

ALEKSANDRA JUNKIER, ALEKSANDRA GOSZCZ,
AGNIESZKA MROCZEK, KLAUDIA DĘBIEC-ANDRZEJEWSKA* 

* Autor korespondencyjny /corresponding author: e-mail: klaudia.debiec@uw.edu.pl

Laboratorium Mikrobiologii Rolniczej i Przemysłowej, Instytut Bioinżynierii, Wydział Biologii,
Uniwersytet Warszawski, ul. Ilji Miecznikowa 1, 02-096 Warszawa, Polska

Laboratory of Agricultural and Industrial Microbiology, Institute of Bioengineering, Faculty of Biology,
University of Warsaw, Ilji Miecznikowa 1, 02-096 Warsaw, Poland

Halotolerancyjne bakterie jako sprzymierzeńcy roślin w walce ze stresem zasolenia gleby

Halotolerant bacteria as plant allies in the fight against soil salinity stress

DOI: <https://doi.org/10.12775/KOSMOS.2025.014>

Abstrakt

Zasolenie gleb stanowi jedno z najpoważniejszych wyzwań współczesnego rolnictwa, prowadząc do spadku produktywności upraw i degradacji środowiska glebowego. Skutki zasolenia obejmują zaburzenia gospodarki wodno-jonowej roślin, stres osmotyczny oraz ograniczenie dostępności składników pokarmowych. W odpowiedzi na te problemy roślinie zainteresowanie biologicznymi metodami remediacji gleb (bioremediacji), zwłaszcza tych związanych z wykorzystaniem mikroorganizmów halotolerancyjnych. Mikroorganizmy te są zdolne do funkcjonowania w warunkach zasolenia, m.in. dzięki syntetyzowaniu osmoprotektantów – związków wspomagających odporność roślin na stres solny oraz poprawiających właściwości fizykochemiczne i mikrobiologiczne gleby. W niniejszej pracy omówiono wpływ bakterii halotolerancyjnych na dostępność makro- i mikroelementów, formowanie biofilmu oraz ochronę roślin przed toksycznością nadmiernej zawartości rozpuszczonych jonów wywołujących zasolenie gleby. Przedstawione badania wskazują na duży potencjał wdrożeniowy mikrobiologicznych strategii remediacji jako efektywnego, przyjaznego środowisku i opłacalnego ekonomicznie rozwiązania wspierającego uprawy prowadzone w warunkach stresu solnego.

Słowa kluczowe: zasolenie gleby, bioremediacja in situ, bakterie halotolerancyjne, osmoprotektanty, stres osmotyczny, poprawa jakości gleby, mikroorganizmy glebowe

Abstract

Soil salinity is one of the most pressing challenges in contemporary agriculture, resulting in reduced crop productivity and degradation of soil ecosystems. The adverse effects of salinity include disruptions in plant water and ion balance, osmotic stress, and limited nutrient availability. In response to these challenges, there is increasing interest in biological soil remediation (bioremediation) approaches, particularly those employing halotolerant microorganisms. These microbes, capable of thriving under saline conditions, synthesize osmoprotectants – compounds that support plant tolerance to stress while simultaneously enhancing the physicochemical and microbiological properties of soils. This study explores the role of halotolerant bacteria in improving the availability of macro- and micronutrients, promoting biofilm formation, and protecting plants from the toxic effects of excessive dissolved ions. The presented research underscores the significant potential of microbial-based remediation strategies as effective, eco-friendly, and economically sustainable solutions for improving crop resilience under salinity stress.

Keywords: soil salinity, bioremediation in situ, halotolerant bacteria, osmoprotectants, osmotic stress, soil quality improvement, soil microorganisms

WPROWADZENIE

Zasolenie gleb stanowi jedno z najpoważniejszych ograniczeń dla produkcji rolniczej na świecie. Termin ten odnosi się do obecności łatwo rozpuszczalnych soli w roztworze glebowym, w tym anionów chlorkowych (Cl^-), siarczanowych (SO_4^{2-}), azotanowych (NO_3^-) oraz kationów sodowych (Na^+) i potasowych (K^+) (Gliński, 2016; Stavi i in., 2021). Należy podkreślić, że niektóre z wymienionych jonów – m.in. K^+ i SO_4^{2-} w odpowiednich stężeniach, mogą korzystnie wpływać na wzrost roślin (Stavi i in., 2021). Dlatego też w literaturze dotyczącej tego zagadnienia, szczególną uwagę poświęca się nadmiernemu stężeniu jonów sodu i chloru, które wykazują bezpośrednie działanie fitotoksyczne oraz przyczyniają się do pogorszenia właściwości fizycznych roztworu glebowego.

Do przyczyn zasolenia zalicza się zarówno czynniki naturalne, jak i antropogeniczne – w tym konsekwencje zmian klimatycznych. Obecnie szacuje się, że zasoleniu ulega około 33% gruntów rolnych, w tym ponad 20% użytków rolnych na świecie (Cirillo i in., 2018). Prognozy wskazują, iż w przypadku utrzymania obecnego trendu, do 2050 roku odsetek zasolonych gruntów ornych może wzrosnąć nawet do 50% (Shrivastava i Kumar, 2015).

Zmniejszenie produktywności gleb w wyniku zasolenia stanowi poważne zagrożenie

w kontekście rosnących potrzeb żywnościowych ludzkości. Do połowy XXI wieku konieczne będzie zwiększenie plonowania podstawowych gatunków uprawnych, takich jak ryż (*Oryza sativa*), pszenica (*Triticum aestivum*) i kukurydza (*Zea mays*), o około 50% (Godfray i in., 2010). W związku z powyższym, opracowanie skutecznych, uniwersalnych metod możliwych do zastosowania w różnych warunkach ograniczających negatywne skutki zasolenia gleb stanowi istotny kierunek badań.

Celem niniejszej pracy jest omówienie mechanizmów wpływu zasolenia na fizjologię roślin oraz przegląd aktualnych strategii ograniczania jego negatywnych skutków, opartych na wykorzystaniu bakterii halotolerancyjnych, ze szczególnym uwzględnieniem podejść możliwych do zastosowania w zróżnicowanych warunkach środowiskowych oraz ich potencjalnego wdrożenia do praktyk rolniczych na obszarze Polski.

PRZYCZYNY ZASOLENIA GLEB

Przyczyny zasolenia gleb różnią się w zależności od regionu świata i charakteru działalności człowieka na danym obszarze. W suchych i półpustynnych regionach brak naturalnego drenażu oraz niskie opady przy jednoczesnym intensywnym parowaniu sprzyjają akumulacji soli w glebie (Stavi i in., 2021). Nawadnianie, często

stosowane w takich warunkach, może pogłębiać problem, gdyż woda wykorzystywana do nawadniania bywa zasolona – zarówno naturalnie, jak i na skutek działalności człowieka (Stavi i in., 2021). Nadmierne wydobywanie wód gruntowych prowadzi do ich podciągania ku powierzchni, co w warunkach silnego parowania skutkuje wtórnym zasoleniem strefy korzeniowej roślin (Mohanavelu i in., 2021). Podobnie działa niekontrolowane stosowanie nawozów mineralnych – ich rozpuszczalne formy mogą akumulować się w glebie, jeśli nie zostaną w pełni pobrane przez rośliny (Mohanavelu i in., 2021). Zanieczyszczenia przemysłowe, takie jak metale ciężkie czy sole mineralne, również przyczyniają się do zasolenia gleb, szczególnie gdy przedostają się do wód gruntowych (Litalien i Zeeb, 2020). Dodatkowo, stosowanie soli drogowej w klimacie umiarkowanym może powodować lokalne zasolenie terenów przydrogowych (Litalien i Zeeb, 2020). Naturalne procesy, takie jak erozja gleby czy wietrzenie skał, mogą prowadzić do odsłonięcia zasolonych warstw lub uwolnienia jonów – m.in. sodu, wapnia, chlorków i siarczaków (Stavi i in., 2021). Istotne jest także położenie geograficzne – np. w rejonach przybrzeżnych sól morską może przenikać do gleby wraz z wodą sztormową lub aerozolami transportowanymi przez wiatr (Stavi i in., 2021).

W przypadku Polski, położenie geograficzne oraz zróżnicowanie środowiskowe sprawiają, że przyczyny zasolenia gleb są wielorakie. Do naturalnych źródeł zasolenia gleb w Polsce zalicza się m.in. oddziaływanie Morza Bałtyckiego oraz naturalnych wód mineralnych (Hulisz, 2007). W strefie nadmorskiej zasolenie gleb odzwierciedla słonawy charakter wód Morza Bałtyckiego, jednak jak wskazuje Hulisz i współpracownicy (2016), na poziom zasolenia wpływa szereg różnych czynników zarówno naturalnych, jak i antropogenicznych, takich jak odległość od linii brzegowej, częstotliwość zalewania przez wody morskie, dopływ wód słodkich, występowanie mikroreliefów, czy działalności człowieka (Hulisz, 2016). Zjawisko wnikania wód morskich do warstw wodonośnych zawierających wodę słodką, nazywane „ingresją”, skutkuje wzbogaceniem wód podziemnych w jony typowe dla

środowiska morskiego, takie jak Na^+ , Cl^- i Mg^{2+} (Hulisz, 2007). Zjawisko to najczęściej występuje w obszarach niskiego wybrzeża akumulacyjnego, gdzie zwierciadło wód znajduje się tuż pod powierzchnią terenu. Tereny torfowisk nadmorskich również podlegają okresowemu wpływowi zasolonych wód. Podczas sztormów lub podniesienia poziomu wód morskich może dochodzić do zalewania tych obszarów, a woda morska, zawierająca także siarczany, przedostaje się do cieków wodnych i przez naturalne lub sztuczne bariery, takie jak mierzeje czy wały przeciwpowodziowe trafia do gleb. W warunkach beztlenowych może dochodzić do wytrącania siarczków żelaza, których późniejsze utlenianie prowadzi do zakwaszania gleby poprzez uwolnienie jonów wodorowych (Hulisz, 2007).

