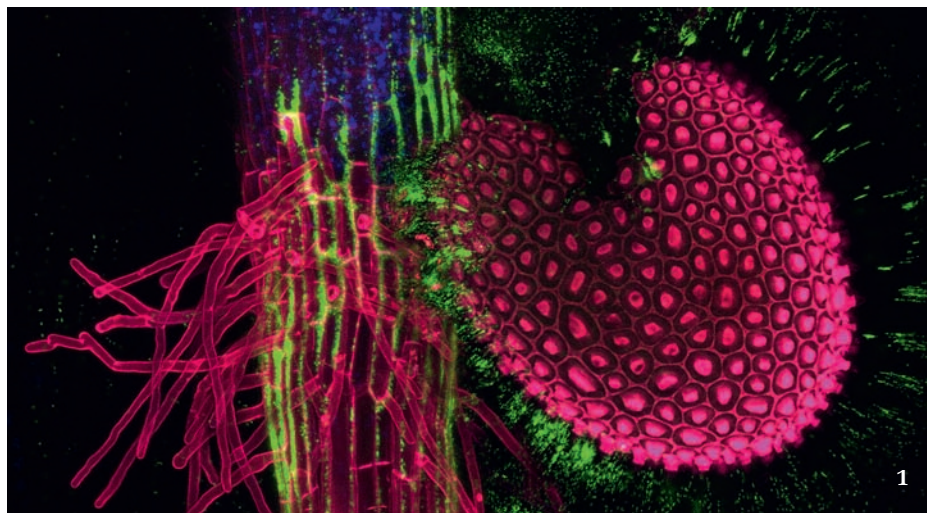


# Bakterie podporující růst rostlin – řešení potravinové krize v době klimatické změny?

**S rostoucí světovou populací, oteplováním naší planety a počínajícím nedostatkem vody začínáme čelit obrovské výzvě – jak zajistit dostatek jídla pro všechny. Rozloha využitelné zemědělské půdy i použití hnojiv a jiných agrochemikálií mají totiž své limity. Účinné řešení pro optimalizaci zemědělské produkce samozřejmě představují genetické modifikace hospodářských plodin, ale převratný přístup přináší aplikace bakterií podporujících růst rostlin – přírodní, levná technologie bez negativních dopadů na životní prostředí. Zablockují její použití komerční tlaky, nebo budeme mít vyhráno?**



Bakterie nejsou vždy patogenní. Je všeobecně známo (přínejmenším z reklamy na „miliardy přátelských bakterií“ v jogurtu), že trávicí trakt nás živočichů osídluje užitečná střevní mikroflóra. Stejně tak rostliny jsou kolonizovány různými prospěšnými mikroorganismy. Zatímco symbióza rostlin s mykorhizními houbami pronikla do obecného povědomí a je intenzivně studována již desítky let, znalosti o symbióze s bakteriemi si cestu mimo odborné kruhy teprve hledají. Řada bakteriálních druhů žijících na povrchu nebo uvnitř rostlin totiž nejen pasivně konzumuje organické látky produkované rostlinami, nýbrž „na oplátku“ aktivně stimuluje rostlinný růst, vývoj, toleranci stresu a odolnost vůči chorobám a škůdcům. Prospěšné bakterie spolupracují s rostlinami velmi pravděpodobně už od starších prvohor (kambria, zhruba před 570–510 miliony let), kdy první rostliny vystoupily z vody na souš. Dokonce se domníváme, že právě bakterie tehdy rostlinám pomáhaly překonat stresové podmínky, které takový přechod do nového prostředí bezesporu přinášel. V současnosti známe mnoho druhů bakterií podporu-

**1** Rozhraní stonku a kořene semenáče huseníčku rolního (*Arabidopsis thaliana*) s prázdným semenným obalem po straně. Snímek z fluorescenčního konfokálního mikroskopu – zeleně bakterie, červeně stěny rostlinných buněk, modře chloroplasty

jících růst rostlin např. z rodů *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Enterobacter* nebo *Burkholderia*. Některé z nich již našly praktické uplatnění v zemědělství či zahradnictví jako biostimulanty (podporují růst nebo obranyschopnost rostlin), biologická hnojiva nebo přípravky biologické ochrany proti patogenům. Příznivé účinky určitých substrátů (obsahujících prospěšné bakterie) na růst rostlin vypořezovali už dávni zahradníci, aniž by znali bakteriální podstatu své praxe. Prospěšné interakce kořenů rostlin a půdních bakterií poprvé popsal německý profesor Lorenz Hiltner před více než sto lety, což můžeme směle považovat za jeden z nejdůležitějších objevů biologie 20. století.

V tomto článku ponecháme stranou hlízové bakterie fixující vzdušný dusík a zaměříme se na ostatní, méně známé skupiny

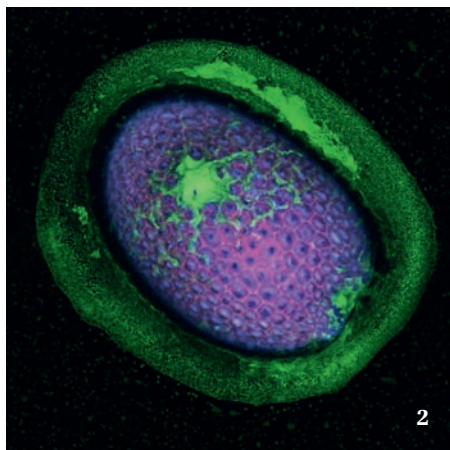
kořenových bakterií podporujících růst rostlin. Ve vědecké literatuře se obecně označují anglickým termínem plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR), zde budeme používat volný překlad prospěšné kořenové bakterie.

## Kolonizujme rostlinu!

Kořeny svým růstem a aktivitou výrazně ovlivňují tenkou vrstvu k nim přiléhající půdy – rhizosféru. Definoval ji v r. 1904 prof. Hiltner a položil tak základ ke studiu interakcí rostlin a půdních mikroorganismů. Kořeny, především na špičkách, aktivně vylučují do rhizosféry množství exudátů (podrobně viz Živa 2021, 3: 125–131) – chemicky velmi široké spektrum látek zahrnující např. organické kyseliny, jednoduché cukry, sekundární metabolity (alkaloidy) nebo složité glykoproteiny (sliz). Uvádí se, že rostliny prostřednictvím kořenů vyloučí až 20 % své metabolické produkce sacharidů a 15 % dusíkatých sloučenin (McNear 2013). Zbytečné plýtvání? Nikoli. Díky kořenovým exudátům ovlivňují fyzikálně-chemické vlastnosti půdy ve svém bezprostředním okolí. Sliz usnadňuje pronikání rostoucích kořenových špiček mezi půdní částice. A v neposlední řadě exudáty přitahují mikroorganismy z okolní půdy, které se těmito energeticky bohatými organickými sloučeninami živí. Bakterie se v půdě efektivně pohybují pomocí bičků směrem k rhizosféře díky pozitivní chemotaxi – navigování ve směru zvyšující se koncentrace určité chemické látky.

Abyste se projevily příznivé účinky prospěšných kořenových bakterií, musejí obvykle tyto bakterie kořeny kolonizovat. Sliz vylučovaný kořenovou čepičkou přitahuje většinu druhů, ale zároveň jim mechanicky brání dostat se přímo k povrchu kořene. Proto k zahájení kolonizace dochází až v oblasti kořene za čepičkou (meristematické a elongační zóně) charakteristické vysokou produkcí dalších exudátů (obr. 3). Bakteriální buňky se k povrchu kořene nejprve přichytí pomocí bičků nebo pilů a poté tuto slabou vazbu stabilizují polysacharidy nebo adhezivními bílkoviny sloužícími jako lepidlo. Následně odhodí bičičky, začnou se dělit a vytvářejí řetězce buněk přednostně v rýhách mezi buňkami kořenové pokožky. Za příznivých podmínek se rozrostou do větších kolonií, přecházejících někdy i do biofilmu pokrývajícího značnou část povrchu kořene (epifytická kolonizace).