Drugim naturalnym źródłem zasolenia są wody mineralne, które zawierają ponad $1 \text{ g} \cdot \text{dm}^{-3}$ rozpuszczonych składników mineralnych. W literaturze wyróżnia się wody słabo zmineralizowane ($1\text{--}3 \text{ g} \cdot \text{dm}^{-3}$), słonawe ($3\text{--}10 \text{ g} \cdot \text{dm}^{-3}$), słone ($10\text{--}35 \text{ g} \cdot \text{dm}^{-3}$) oraz solanki ($>35 \text{ g} \cdot \text{dm}^{-3}$) (Hulisz, 2007). Wody te mogą przedostawać się do górnych partii profilu glebowego w wyniku zjawiska ascensji, polegającego na pionowym ruchu wód z głębokich warstw ku powierzchni na skutek różnic ciśnienia hydrostatycznego. Zasolenie gleby występuje wówczas w bezpośrednim sąsiedztwie źródeł tych wód i często towarzyszy mu obecność roślinności halofilnej. Obszary te mogą mieć różny charakter użytkowania, począwszy od terenów przyrodniczo cennych, często objętych ochroną, po obszary zagospodarowane rekreacyjnie lub uzdrowiskowo, gdzie wody te wykorzystywane są ze względu na swoje właściwości lecznicze.

Wśród antropogenicznych przyczyn zasolenia gleb w Polsce dominującą rolę odgrywa przemysł wydobywczy oraz przemysł sodowy. Szczególnie istotne są skutki działalności zakładów przetwórstwa sodu w północnej Polsce oraz eksploatacja węgla i soli kamiennej na terenie Górnośląskiego Okręgu Przemysłowego (Hulisz, 2007). Najczęstszym mechanizmem antropogenicznego zasolenia jest nieprawidłowe składowanie odpadów poprzemysłowych. Hałdy pozostałości po wydobyciu węgla i soli, narażone

na opady, stają się źródłem jonów chlorkowych (Cl^-), które wnikają do wód gruntowych i gleb. W przypadku przemysłu sodowego istotnym problemem środowiskowym jest składowanie odpadów stałych i ciekłych zawierających mieszaniny węglanu wapnia (CaCO_3), wodorotlenku wapnia (Ca(OH)_2), chlorku wapnia (CaCl_2) i chlorku sodu (NaCl), powstających w wyniku procesu Solvaya. Odpady te były przez długi czas deponowane w osadnikach bez zachowania odpowiednich zabezpieczeń technicznych, co skutkowało przenikaniem szlamu wapiennego do płytkich wód gruntowych i zasoleniem pobliskich gruntów (Hulisz, 2007). Zanieczyszczenia te uznaje się za trudne do usunięcia ze względu na ogromne ilości zgromadzonych odpadów oraz możliwość ich rozprzestrzeniania się pod wpływem wiatru.

Dodatkowe źródło zasolenia gleb stanowią solanki i ścieki przemysłowe powstające przy eksploatacji i przetwórstwie soli. Wyciek tych cieczy z nieszczelnych rurociągów lub zbiorników może prowadzić do skażenia gleby i wód gruntowych (Piernik i Hulisz, 2011). Tego typu zanieczyszczenia, przy odpowiednich działaniach rekultywacyjnych, mogą zostać usunięte w ciągu kilku lat (Hulisz, 2007). W miastach i wzdłuż ciągów komunikacyjnych istotnym problemem jest sezonowe stosowanie soli drogowej (NaCl , MgCl_2 , CaCl_2). Mimo że oddziaływanie to jest zwykle krótkotrwałe, może prowadzić do lokalnego zasolenia gleb i wymierania roślinności w pasach przydrożnych (Hulisz, 2007). Na terenach rolnych kolejnym źródłem zasolenia jest nadmierne nawożenie mineralne. Nadmiar soli nawozowych, których rośliny nie są w stanie w pełni przyswoić, ulega akumulacji w glebie. Po uwodnieniu, np. przez wodę opadową lub nawadniającą, związki te przenikają w głąb profilu glebowego, zwiększając jego zasolenie (Hulisz, 2007).

REAKCJE FIZJOLOGICZNE ROŚLIN NA STRES SOLNY

Obecność niektórych soli w roztworze glebowym najczęściej prowadzi do wzrostu wartości pH, co skutkuje obniżeniem dostępności

składników odżywczych dla roślin (Mohanavelu i in., 2021). Przykładowo, wysokie pH ($\geq 7,5$) ogranicza przyswajalność potasu oraz innych składników, m.in. poprzez wytrącanie trudno rozpuszczalnych związków wapnia i magnezu, które utrudniają pobieranie tych pierwiastków przez rośliny (Mohanavelu i in., 2021).

W procesie ubiodostępniania roślinom składników odżywczych kluczową rolę odgrywają również mikroorganizmy glebowe, ponieważ ich aktywność jest znacząca dla obiegu makro- i mikroelementów oraz całego cyklu biogeochemicznego (Mohanavelu i in., 2021). Jednocześnie, siedliska zasolone stanowią unikatowe środowiska mikrobiologiczne, w których mikrobiom charakteryzuje się specyficzną strukturą taksonomiczną i funkcjonalną, kształtowaną przez poziom zasolenia, odczyn pH, zawartość CaCO_3 oraz skład roślinności (Kalwasińska i in., 2023). W konsekwencji wysokiego zasolenia gleby dochodzi do zahamowania rozwoju mikrobioty glebowej oraz jej aktywności enzymatycznej. Zmniejsza się również mineralizacja węgla i azotu w glebie oraz ogólna dynamika rozkładu materii organicznej (Mohanavelu i in., 2021). Niemniej, źródła literaturowe przedstawiają przykłady glebowych bakterii halofilnych i halotolerancyjnych, które potrafią przetrwać w środowisku zasolonym i jednocześnie produkować związki promujące wzrost roślin (Mohanavelu i in., 2021). Do takiej grupy należą bakterie m.in. z rodzaju *Bacillus*, których metabolity produkowane zewnątrzkomórkowo promują rozwój komórek korzenia w warunkach stresu solnego (Torbaghan i in., 2017).

Oprócz ograniczenia dostępności składników odżywczych, zasolenie gleby niekorzystnie wpływa również na gospodarkę wodną roślin. Szczególnie na wczesnych etapach rozwoju stres osmotyczny ma kluczowe znaczenie. Powoduje on utrudnione pobieranie wody z podłoża. Jak wskazano w badaniach Ludwiczak i in. (2021), wpływ osmolarności środowiska jest silniejszy niż toksyczne oddziaływanie nadmiaru jonów, co wskazuje, że to właśnie stres osmotyczny w większym stopniu ogranicza kiełkowanie i wzrost siewek roślin uprawnych. Gleba zasolona bywa opisywana jako stabilna

i chętnie tworząca agregaty, co wynika z zatrzymywania wody w jej strukturze. Zakumulowana w takim gruncie woda nie jest jednak dostępna dla roślin – ciśnienie osmotyczne utrzymujące cząsteczki wody w glebie przewyższa wartość ciśnienia osmotycznego płynów komórkowych w komórkach korzenia, utrudniając pobieranie wody (Mohanavelu i in., 2021). To zjawisko jest szczególnie niebezpieczne w okresie suszy, gdyż skutkuje ono zaburzeniem procesu osmoregulacji w roślinie, a płyn zgromadzony w wakuolach komórek roślinnych będzie przemieszczał się do zewnątrz w celu wyrównania różnicy ciśnień osmotycznych. Komórki stopniowo zaczynają tracić turgor, a w ostateczności dochodzi do ich plazmolizy – roślina wskutek tego najpierw więdnie, by później całkowicie obumrzeć (Litalien i Zeeb 2020).

W przeciwieństwie do glikofitów, czyli roślin które w warunkach silnego zasolenia ulegają odwodnieniu i obumierają, rośliny z grupy halofitów wykazują zestaw przystosowań umożliwiających im funkcjonowanie w środowiskach o wysokim stężeniu soli. Ich strategie obejmują ograniczenie napływu jonów sodu do cytoplazmy, aktywny transport jonów do wakuoli oraz ich wydzielanie przez wyspecjalizowane struktury epidermalne, takie jak gruczoly lub pęcherzyki solne (Meng, 2018). W utrzymaniu równowagi między sodem i potasem pomagają im wyspecjalizowane pompy błonowe, które niczym molekularne pompy wody utrzymują właściwe proporcje jonów wewnątrz komórek. Strukturalnie halofity często wykazują sukulencję (zwiększenie mięsistości) liści i łodyg, co umożliwia obniżenie stężenia jonów w innych tkankach. Złożone strategie fizjologiczne i morfologiczne halofitów pozwalają im utrzymać równowagę wodno-jonową oraz prowadzić fotosyntezę i wzrost w warunkach, w których rośliny mniej przystosowane, nie potrafią przetrwać (Meng, 2018).