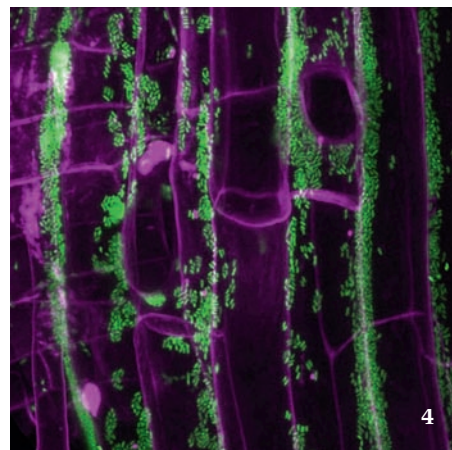
Řada druhů prospěšných kořenových bakterií umí navíc proniknout do pletiv kořene a usadit se v mezibuněčných prostorech uvnitř rostlinného těla (endofytická kolonizace). Označujeme je endofyty. Jako vstupní bránu používají místa s porušenou kořenovou pokožkou, pronikají tedy do rostlin kolem vyrůstajících postranních kořenů (obr. 6) nebo skrz poranění způsobená např. larvami hmyzích škůdců. Druhou možností je vytvořit si vstupní bránu vlastní aktivitou – mnoho endofytů produkuje enzymy schopné narušovat stěny rostlinných buněk, které bakteriím umožní rozvolnit spoje pokožkových buněk a vstoupit do mezibuněčných prostor kořene. Některé endofyty dokážou překonat i buněčnou vrstvu chránící vodivá pletiva uprostřed kořene, tzv. Casparyho proužky v endoder-



2



3



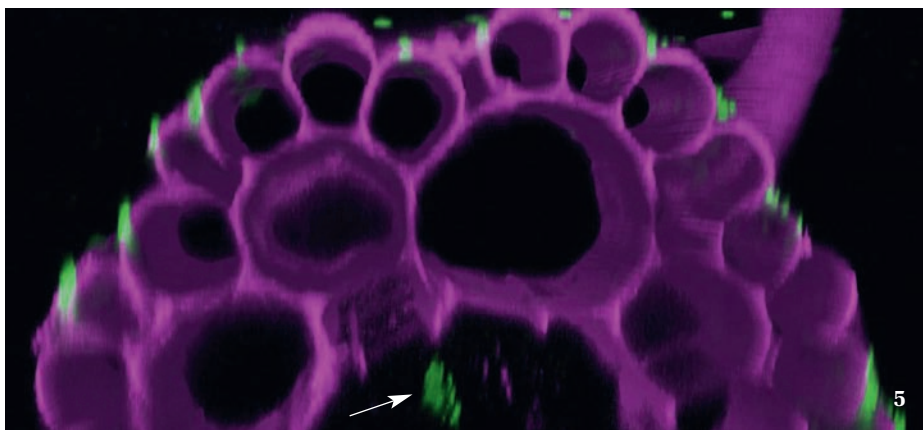
4

2 Semeno huseníčku se svým pektinovým obalem kolonizovaným prospěšnými bakteriemi z rodu *Enterobacter* (zeleně). Dvě masivní kolonie se nacházejí přímo na povrchu semene. Jeden den po umístění semene na agarové médium s bakteriemi

3 Bakterie jsou přitahovány organickými látkami sekretovanými kořeny, především na jejich rostoucích špičkách. Tyto látky jim slouží jako zdroj živin.

4 Prospěšné bakterie rodu *Pseudomonas* na povrchu kořene huseníčku. Zeleně bakterie, fialově stěny rostlinných buněk

5 Kolonie bakterií (označena šipkou) uvnitř kořene huseníčku. 3D rekonstrukce ze série mikroskopických snímků



5

mis, a cévami se pak velmi snadno rozšíří do celého rostlinného těla. Tímto způsobem mohou kořenové bakterie kolonizovat i nadzemní části rostlin včetně semen. Tvoří dokonce asi polovinu druhů běžně se vyskytujících ve (na) stoncích a listech.

### Spolu hned od „narození“

V přírodních podmínkách se rostliny poprvé setkávají s prospěšnými kořenovými bakteriemi již jako klíčící semena. Jakmile semeni ležícímu na vlhkém povrchu půdy praskne semenný obal a mladý kořen začne pronikat do půdy, dojde k přilákání půdních mikroorganismů do jeho rhizosféry. Známe však i druhy bakterií (např. z rodů *Peanibacillus*, *Pseudomonas* nebo *Pantoea*), které se přenášejí mezi generacemi uvnitř semen (obligátní endofyty).

Prvotní kolonizaci semenáčků napomáhají energeticky vysoce bohaté sloučeniny na povrchu semen. Mnoho krytosemenných rostlin totiž do semenného obalu ukládá hydrofilní polysacharidy (především pektiny), které při styku s vodou silně nabobtnají do podoby slizového pouzdra obklopujícího semeno. Podle literatury sliz chrání klíčící semeno a zajišťuje přísun vody. Na základě svých experimentů, při nichž pozorují mohutnou kolonizaci slizového pouzdra bakteriemi (obr. 2), se však pokouším ověřit hypotézu, že se mohlo vyvinout k přilákání prospěšných kořenových bakterií (Synek a kol. 2021). Ty jsou díky němu v okamžiku klíčení již řádně namnožené a připravené kolonizovat semenáček. Zdá se to jako logické vysvětlení, proč rostlina výrazně investuje do produkce hydrofilních polysacharidů, které podle dosavadních experimentů nemají zásadní vliv na účinnost klíčení nebo životaschopnost semen.

### Pomáhej a chraň...

#### pokud z toho máš prospěch

Kolonizace rostliny prospěšnými bakteriemi vede ke stimulaci jejího růstu nebo zvýšení odolnosti proti nejrůznějším formám stresu. Bakterie ale sledují zcela zistný zájem – maximalizovat metabolickou produkci svého hostitele jakožto zdroj potravy pro vlastní přežití a množení, čehož mohou dosáhnout celou škálou různých mechanismů. Ačkoli i jednotlivě izolované druhy prospěšných kořenových bakterií v experimentálních podmínkách podporují růst rostlin, v přírodě kolonizují rostlinu vždy desítky až stovky druhů bakterií a mykorrhizních hub současně. Dohromady vytvářejí složitá společenstva, která se dynamicky mění podle podmínek prostředí, a jejich účinky na životní pochody rostlin se organicky doplňují. Podívejme se na tři hlavní mechanismy jejich účinku, které byly doposud vědecky popsány a pochopeny.

#### ● Vylepšení příjmu živin

Znamé hlízkové bakterie fixující vzdušný dusík představují pro rostliny výhodné symbiotické partnery na stanovištích s nedostatkem dusíku v půdě. Jindy může být potřebných živin dost, ale nejsou pro rostliny dostupné. Např. fosfor, prvek nezbytný pro správný vývoj a kvetení rostlin, bývá vázán ve formě nerozpustných solí a rostliny dokážou využít jen asi 0,1 % fosforu obsaženého v půdě. Existuje ale mnoho prospěšných kořenových bakterií schopných tyto soli rozpustit a také stimulovat rostlinu k tvorbě vlastních solubilizačních a chelatačních látek. Podobně pro příjem železa, které je součástí mnoha enzymů a elektronových přenašečů zajišťujících fotosyntézu, dobře slouží bakterie produkující tzv. siderofory. Tato peptidová chelatační činidla vážou s vysokou afini-

tu ionty železa a umožňují jeho přenos přes buněčné membrány. Půdní bakterie si tedy můžeme představit jako neviditelné katalyzátory, které urychlují přísun minerálních látek rostlinám.