Warto jednak nadmienić, że roślina nie jest bierna wobec stresu osmotycznego – w warunkach stresowych aktywuje ścieżki sygnałowe, które mobilizują akumulowanie cząsteczek soli w celu przywrócenia gradientu osmotycznego i ostatecznie w celu umożliwienia pobierania

wody przez komórki korzenia. Niestety, przy wysokiej różnicy ciśnień osmotycznych, wzrost stężenia soli wewnątrzkomórkowych może prowadzić do toksycznych efektów, przede wszystkim oddziałując negatywnie na białka komórkowe, tym samym przyczyniając się do stopniowego zmniejszania się powierzchni chłonnej korzenia (Litalien i Zeeb, 2020). Innym mechanizmem, który rośliny wykorzystują do walki z zasoleniem obecnym w glebie, jest rozwój długich korzeni penetrujących w głąb gleby w celu pobierania wody z niższych warstw, gdzie być może stężenie soli jest dużo niższe (Litalien i Zeeb, 2020).

Zasolenie gleby oddziałuje również na proces fotosyntezy, między innymi poprzez obecność chloru. Chlor, najczęściej spotykany w postaci anionu chlorkowego (Cl^-) w glebach zasolonych, jest ważnym mikroskładnikiem dla procesu fotosyntezy, działając jako kofaktor chlorofilu oraz wspomagając utrzymanie ciśnienia turgorowego (Litalien i Zeeb, 2020). Anion Cl^- nie adsorbuje się do cząstek gleby, lecz pozostaje w fazie wodnej gleby i jest transportowany wraz z wodą. W glebach zasolonych transport jonów chlorkowych do korzenia jest głównie pasywny, co oznacza, że chlorki mogą swobodnie przemieszczać się do komórek korzenia, zwłaszcza gdy stężenia w glebie są wysokie (Litalien i Zeeb, 2020). Gdy stężenie jonów chlorkowych w komórkach staje się zbyt wysokie – a toksyczność chlorków pojawia się, gdy ich zawartość w tkankach roślin przekracza 4–7 mg/g suchej masy u gatunków wrażliwych na sól oraz 15–50 mg/g u gatunków tolerancyjnych – może dojść do zaburzeń procesu fotosyntezy. Nieprawidłowości w tym procesie objawiają się chlorozą i przypaleniem liści, a w ostateczności nekrozą i ich opadaniem (Litalien i Zeeb, 2020). Przy wysokim zasoleniu, w komórkach roślinnych dochodzi do zahamowania syntezy barwników fotosyntetycznych, co może być spowodowane osłabieniem kompleksu białkowo-pigmentowo-lipidowego lub zwiększoną aktywności enzymu, jakim jest chlorofilaza (Yan i in., 2022). Warto również podkreślić, że wraz ze wzrostem zasolenia, tempo fotosyntezy netto oraz prędkość transpiracji w komórkach roślinnych drastycznie maleje (Yan i in., 2022).

Hormony roślinne są ważnymi chemicznymi przekaźnikami regulującymi wzrost i rozwój roślin. Stres solny zaburza ich równowagę, co wywołuje kaskadę sygnałów związanych z hormonami endogennymi i prowadzi do odpowiedzi na czynnik stresowy (Yan i in., 2022). W warunkach zasolenia, zawartość kwasu abscysynowego (ABA) w komórkach roślinnych wzrasta, a maleje zawartość kwasu indolilo-3-octowego (IAA) (Yan i in., 2022). Z danych literaturowych wynika, że ABA działa jako sygnał stresu, przekazywany z korzeni do pędów. Zwiększone stężenie ABA w ksylemie jest skorelowane ze zmniejszoną przewodnością liści i ogólnym zahamowaniem ich rozwoju (Kaya i in., 2009). Wspomniany znaczny wzrost stężenia kwasu abscysynowego w liściach, ściśle wiąże się z reakcjami aparatów szparkowych – ABA indukuje szybkie depolimeryzowanie filamentów aktynowych i tworzenie nowego typu aktyny, co jest podstawą szlaków sygnalizacyjnych zamykających aparaty szparkowe. Dodatkowo, w momencie gdy komórki korzenia narażone są na stres solny, ABA indukuje akumulację soli w komórkach w celu zapobiegania negatywnym skutkom zasolenia (Kaya i in., 2009).

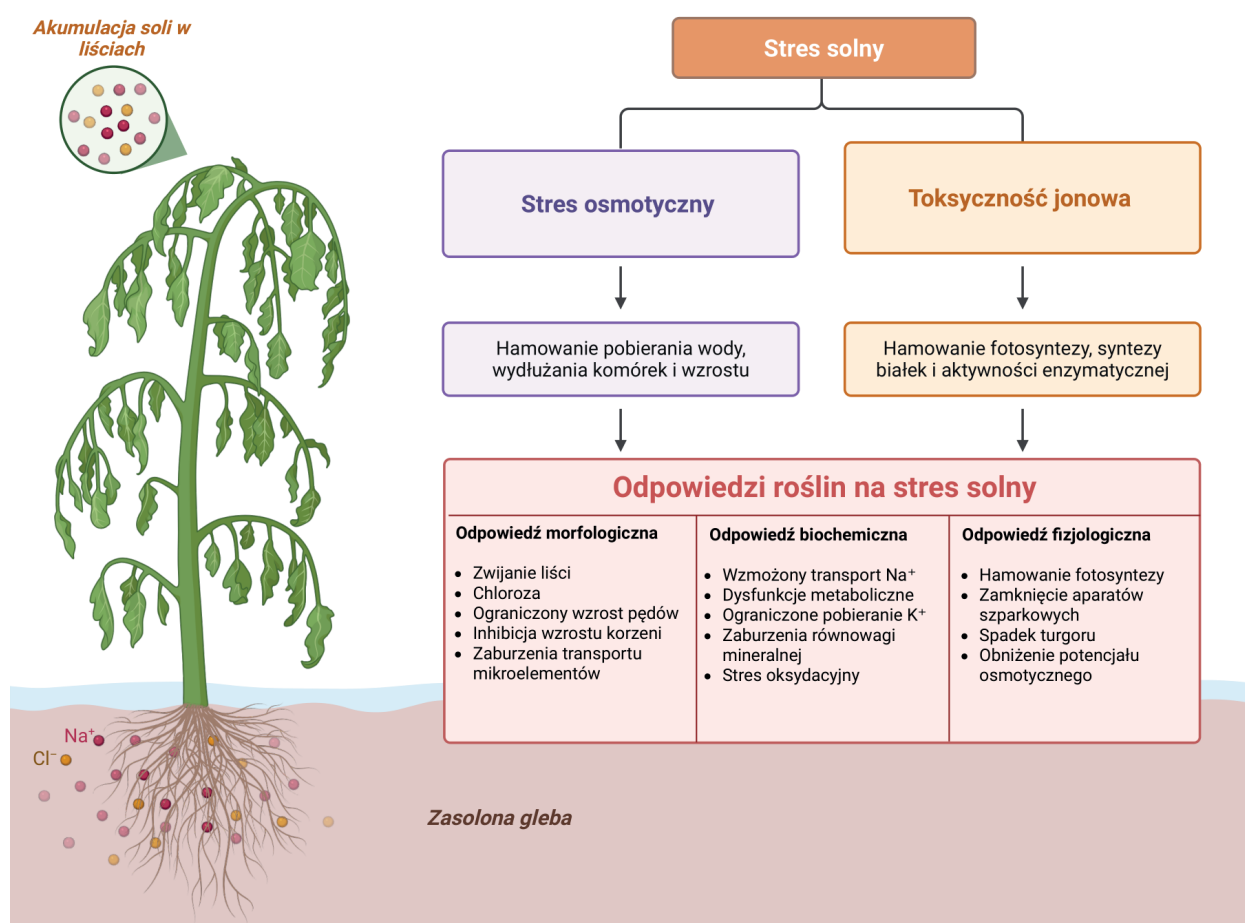
Synteza i akumulacja osmoprotektantów to kolejne mechanizmy redukcji szkód spowodowanych zasoleniem i stresem osmotycznym w roślinach. Akumulacja małych, organicznych cząsteczek, które są rozpuszczalne, neutralne i nietoksyczne nawet w wysokich stężeniach, umożliwia stabilizację błon komórkowych i utrzymanie prawidłowej struktury białek (Kido i in., 2019, Slama i in., 2015). Mogą one również podnosić ciśnienie osmotyczne komórki i chronić jej składniki. Mechanizmy działania osmoprotektantów obejmują zapobieganie wnikaniu jonów do cytozolu i zwiększanie ich wydalania z wrażliwych części komórki (Nadeem i in., 2020). Osmoprotektanty jako związki różnią się od siebie ładunkiem, kształtem, wielkością oraz tym, jak osmotycznie wrażliwe struktury i cząsteczki w komórce są przez nie chronione. Chemicznie osmoprotektanty dzielą się na trzy typy: betainy, aminokwasy, takie jak prolina i ektoina, oraz cukry nieredukujące, których przedstawicielem jest trehaloza ((Elbein

i in., 2003; Misra i Saxena, 2009; Yamada i in., 2009). Poziom osmoprotektantów w roślinie zależy od zewnętrznej osmolarności i konsekwentnie wzrasta wraz ze stężeniem soli w środowisku. Roślina akumuluje związki osmoprotekcyjne głównie w chloroplastach i cytozolu, co ma istotne znaczenie dla utrzymania turgoru komórkowego i równowagi osmotycznej poprzez regulację pobierania wody (Nadeem i in., 2020). Wpływ zasolenia na rośliny został przedstawiony na Rycinie 1.