#### ● Produkce rostlinných hormonů, vitamínů a aminokyselin

Hormony obecně putují rostlinným tělem, dokonce definovanými směry, proto mohou bakterie kolonizující kořen „na dálku“ ovlivňovat i nadzemní části. Prospěšné kořenové bakterie často samy produkují auxin (kyselinu indolyl-3-octovou) nebo jeho deriváty – nesmírně významný hormon, který řídí vývoj a morfogenezi rostlinného těla. Ovlivněním množství a distribuce auxinu v těle hostitele dosáhnou bakterie změny architektury kořenového systému a jeho vyššího výkonu. Tím dojde k pozitivnímu vlivu na růst nadzemní části, potažmo k vyšší produkci biomasy (řečeno agronomickou terminologií). Jejich dalším častým produktem je plynný rostlinný hormon etylen nebo jeho prekurzory. Etylen kromě podpory zrání plodů a vlivu na morfologii rostlinného těla také reguluje reakce na stres napojením na signální dráhy rostlin. Pokud v okolí panují nepříznivé podmínky (např. vinou sucha, zasolené půdy či napadení škůdlem), které rostliny vnímají díky receptorům, spustí se příslušné stresové reakce. Rostliny se musejí dané situaci přizpůsobit. Obvykle reagují produkcí specifických ochranných látek nebo omezením růstu. V tomto ohledu funguje etylen dodávaný bakteriemi doslova jako „antidepresivum“. Proč si však rostlina „nevylepšuje“ své vlastnosti sama, když takový potenciál má? Ve hře je totiž ještě její reprodukční strategie ve smyslu úspěšnosti druhu a zde je velmi riskantní „jet na plný výkon“.



## ● Biologická ochrana proti chorobám a škůdcům

Mnoho prospěšných kořenových bakterií produkuje chemické látky toxické pro jiné druhy bakterií (antibiotika) nebo hub (antimykotika), čímž eliminují z rhizosféry patogeny. Jindy způsobují nabuzení přirozeného imunitního systému rostliny (viz dále), který si pak účinněji poradí s patogenem. Těmito mechanismy prospěšné bakterie nepřímo podporují růst – zdravé rostliny lépe rostou.

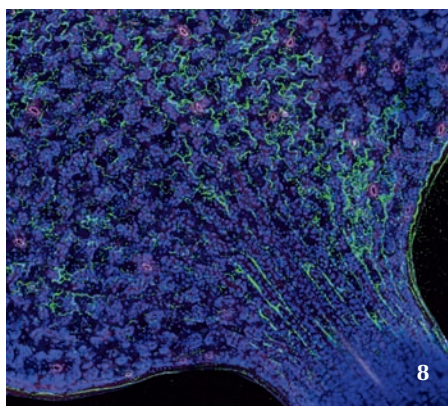
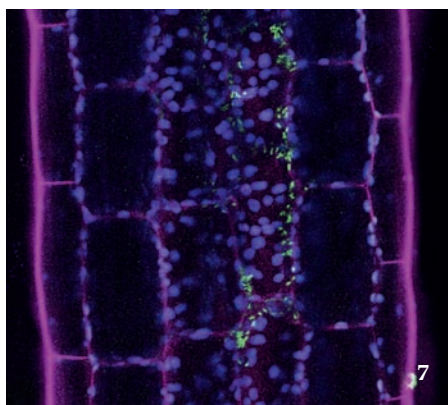
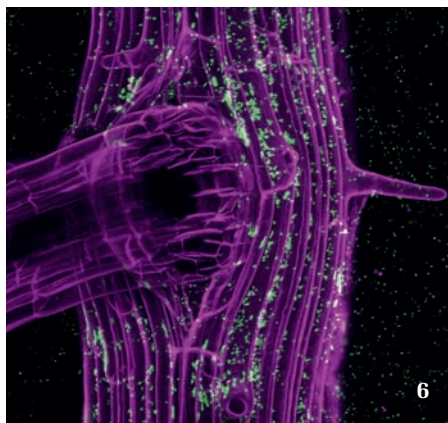
### Host do domu, hůl do ruky