STRES SOLNY A MIKROBIOTA GLEBY

Zasolenie gleby definiowane jest jako nadmierne nagromadzenie soli w roztworze glebowym do poziomu, przy którym obserwuje się nie tylko wyraźne zahamowanie wzrostu roślin, ale też pogorszenie jakości mikrobiologicznej gleby (Goszcz i in., 2025). Jednym z głównych następstw długotrwałego oddziaływania soli na mikroorganizmy glebowe jest stres osmotyczny. W wyniku różnicy stężeń substancji rozpuszczonych pomiędzy cytoplazmą komórki bakteryjnej a środowiskiem zewnętrznym dochodzi do niekontrolowanej utraty lub napływu wody do wnętrza komórki (Goszcz i in., 2025). W środowisku hipertonicznym (o wyższym stężeniu soli niż wewnątrz komórki) komórka bakteryjna pobiera wodę, co może prowadzić do jej pęcznienia, a w skrajnych przypadkach – do pęknięcia. Z kolei w środowisku hipotonicznym (o niższym stężeniu soli niż wewnątrz komórki) następuje wypływ wody z komórki, skutkujący jej obkurczeniem i odwodnieniem (Sedlacek i in., 2019). Aby przeciwdziałać tym negatywnym skutkom, mikroorganizmy wykształciły szereg mechanizmów adaptacyjnych, których przykłady zestawiono w Tabeli 1.

Wiele spośród opisanych w Tabeli 1 mechanizmów adaptacyjnych nie tylko zwiększa przeżywalność bakterii w warunkach stresu osmotycznego, ale może być również wykorzystane w praktyce. Ich działanie – szczególnie w zakresie syntezy osmoprotektantów, wiązania jonów sodu oraz stabilizacji struktury komórkowej – stanowi podstawę do rozwoju strategii biologicznych ukierunkowanych na przywra-



Ryc. 1. Schemat przedstawiający reakcję roślin na stres solny (ilustracja wykonana z wykorzystaniem BioRender.com)

canie funkcjonalności zasolonych gleb. W konsekwencji mechanizmy te nabierają szczególnego znaczenia w kontekście bioremediacji, gdzie mikroorganizmy stają się aktywnym narzędziem w ograniczaniu negatywnych skutków zasolenia.

POTENCJAŁ BIOLOGICZNYCH METOD W REMEDIACJI GLEB

Rekultywacja, czyli proces przywracania m.in. zasolonych terenów do stanu umożliwiającego ich ponowne wykorzystanie, stanowi obecnie jedno z głównych wyzwań ochrony środowiska glebowego. Metoda rekultywacji musi być starannie dobrana do specyficznych warunków danego środowiska, gdyż w przeciwnym razie może przynieść więcej szkody niż

korzyści (Shaygan i Baumgartl, 2022). Wiele konwencjonalnych metod rekultywacji gleb zasolonych – zarówno fizycznych (np. usuwanie zasolonej warstwy gleby), jak i chemicznych (np. stosowanie sorbentów lub środków odsalających) – mimo wysokiej skuteczności w redukcji stężenia jonów toksycznych, może prowadzić do degradacji struktury gleby, zubożenia w składniki odżywcze, a nawet wtórnego skażenia środowiska (Aparicio i in., 2022). Związki chemiczne wprowadzone do środowiska mogą być akumulowane przez rośliny, czyniąc je niezdawnymi do spożycia lub wykorzystania paszowego, co niesie konsekwencje ekonomiczne i zdrowotne (Lebrun i in., 2023). Jak wskazują przeglądowe badania, fizyczne i chemiczne metody rekultywacji – takie jak utlenianie chemiczne in-situ, płukanie gleby czy stosowanie

Tab. 1. Wybrane mechanizmy adaptacyjne bakterii w odpowiedzi na stres osmotyczny (Goszcz i in., 2025)

Mechanizm działania	Opis
Zmiany w ogólnym metabolizmie bakterii	- Mogą być to niewielkie zmiany w metabolizmie konkretnego substratu lub poważne modyfikacje ingerujące w reakcje centralnego metabolizmu oraz procesy pozyskiwania energii - Głównymi przyczynami zmian metabolicznych są reaktywne formy tlenu (ROS) oraz zmiany w dostępności organicznych źródeł węgla. - Przykładem może być degradacja leucyny - produktami tej reakcji są m.in. metylobutanal i 3-metylobutanol, metabolity specyficzne dla stresu solnego.
Szybkie pobieranie jonów potasu	- Podstawowy mechanizm odpowiedzi bakterii na stresowe warunki hiperosmotyczne. - Pobieranie odbywa się w oparciu o błonowe transportery K⁺. Systemy transporterów działają w oparciu o białka takie jak KdpD, wykrywają spadki stężenia K⁺ wewnątrz komórki i uruchamiają maszynę komórkową prowadzącą do pobierania jonów do cytoplazmy, wyrównując tym samym ciśnienie osmotyczne. - Skuteczność pobierania jonów potasu i odpowiedzi na stres osmotyczny może być regulowana przez inne czynniki, takie jak obecność jonów sodu czy wartość odczynu pH.
Kanały mechanosensytywne (MS)	- MS to białka błony komórkowej bakterii, biorą udział w wykrywaniu stresów mechanicznych (w tym tych, które zostały wywołane na skutek zmian osmolarności). - Aktywacja kanałów MS następuje w wyniku podwyższonego napięcia w dwuwarstwie lipidowej, które wywołane jest zaburzeniem gradientu osmotycznego. - W sytuacji, gdy ciśnienie osmotyczne na zewnątrz komórki bakteryjnej jest niższe od stężenia substancji w cytoplazmie, dochodzi do mimowolnego napływu wody do wnętrza komórki, tym samym do kolejnego podwyższenia ciśnienia osmotycznego. Kanały MS natychmiast otwierają się, aby umożliwić swobodny przepływ jonów i małych cząsteczek, dążąc do zminimalizowania negatywnych skutków, takich jak np. pęczniecie komórek.
Zmiany w ścianie oraz błonie komórkowej	- Aby zminimalizować skutki stresu osmotycznego, bakterie mogą zredukować liczbę poryn (białek w błonie komórkowej) po to, aby ograniczyć przepływ wody oraz substancji rozpuszczonych. - Mikroorganizmy glebowe potrafią również zwiększać usieciowanie peptydoglikanu (polimeru wchodzącego w skład bakteryjnej ściany komórkowej) - im większe usieciowanie peptydoglikanu, tym mocniejsza jest ściana komórkowa i tym samym bardziej odporna na wahania ciśnienia osmotycznego. - Stres osmotyczny może zwiększać hydrofobowość powierzchni komórek bakteryjnych, co sprzyja ich przyleganiu do różnych powierzchni i wspomaga tworzenie biofilmów – mechanizmu ochronnego, który może zminimalizować negatywne skutki stresu.
Produkcja polimerowych egzopolisacharydów (EPS)	- Macierz stworzona z egzopolisacharydów wiąże kationy (np. Na⁺), obniżając ich stężenie w pobliżu powierzchni komórki oraz zatrzymuje wodę, co w konsekwencji obniża ciśnienie osmotyczne. - Macierz EPS stanowi matrycę dla tworzenia biofilmów bakteryjnych, ułatwiając mikroorganizmom przetrwanie w warunkach stresowych. - Bakterie skupione w biofilmach, w odpowiedzi na niekorzystne warunki, produkują substancje osmoprotekcyjne, dodatkowo łagodząc skutki stresu osmotycznego.
Produkcja osmoprotektantów	- W warunkach stresu osmotycznego bakterie syntetyzują lub pobierają z otoczenia tzw. osmoprotektanty - niskocząsteczkowe, osmotycznie czynne związki organiczne, które nie zakłócają funkcji biologicznych. Do najczęściej spotykanych osmoprotektantów należą: betaina, prolina, trehaloza, glutaminian, ektoina czy karnityna. - Osmoprotektanty stabilizują struktury białkowe i błonowe oraz umożliwiają utrzymanie równowagi osmotycznej bez zakłócania metabolizmu komórkowego. - Dodatkowo, osmoprotektanty mogą pełnić funkcje ochronne przed stresem oksydacyjnym, stabilizując struktury makrocząsteczkowe.

silnych chelatorów – mogą znacząco obniżać liczebność i aktywność mikroorganizmów glebowych, zaburzając cykle węglowe oraz azotowe, zmniejszając bioróżnorodność oraz potencjał gleby do regeneracji biologicznej (Michael-Igola i in., 2022). Jej uszkodzenie prowadzi do długofalowego obniżenia żyzności i zdolności regeneracyjnych gleby. Wobec powyższego, coraz większe zainteresowanie budzą metody biologiczne, które nie tylko skutecznie ograniczają negatywne skutki zasolenia, ale również umożliwiają zachowanie lub odbudowę mikrobiologicznej aktywności gleby (Raeid i in., 2015).

Bioremediacja stanowi jedną z najbardziej perspektywicznych i środowiskowo zrównoważonych metod regeneracji gleb zanieczyszczonych substancjami toksycznymi, takimi jak metale ciężkie, pestycydy czy nadmiar soli (Kuppan i in., 2024). Wśród różnych podejść bioremediacyjnych szczególną uwagę zwraca bioaugmentacja, polegająca na wprowadzaniu do gleby wyselekcjonowanych szczepów mikroorganizmów o określonych właściwościach metabolicznych. Mikroorganizmy te mogą aktywnie uczestniczyć w procesach detoksykacji poprzez degradację, transformację lub immobilizację szkodliwych związków chemicznych (Tang i in., 2024). Alternatywą i/lub uzupełnieniem tego podejścia jest biostymulacja gleb, która polega na stymulowaniu aktywności mikroorganizmów naturalnie występujących w środowisku, np. poprzez dodatek substancji odżywczych, źródeł węgla lub modyfikację warunków środowiskowych (takich jak pH, wilgotność czy dostępność tlenu), co zwiększa ich zdolność do rozkładu zanieczyszczeń i regeneracji gleby (Kalantary i in., 2014, Kuppan i in., 2024).

W odniesieniu do gleb zasolonych, obiecującą grupą mikroorganizmów są bakterie halotolerancyjne, które wykazują naturalną oporność na podwyższone stężenia soli oraz zdolność do funkcjonowania w ekstremalnych warunkach środowiskowych. Warto podkreślić, że część tych mikroorganizmów to jednocześnie bakterie psychrotolerancyjne, co wynika z podobieństwa mechanizmów oporności na stres solny i stres niskotemperaturowy. Obydwa typy stresu aktywują zbliżone szlaki adaptacyjne, ta-

kie jak produkcja osmoprotektantów, zmiany w płynności błon komórkowych oraz synteza białek stresu (Roberts, 2005).

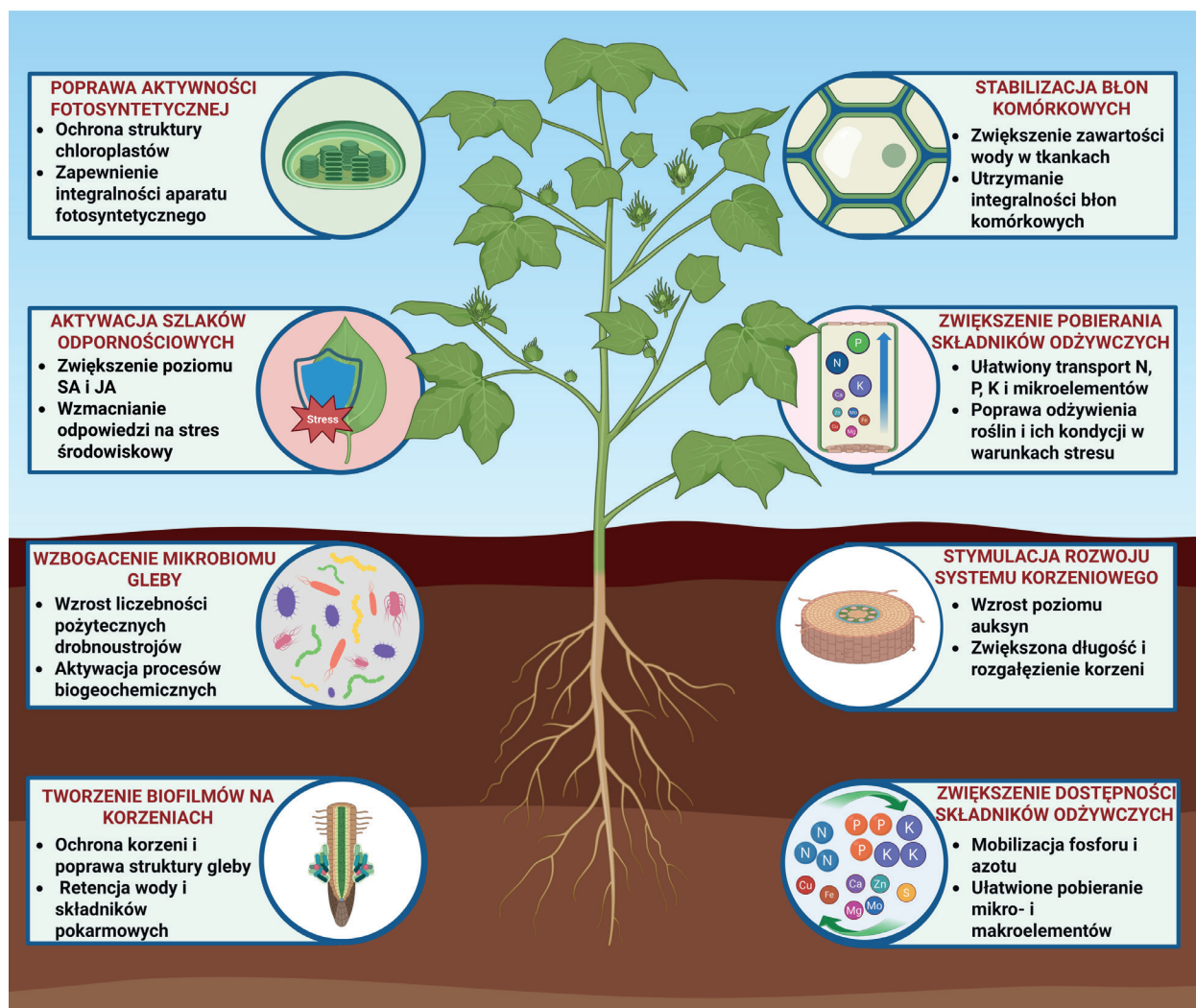
ZASTOSOWANIE BAKTERII HALOTOLERANCYJNYCH W BIOREMEDIACJI GLEB ZASOLONYCH

Bakterie halotolerancyjne odgrywają istotną rolę w regeneracji i bioremediacji gleb zasolonych, nie tylko dzięki swoim adaptacjom umożliwiającym przetrwanie w warunkach wysokiej osmolarności, lecz również poprzez aktywne oddziaływanie na właściwości fizykochemiczne i biologiczne środowiska glebowego. Jednym z kluczowych mechanizmów, za pośrednictwem którego organizmy te wpływają na poprawę stanu gleb zasolonych, jest produkcja osmoprotektantów, związków niskocząsteczkowych o wysokiej rozpuszczalności w wodzie, które nie zakłócają funkcjonowania struktur komórkowych (Sleator i Hill, 2002).

Osmoprotektanty, takie jak glicynobetaina, ektoina, trehaloza, prolina, hydroksyprolina, mannitol, a także różnorodne aminokwasy i ich pochodne, są syntetyzowane lub pobierane przez bakterie halotolerancyjne w odpowiedzi na stres osmotyczny. Ich podstawową funkcją jest utrzymanie równowagi osmotycznej wewnątrz komórki, stabilizacja białek, błon komórkowych i struktur nukleinowych, a także redukcja poziomu reaktywnych form tlenu i azotu (ROS/RNS) (Roy i in., 2002). Przykładowe osmoprotektanty produkowane przez bakterie halotolerancyjne oraz ich charakterystyka zostały przedstawione w Tabeli 2. Oprócz działania ochronnego względem samych bakterii, osmoprotektanty wpływają korzystnie na środowisko glebowe, m.in. poprzez poprawę agregacji cząstek glebowych, zwiększenie pojemności sorpcyjnej, przepuszczalności wodnej oraz zawartości wilgoci w glebie (Goszcz i in., 2025; Guo i in., 2018; Panuszko i in., 2016). Dodatkowym, niezwykle istotnym aspektem działania bakterii halotolerancyjnych jest ich wpływ na aktywność i strukturę mikrobiomu glebowego. Aplikacja bakterii produkujących osmoprotektanty, jak również samych metabolitów, może

Tab. 2. Wybrane osmoprotektanty bakteryjne i ich charakterystyka (Nakayama i in., 1993, Nadeem i in., 2020)

Nazwa	Charakterystyka
Betaina	- Betaina jest syntetyzowana przez przemianę choliney do aldehydu betainy - W chloroplastach betaina reguluje równowagę osmotyczną i chroni błony tylakoidów, co wspiera efektywność fotosyntezy.
Prolina	- Jest wytwarzana z kwasu glutaminowego w odpowiedzi na warunki suszy i stresu - Jej akumulacja wzrasta w odpowiedzi na różne stresy abiotyczne - Pomaga w adaptacji roślin do stresu solnego poprzez regulację osmotyczną w cytozolu
Trehaloza	Jest nieredukującym disacharydem, który chroni rośliny przed wysychaniem poprzez wspieranie ich zdolności do odzyskiwania wody, utrzymanie struktury enzymów
Ektoina	- W warunkach stresu osmotycznego chroni błony komórkowe przed zmianami ich przepuszczalności, tym samym stabilizuje ich strukturę. - Przyczynia się do stabilizacji enzymów roślinnych w warunkach stresowych.



Ryc. 2. Podsumowanie efektów bioaugmentacji zasolonej gleby bakteriami halotolerancyjnymi oraz ich osmoprotektantami na właściwości gleby i kondycję roślin (ilustracja wykonana z wykorzystaniem BioRender.com)

stymulować wzrost i różnorodność mikroorganizmów zasiedlających glebę, wspierając tym samym kluczowe procesy biogeochemiczne, takie jak mineralizacja materii organicznej, cykl azotu czy mobilizacja fosforu. Tego rodzaju bioaugmentacja nie tylko łagodzi negatywne skutki stresu solnego, ale także sprzyja regeneracji mikrobiologicznej jakości gleby (Etesami i Beattie, 2018).