Nyní se podívejme na vztah rostlin a prospěšných kořenových bakterií z druhé strany. Rostliny mají možnost si kolonizátory vybírat. Složením svých kořenových exudátů mohou lákat pouze určité druhy/skupiny bakterií, a tím aktivně formovat mikrobiální komunitu ve své rhizosféře, resp. v kořenech. Rozdíly mohou být i v rámci jednoho kořenového systému. Primární kořeny semenáčků huseničky rolního (*Arabidopsis thaliana*) jsou kolonizovány daleko více než postranní kořeny. Rostliny navíc dokážou výběr prospěšných bakterií uzpůsobit v závislosti na podmínkách prostředí (podle stresových faktorů). To ostatně známe u mykorhizních hub – např. v půdě s nedostupným fosfátem byly rostliny huseničky rozsáhle kolonizovány houbou *Colletotrichum tofieldiae*, s níž však v půdě s dostatkem fosfátu zacházely jako s patogenem a potlačovaly ji obrannými reakcemi (zpevněním buněčné stěny, produkcí antimykotických látek a reaktivních forem kyslíku; Hacquard a kol. 2016). U prospěšných kořenových bakterií je stimulace růstu hostitele pouze za stresových podmínek poměrně častá. V Centru pouštního zemědělství (univerzita KAUST, Saúdská Arábie) jsem pracoval se zatím nepopsaným druhem rodu *Enterobacter*, který podporoval růst huseničky v laboratoři a několika testovaných plodin na polích pouze při vyšší slanosti půdy (salt stress), na normální půdě nikoli (de Zelicourt a kol. 2018).

Klíčovou otázkou je, jak rostlina rozliší mezi prospěšnými a patogenními mikroorganismy. I rostliny mají imunitní systém, s jehož pomocí dokážou zneškodnit řadu patogenů. V principu rostlinné buňky obsahují receptory, které rozpoznávají složky bakteriálních a houbových buněčných stěn nebo produkovaných bílkovin, a na základě signalizace těchto receptorů spouštějí obranné reakce – uzavření průduchů, produkci toxických látek (např. kyslíkových radikálů), lokální vyztužení buněčné stěny kalózou atd. Jak už to ale během koevoluce dvou organismů bývá, patogeny nacházejí cesty, jak imunitní systém hostitele obelstít. Zatím není zcela objasněno, jestli rostliny specificky rozpoznávají prospěšné bakterie a udělují jim „vstupní vízum“ – tzv. kompetenci ke kolonizaci, nebo zda se tyto bakterie dovedou imunitnímu systému účinně vyhnout.

### Převratná technologie v zemědělství

Prospěšné kořenové bakterie obecně vykazují poměrně široké spektrum možných hostitelů, jejichž růst mohou stimulovat, což z nich činí univerzální nástroj pro zemědělské aplikace. Na druhou stranu jejich působení nejvíce omezují vlastnosti půdy



**6** Některé druhy prospěšných bakterií vstupují do kořenů mikrodotinami kolem bází postranních kořenů, nebo dokonce aktivně naleptávají spoje mezi buňkami kořenové pokožky.

**7** Bakterie rodu *Enterobacter* mezi buňkami stonku semenáče huseničky. V mezi-buněčných prostorech se mohou volně pohybovat. Zeleně bakterie, fialové stěny rostlinných buněk, modře chloroplasty

**8** List huseničky na povrchu kolonizovaný bakteriemi rodu *Pseudomonas*. Zeleně bakterie, modře chloroplasty, fialové průduchy. Snímky L. Synka

a klimatické parametry, takže neexistuje univerzální superbakterie pro celosvětové použití. Pro každé klimatické podmínky musíme nalézt specifické účinné druhy testováním kořenových bakterií přirozeně kolonizujících plané rostliny v daných podmínkách. V praxi se osvědčily směsné preparáty několika druhů bakterií, zaručující této metodě větší robustnost – alespoň některý z inokulovaných druhů rostliny úspěšně kolonizuje. Obvykle se aplikují ve formě suspenze, která se promíchá s osivem a přischne na povrchu semen.