W kontekście biostymulacji roślin, osmoprotektanty mogą być zarówno produkowane w glebie przez bakterie, jak i aplikowane do gleby niezależnie od komórek bakteryjnych. Związki te wykazują zdolność do indukowania tolerancji na stres zasolenia u roślin, poprzez stabilizację struktur komórkowych, zwiększenie aktywności fotosyntetycznej, poprawę efektywności wykorzystania wody oraz ograniczenie uszkodzeń oksydacyjnych. Ponadto, obserwuje się pozytywny wpływ osmoprotektantów na kiełkowanie nasion, długość korzeni i masę nadziemną siewek, co wskazuje na ich potencjał w zakresie wspomagania wzrostu roślin w warunkach zasolenia (Mäkelä i in., 1999; Vurukonda i in., 2016; Ambreen i in., 2021).

Coraz więcej badań wskazuje na potencjał halotolerancyjnych bakterii endofitycznych (zasiedlających tkanki roślinne) izolowanych z halofitów jako skutecznych inokulantów roślin uprawnych w warunkach stresu solnego. Takie szczepy wykazują cechy promujące wzrost roślin, w tym produkcję auksyn, sideroforów, enzymów hydrolitycznych oraz zdolność solubilizacji fosforanów i wiązania azotu (Chebotar i in., 2022). Inokulacja roślin, np. winorośli szczepami pochodzącymi z rodzaju *Limonium*, zwiększała ich odporność na stres solny, przyspieszała regenerację po defoliacji oraz poprawiała parametry fotosyntetyczne (Navarro-Torre i in., 2023). Wyniki te potwierdzają, że endofity pochodzące z halofitów stanowią obiecujące źródło bioinokulantów wspierających wzrost i tolerancję roślin w zasolonych siedliskach.

W świetle powyższych mechanizmów, bakterie halotolerancyjne i ich osmoprotektanty stanowią obiecujący komponent agrobiologicznych strategii ukierunkowanych na poprawę kondycji gleb zasolonych oraz wspoma-

ganie wzrostu roślin uprawnych w warunkach stresu środowiskowego. Pomimo rosnącej liczby badań w tym zakresie, nadal istnieją istotne luki poznawcze dotyczące trwałości efektów ich działania w glebie, interakcji z mikrobiomem, synergii z nawożeniem oraz skuteczności w różnych typach gleb i upraw, co podkreśla potrzebę dalszych badań ukierunkowanych na translację wyników laboratoryjnych do praktyki rolniczej (AbuQamar i in., 2024).

W obecnej dobie, bakterie psychrotolerancyjne, które są zbliżone pod kątem fizjologicznym do bakterii halotolerancyjnych, także zyskują coraz większe zainteresowanie w kontekście badawczym jak i przemysłowym. Mikroorganizmy te są zdolne do wzrostu w niskich temperaturach, często bliskich zera, choć ich optimum temperaturowe może sięgać nawet 30°C (Mishra i in., 2020). Zdolność radzenia sobie ze stresem termicznym przez te mikroorganizmy wiąże się z obecnością wyspecjalizowanych szlaków metabolicznych oraz mechanizmów fizjologicznych – m.in. produkcja enzymów aktywnych w niskich temperaturach czy modyfikacje błon komórkowych (Mishra i in., 2020). Wprowadzenie do środowiska glebowego bakterii halotolerancyjnych zdolnych do wzrostu w niskich temperaturach może zwiększyć skuteczność strategii bioremediacyjnych, szczególnie w warunkach klimatycznych typowych dla regionów umiarkowanych, gdzie przez znaczną część roku temperatura gleby nie sprzyja aktywności mikroorganizmów mezofilnych (dla których optimum wzrostu przypada w temperaturach 30–37°C) (Schiraldi i in., 2014). Psychrotoleranty mogą funkcjonować w temperaturach bliskich 0–5°C, co pozwala im rozpocząć kolonizację gleby już wczesną wiosną, uczestniczyć w przemianach materii organicznej oraz aktywnie wytwarzać związki o znaczeniu ochronnym i strukturotwórczym, m.in. osmoprotektanty i egzopolisacharydy (Mishra i in., 2020). Dzięki synergii tolerancji na stres osmotyczny i temperaturowy, bakterie te lepiej adaptują się do dynamicznie zmieniających się warunków środowiskowych niż organizmy mezofilne (Goszcz i in., 2025; Guo i in., 2018; Panuszko i in., 2016).

EFEKTY SUPLEMENTACJI GLEB ZASOLONYCH BAKTERIAMI HALOTOLERANCYJNYMI

Wprowadzenie do gleby bakterii halotolerancyjnych, w tym także psychrotolerancyjnych, (bioaugmentacja) jest wciąż rozwijaną metodą mającą na celu poprawę jej kondycji oraz zwiększenia wydajności upraw w warunkach zasolenia (Goszcz i in., 2025). W Tabeli 3 opisane zostały wybrane efekty dodania halotolerantów do gleby oraz ich wpływu na jej jakość a także ogólną kondycję i plonowanie roślin.

Suplementacja gleby zasolonej bakteriami halotolerancyjnymi może znacząco poprawić jej właściwości fizykochemiczne i biologiczne, a jednocześnie bezpośrednio wspierać wzrost, rozwój oraz odporność roślin uprawnych. Skuteczność bioaugmentacji zależy jednak od odpowiedniego doboru szczepów, któ-

ry powinien uwzględniać zarówno specyfikę środowiska glebowego, jak i interakcję z lokalnym mikrobiomem. W tym kontekście wykorzystuje się zarówno szczepy rodzime, naturalnie przystosowane do warunków danego regionu, jak i szczepy egzogenne (pochodzące z innych środowisk) kompatybilne z danym środowiskiem (Lee i in., 2024). Dzięki zwiększeniu biodostępności makro- i mikroelementów – m.in. poprzez wydzielanie kwasów organicznych, enzymów fosfatazowych i chelatorów mobilizujących m.in. fosfor (P), potas (K) czy żelazo (Fe) – rośliny mają łatwiejszy dostęp do składników pokarmowych nawet w niekorzystnych warunkach glebowych. Poprawa struktury gleby, jej wilgotności i retencji wody, a także stymulacja aktywności mikrobiomu glebowego, sprzyjają rozwojowi systemu korzeniowego oraz zwiększają efektywność pobierania wody i składników mineralnych (Goszcz i in., 2025).

Tab. 3. Efekty bioaugmentacji gleb zasolonych bakteriami halotolerancyjnymi (Goszcz i in., 2025)

Effekt dodania bakterii halotolerancyjnych do gleby zasolonej	Mechanizm działania bakterii halotolerancyjnych w glebie zasolonej
Zwiększona dostępność makro- i mikroelementów	Bakterie halotolerancyjne mogą przyczyniać się do obniżenia pH roztworu glebowego poprzez wydzielanie kwasów organicznych oraz innych metabolitów, co sprzyja rozpuszczaniu trudno dostępnych form składników mineralnych, takich jak fosfor, żelazo czy cynk. Ponadto niektóre z tych bakterii wytwarzają chelaty, enzymy fosfatazowe oraz związki wiążące kationy metali, co dodatkowo wspomaga mobilizację mikro- i makroelementów i poprawia ich biodostępność dla roślin.
Stymulacja mikrobiomu gleby	Suplementacja gleby zasolonej bakteriami halotolerancyjnymi zwiększa jej wilgotność, dostępność pierwiastków, m.in. fosforu i azotu oraz zawartości materii organicznej. Poprawa fizykochemicznej jakości gleby poprawia ogólną kondycję i aktywność naturalnych mikroorganizmów glebowych oraz może zwiększać ich różnorodność.
Wspieranie tworzenia biofilmu	Osmoprotektanty, które produkowane są przez halotoleranty wspierają tworzenie struktur takich jak biofilm, który stabilizuje agregaty glebowe, poprawia retencję i przepuszczalność wody oraz usprawnia obieg składników odżywczych w strefie ryzosfery.
Ochrona roślin przed toksycznością zbyt wysokiej zawartości rozpuszczonych w roztworze glebowych jonów	Bakterie halotolerancyjne mają zdolność wiązania jonów w macierzach EPS, tym samym zmniejszają roślinom dostęp do jonów, które mogą być dla nich potencjalnie toksyczne.
Zwiększona odporność roślin na stres abiotyczny	Osmoprotektanty bakteryjne zwiększają odporność roślin na stresy, takie jak susza i wysokie zasolenie.

Ponadto, bakteryjne osmoprotektanty i egzopolisacharydy wspomagają tworzenie biofilmów oraz ograniczają dostęp roślin do toksycznych stężeń jonów sodu czy chloru, działając ochronnie w warunkach nadmiernego zasolenia. Rośliny wykazują wówczas zwiększoną odporność na stresy abiotyczne, takie jak deficyt wody czy stres jonowy, co przekłada się na poprawę ich kondycji, efektywność fotosyntezy, a w efekcie – plonowanie.