Dobrou zprávou je, že zemědělství přestává ignorovat přirozené ekologické služby půdních organismů. Kořenové bakterie se postupně stávají důležitou součástí zemědělských postupů, protože za vhodných podmínek zvedají výnosy plodin až o 50 %. Účinnost mohou dokumentovat následující příklady. Kombinované použití bakterií *Pseudomonas jessenii* a *P. synxantha* zvýšilo produkci zrna u pšenice v Indii o 41 % (nikoli však u rýže a čočky, Mäder a kol. 2011). Použití *Bacillus megaterium* (preparát BioPhos) na Srí Lance umožnilo snížit aplikaci fosfátových hnojiv o 75 % (Mehnaz 2016). Díky inokulaci půdy bakterií *Peenibacillus lentimorbus* klesl výsoký viru listové mozaiky u tabáku o 91 % (Kumar a kol. 2016). Z vlastní praxe v arabském pouštním zemědělství mohu uvést, že při aplikaci nového druhu bakterie z rodu *Enterobacter* vykazoval ječmen o 20 % vyšší výnos zrna a vojteška používaná jako píce pro kozy a velbloudy produkovala o 15 % více biomasy, a to i při zavlažování mírně slanou vodou (typickou pro aridní oblasti).

Prospěšné kořenové bakterie představují velkou naději pro životní prostředí, poněvadž umožňují omezit používání anorganických hnojiv a pesticidů („agrofertizaci“ zemědělství), jež svou účinností někdy i předčí – zejména za stresových podmínek vyvolaných měnícím se klimatem. Pesticidy způsobují devastaci půdní mikroflóry, kontaminaci podzemních vod i povrchových toků a vstupují do potravního řetězce; anorganická hnojiva vedou ke snížení množství organické hmoty v půdě a k eutrofizaci půdy a vody. Naproti tomu v případě kořenových bakterií jde o zcela přírodní aplikaci, navíc mnohem levnější ve srovnání s agrochemikáliemi, a jejich vliv na zdraví konzumentů je podle přísných standardů řádně testován. Vědci v současnosti zkoumají, jak dlouho vnesené bakterie přežívají v zemědělské půdě a jestli mohou trvale ovlivnit složení mikroflóry. Zatím se zdá, že již v další sezoně se mikroflóra vrací do původního stavu. Prospěšné kořenové bakterie zároveň nabízejí i dobrou alternativu (či doplněk) ke genovým modifikacím rostlin.

Závěrem bych rád prorokoval, že prospěšné kořenové bakterie a též mykorhizní houby budou zřejmě efektivním řešením pro celosvětově udržitelné zemědělství při současné rostoucí světové populaci. Klíčové přitom budou jejich pozitivní účinky na odolnost plodin vůči stresu, kterým bude v období globální klimatické změny postižena značná část zemědělské produkce. Rozmáhající se sucho ostatně nepoškozuje úrodu jen v subsaharských státech, Arábii nebo Indii, ale už i v České republice. Podrobné porozumění interakcím rostlin s prospěšnými bakteriemi a houbami nám umožní vylepšit a plně využít obrovský potenciál těchto mikroorganismů pro zvýšení celosvětové produkce potravin. Doufáme, že komerční a legislativní tlaky nebudou bránit širšímu zavedení této přírodní technologie.

Použitá literatura uvedena na webu Živy. Dále např. Živa 2007, 1; 2013, 3; 2015, 3; 2017, 5; 2018, 5; 2021, 1.