PODSUMOWANIE I PERSPEKTYWY DALSZEGO ROZWOJU BADAŃ

Zasolenie gleb, uznawane za jeden z głównych czynników ograniczających produktywność rolnictwa, stanowi narastający problem o zasięgu globalnym. W odpowiedzi na to wyzwanie poszukiwane są nowe, biologiczne strategie wspierające rośliny uprawne w warunkach stresu solnego. Zastosowanie bakterii halotolerancyjnych jako środka wspomagającego rekultywację i poprawę właściwości gleb zasolonych wpisuje się w aktualne tendencje rozwoju rolnictwa zrównoważonego, opartego na rozwiązaniach biotechnologicznych przyjaznych środowisku. Badania potwierdzają, że mikroorganizmy te, dzięki swoim unikalnym właściwościom – takim jak produkcja osmoprotektantów, zdolność tworzenia biofilmu oraz wiązanie toksycznych jonów w egzopolisacharydowych macierzach – korzystnie wpływają na strukturę fizyczną, chemiczną i biologiczną gleby. Ich obecność nie tylko zwiększa biodostępność składników pokarmowych i materii organicznej, ale także stymuluje rozwój rodzimej mikrobioty glebowej, wspierając naturalne procesy biogeochemiczne (Ahsan i in., 2023, Al-Awad 2018, Liu i in., 2023).

Poprawa jakości gleby przekłada się bezpośrednio na wzrost odporności roślin na stresy abiotyczne, w tym zasolenie i suszę, co ma szczególne znaczenie w obliczu postępujących zmian klimatycznych i kurczących się zasobów

gruntów rolnych o wysokiej jakości (Goszcz i in., 2025). Efekty uzyskiwane dzięki suplementacji gleb bakteriami halotolerancyjnymi i/lub produktami ich metabolizmu, takich jak np. osmoprotektanty, sugerują, że strategia ta może stanowić realną alternatywę dla tradycyjnych metod rekultywacji, które często wiążą się z wysokimi kosztami, ryzykiem wtórnego zanieczyszczenia oraz niepożądanym wpływem na równowagę mikrobiologiczną środowiska (Klouché i in., 2020, Oviedo i Rodriguez, 2003, Zheng i in., 2025).

Mimo rosnącego zainteresowania osmoprotekcją, niewiele badań skupia się na możliwościach adaptacyjnych mikroorganizmów zdolnych do przetrwania w warunkach zarówno wysokiego zasolenia, jak i niskich temperatur. Optymalizacja warunków produkcji tych związków oraz ich biochemiczna charakterystyka stanowią fundament opracowania efektywnych i zrównoważonych rozwiązań dla współczesnego rolnictwa, które łączą skuteczność działania z bezpieczeństwem środowiskowym i opłacalnością ekonomiczną. Wobec rosnącej skali problemu zasolenia gleb na świecie, biologiczne podejścia remediacyjne oparte na mikroorganizmach halotolerancyjnych i/lub ich metabolitach należy uznać za obiecujący kierunek dalszych badań i praktycznych wdrożeń w rolnictwie oraz ochronie środowiska.

PODZIĘKOWANIA

Wszyscy autorzy deklarują istotny wkład w powstanie oraz akceptują ostateczną wersję manuskryptu.

Autorzy oświadczają, że nie występuje żaden konflikt interesów związany z treścią niniejszej publikacji.

Artykuł powstał w ramach projektu badawczego „SONATA 18” realizowanego ze środków przyznanych przez Narodowe Centrum Nauki (nr 2022/47/D/ST10/03218).

BIBLIOGRAFIA

- Abed, R.M., Al-Kharusi, S., Al-Hinai, M., 2015. Effect of biostimulation, temperature and salinity on respiration activities and bacterial community composition in an oil polluted desert soil. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 98, 43–52. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2014.11.018>
- AbuQamar, S.F., El-Saadony, M.T., Saad, A. M., Desoky, E.M., Elrys, A.S., i in., 2024. Halotolerant plant growth-promoting rhizobacteria improve soil fertility and plant salinity tolerance for sustainable agriculture – A review. *Plant Stress*, 12, 100482. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2024.100482>
- Ahsan, Y., Qurashi, A.W., Liaqat, I., Latif, A., Afzaal, M., i in., 2023. Efficacy of rice husk and halophilic bacterial biofilms in the treatment of saline water. *Journal of Basic Microbiology* 63, 855–867. <https://doi.org/10.1002/jobm.202300062b>
- Al-Awad, K., 2018. The effect of biological exudates on the mechanical properties of granular soil. Ph.D. Dissertation, Cardiff University.
- Ambreen, S., Athar, H.-U.-R., Khan, A., Zafar, Z.U., Ayyaz, A., i in., 2021. Seed priming with proline improved photosystem II efficiency and growth of wheat (*Triticum aestivum* L.). *BMC Plant Biology* 21, 502. <https://doi.org/10.1186/s12870-021-03273-2>
- Arora, S., Vanza, M.J., Mehta, R., Bhuva, C., Patel, P.N., 2014. Halophilic microbes for bio-remediation of salt affected soils. *African Journal of Microbiology Research* 8, 3070-3080. <https://doi.org/10.5897/AJMR2014.6960>
- Aparicio, J.D., Raimondo, E.E., Saez, J.M., Costa-Gutierrez, S.B., Álvarez, i in., 2022. The current approach to soil remediation: A review of physicochemical and biological technologies, and the potential of their strategic combination. *Journal of Environmental Chemical Engineering*, 10(2), 107141. <https://doi.org/10.1016/j.jece.2022.107141>
- Chizhevskaya, E.P., Baganova, M. E., Kelelnikova, O.V., Yuzikhin, O.S., Zaplatkin, A.N., i in., 2022. Endophytes from halotolerant plants aimed to overcome salinity and drought. *Plants* 11, 2992. <https://doi.org/10.3390/plants11212992>
- Cirillo, V., Masin, R., Maggio, A., Zanin, G., 2018. Crop-weed interactions in saline environments. *European Journal of Agronomy*, 99, 51–61. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2018.06.009>
- du Jardin, P., 2015. Plant biostimulants: definition, concept, main categories and regulation. *Sci. Hortic.* 196, 3–14. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.09.021>
- Elbein, A.D., Pan, Y.T., Pastuszak, I., 2003. New insights on trehalose: a multifunctional molecule. *Glycobiology* 13, 17R–27R. <https://doi.org/10.1093/glycob/cwg047>
- Etesami, H., Beattie, G.A., 2018. Mining halophytes for plant growth-promoting halotolerant bacteria to enhance the salinity tolerance of non-halophytic crops. *Frontiers in Microbiology*, 9, 148. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00148>
- Gliniak, M., Sobczyk, W., 2013. Antropogeniczne procesy zasolenia gleb. *J. Educ. Technol. Comput. Sci.* 7, 271–277. <https://journals.ur.edu.pl/jetacomps/article/view/6844>
- Godfray, H.C.J., Beddington, J.R., Crute, I.R., Haddad, L., i in., 2010. Food security: the challenge of feeding 9 billion people. *Science* 327, 812–818. <https://doi.org/10.1126/science.1185383>
- Goszcz, A., Furtak, K., Stasiuk, R., Wójtowicz, J., Musiałowski, i in., 2025. Bacterial osmoprotectants – a way to survive in saline conditions and potential crop allies. *FEMS Microbiology Reviews* 49, <https://doi.org/10.1093/femsre/ufaf020>
- Guo, Y.-S., Furrer, J.M., Kadilak, A.L., Hinestroza, H.F., Gage, D.J., i in. (2018). Bacterial extracellular polymeric substances amplify water content variability at the pore scale. *Frontiers in Environmental Science and Engineering China*, 6. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2018.00093>
- Hulisz, P., 2007. Wybrane aspekty badań gleb zasolonych w Polsce. *Stow. Oświat. Pol.* <http://www.sop.torun.pl> (dostęp 17 lipca 2025)
- Hulisz, P., Piernik, A., Mantilla-Contreras, J., Elvisto, T., 2016. Main driving factors for seacoast vegetation in the southern and

- eastern Baltic. *Wetlands* 36, 909–919. <https://doi.org/10.1007/s13157-016-0803-2>
- Hulisz P., 2016. Coastal Marsh soils in Poland: characteristics and problems of classification. *Soil Science Annual*, 67, 1, 37–44, DOI: 10.1515/ssa-2016-0006
- Ji, X., Tang, J., Zhang, J., 2022. Effects of salt stress on the morphology, growth and physiological parameters of *Juglans microcarpa* L. seedlings. *Plants* 11, 2381. <https://doi.org/10.3390/plants11182381>
- Kalantary, R.R., Mohseni-Bandpi, A., Esrafil, A., Nasser, S., Ashmagh, F.R., i in., 2014. Effectiveness of biostimulation through nutrient content on the bioremediation of phenanthrene contaminated soil. *Journal of Environmental Health Science and Engineering*, 12, 143. <https://doi.org/10.1186/s40201-014-0143-1>
- Kalwasińska, A., Hulisz, P., Szabó, A., Binod Kumar, S., Michalski, A., i in., 2023. Technogenic soil salinisation, vegetation, and management shape microbial abundance, diversity, and activity. *Science of The Total Environment*, 905, 167380. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.167380>
- Kaya, C., Tuna, A.L., Yokaş, I., 2009. The role of plant hormones in plants under salinity stress. W: Ashraf, M. Ozturk, H. Athar (Red.), *Salinity and Water Stress. Tasks for Vegetation Sciences*, vol. 44. Springer, Dordrecht, s. 5–27. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9065-3_5
- Kido, É.A., Ferreira-Neto, J.R.C., da Silva, M.D., 2019. Osmoprotectant-related genes in plants under abiotic stress: expression dynamics, in silico genome mapping, and biotechnology, w: Hossain, M. A., Kumar, V., Burritt, D.J., Fujita, M., Mäkelä, P.S.A. (Red.), *Osmoprotectant-Mediated Abiotic Stress Tolerance in Plants: Recent Advances and Future Perspectives*. Springer, Berlin, s. 1–40. https://doi.org/10.1007/978-3-030-27423-8_1
- Klouché, F., Bendani, K., Benamar, A., Misoum, H., Maliki, M., i in., 2019. Electrokinetic restoration of local saline soil. *Materials Today: Proceedings*, 22, 64–68. <https://doi.org/10.1016/j.matpr.2019.08.082>
- Koul, B., Taak, P., 2018. Soil remediation through microbes, w: *Biotechnological Strategies for Effective Remediation of Polluted Soils*. Springer, Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-13-2420-8_6
- Kuppan, N., Padman, M., Mahadeva, M., Srinivasan, S., Devarajan, R. 2024. A comprehensive review of sustainable bioremediation techniques: Eco friendly solutions for waste and pollution management. *Waste Management Bulletin*, 2, 154–171. <https://doi.org/10.1016/j.wmb.2024.07.005>
- Litalien, A., Zeeb, B., 2020. Curing the earth: A review of anthropogenic soil salinization and plant-based strategies for sustainable mitigation. *Sci. Total Environ.* 698, 134235. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.134235>
- Lebrun, M., Száková, J., Drábek, O., Tejnecký, V., Hough, i in., 2023. EDTA as a legacy soil chelant: A comparative study to a more environmentally sensitive alternative for metal removal by *Pistia stratiotes* L. *Environmental Science and Pollution Research International*, 30(29), 74314. <https://doi.org/10.1007/s11356-023-27537-6>
- Lee, K.C., Archer, S.D., Kansour, M.K., Al-Mailem, D.M., 2024. Bioremediation of oily hypersaline soil via autochthonous bioaugmentation with halophilic bacteria and archaea. *Science of The Total Environment*, 922, 171279. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.171279>
- Liu, J., Wu, L., Gong, L., Wu, Y., Tanentzap, A. J., 2023. Phototrophic biofilms transform soil-dissolved organic matter similarly despite compositional and environmental differences. *Environmental Science & Technology* 57, 4679–4689. <https://doi.org/10.1021/acs.est.2c08541>
- Mäkelä, P., Kontturi, M., Pehu, E., & Somersalo, S. 1999. Photosynthetic response of drought- and salt-stressed tomato and turnip rape plants to foliar-applied glycinebetaine. *Physiologia Plantarum*, 105, 45–50. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.1999.105108.x>
- Misra, N., Saxena, P., 2009. Effect of salicylic acid on proline metabolism in lentil grown under salinity stress. *Plant Science* 177,

- 181–189. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2009.05.007>
- Ludwiczak, A., Osiak, M., Piernik, A., 2021. Osmotic stress or ionic composition: which affects the early growth of crop species more? *Agronomy* 11(3), 435. <https://doi.org/10.3390/agronomy11030435>
- Meng, X., Zhou, J., Sui, N., 2018. Mechanisms of salt tolerance in halophytes: current understanding and recent advances. *Open Life Sciences* 13, 149. <https://doi.org/10.1515/biol-2018-0020>
- Michael-Igolima, U., Abbey, S.J., Ifelebuegu, A.O. 2022. A systematic review on the effectiveness of remediation methods for oil contaminated soils. *Environmental Advances*, 9, 100319. <https://doi.org/10.1016/j.envadv.2022.100319>
- Mishra, P.K., Joshi, S., Gangola, S., Khati, P., Bisht, J.K., i in., 2020. Psychrotolerant microbes: characterization, conservation, strain improvements, mass production, and commercialization, w: Singh, H., (Red.), *Cold-Adapted Microorganisms for Sustainable Crop Production*. Springer, Singapore, s. 227–246. https://doi.org/10.1007/978-981-15-1902-4_12
- Mohanavelu, A., Raghavendra Naganna, S., Al-Ansari, N., 2021. Irrigation induced salinity and sodicity hazards on soil and groundwater: an overview of its causes, impacts and mitigation strategies. *Agriculture* 11(12), 1196. <https://doi.org/10.3390/agriculture11121196>
- Nadeem, M., Ali, M., Kubra, G., Fareed, A., Hasan, H., i in., 2020. Role of osmoprotectants in salinity tolerance in wheat. *Climate Change and Food Security With Emphasis on Wheat*, 93–106. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-819527-7.00006-6>
- Nakayama, H., Yoshida, K., Ono, H., Murooka, Y., Shinmyo, A., 1993. Ectoine, the compatible solute of *Halomonas elongata*, confers hyperosmotic tolerance in cultured tobacco cells. *Plant Physiol.* 101, 441–445. <https://doi.org/10.1104/pp.101.1.441>
- Navarro-Torre, S., Ferrario, S., Caperta, A.D., Victorino, G., Bailly, M., i in., 2023. Halotolerant endophytes promote grapevine regrowth after salt-induced defoliation. *Journal of Plant Interactions* 18. <https://doi.org/10.1080/17429145.2023.2215235>
- Oviedo, C., Rodríguez, J., 2003. EDTA: the chelating agent under environmental scrutiny. *Química Nova* 26, 901–905.
- Panuszko, A., Bruździak, P., Kaczowska, E., Stangret, J. 2016. General mechanism of osmolytes' influence on protein stability irrespective of the type of osmolyte cosolvent. *Journal of Physical Chemistry B*, 120, 11159–11169. <https://doi.org/10.1021/acs.jpbc.6b10119>
- Piernik, A., Hulisz, P., 2011. Soil-plant relations in inland and anthropogenic saline habitats. *European Journal of Plant Science and Biotechnology* 5, 37–43.
- Roberts, M.F., 2005. Organic compatible solutes of halotolerant and halophilic microorganisms. *Saline Systems*, 1, 5. <https://doi.org/10.1186/1746-1448-1-5>
- Roy, D., Sleator, C., 2002. Bacterial osmoadaptation: the role of osmolytes in bacterial stress and virulence. *FEMS Microbiology Reviews* 26(1), 49–71. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2002.tb00598.x>
- Schiraldi, C., De Rosa, M., 2014. Mesophilic organisms, w: Drioli, E., Giorno, L. (Red.), *Encyclopedia of Membranes*. Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-40872-4_1610-2
- Sedlacek, P., Slaninova, E., Koller, M., Nebesárova, J., Marova, I., i in., 2019. PHA granules help bacterial cells to preserve cell integrity when exposed to sudden osmotic imbalances. *New Biotechnology* 49, 129–136. <https://doi.org/10.1016/j.nbt.2018.10.005>
- Shaygan, M., Baumgartl, T. 2022. Reclamation of Salt-Affected Land: A Review. *Soil Systems*, 6, 61. <https://doi.org/10.3390/soilsystems6030061>
- Shrivastava, P., Kumar, R., 2015. Soil salinity: a serious environmental issue and plant growth promoting bacteria as one of the tools for its alleviation. *Saudi J. Biol. Sci.* 22(2), 123–131. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2014.12.001>
- Slama, I., Abdelly, C., Bouchereau, A., Flowers, T., García-Caparrós, P., i in., 2015. Diversity, distribution and roles of osmoprotective com-

- pounds accumulated in halophytes under abiotic stress. *Annals of Botany* 115, 433–447. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu239>
- Sleator, R.D., Hill, C. 2002. Bacterial osmo-adaptation: The role of osmolytes in bacterial stress and virulence. *FEMS Microbiology Reviews*, 26(1), 49–71. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2002.tb00598.x>
- Stavi, I., Thevs, N., Priori, S., 2021. Soil salinity and sodicity in drylands: a review of causes, effects, monitoring, and restoration measures. *Frontiers in Environmental Science* 9, 712831. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2021.712831>
- Tang, H., Xiang, G., Xiao, W., Yang, Z., Zhao, B. 2024. Microbial mediated remediation of heavy metals toxicity: Mechanisms and future prospects. *Frontiers in Plant Science*, 15, 1420408. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1420408>
- Torbaghan, M.E., Lakzian, A., Astarai, A.R., Fotovat, A., Besharati, H., 2017. Salt and alkali stresses reduction in wheat by plant growth promoting haloalkaliphilic bacteria. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition* 17(4), 1058–1087. <https://doi.org/10.4067/S0718-95162017000400016>
- Vurukonda, S.S.K.P., Vardharajula, S., Shrivastava, M., & Ali, S. Z. 2016. Enhancement of drought stress tolerance in crops by plant growth-promoting rhizobacteria. *Microbiological Research*, 184, 13–24. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2015.12.003>
- Zheng, Y., Li, Z., Tan, Z., Liu, Y., Zhang, X., i in., 2025. Iron (II)-EDTA alleviate salinity injury through regulating ion balance in halophyte seashore paspalum. *Grass Research* 5, e002. <https://doi.org/10.48130/grares-0024-0029>
- Yan, S., Chong, P., Zhao, M., 2022. Effect of salt stress on the photosynthetic characteristics and endogenous hormones, and: A comprehensive evaluation of salt tolerance in *Reaumuria soongorica* seedlings. *Plant Signal. Behav.* 17(1), 2031782. <https://doi.org/10.1080/15592324.2022.2031782>
- Yamada, N., Promden, W., Yamane, K., Tamagake, H., Hibino, T., i in., 2009. Preferential accumulation of betaine uncoupled to choline monooxygenase in young leaves of sugar beet—importance of long-distance translocation of betaine under normal and salt-stressed conditions. *Journal of Plant Physiology* 166, 2058–2070. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2009.06.016>

