

BEATA KLIMEK¹, ANNA M. STEFANOWICZ², MARCIN W. WOCH³,
MAŁGORZATA JAŻWA⁴

¹*Instytut Nauk o Środowisku
Uniwersytet Jagielloński
Gronostajowa 7, 30-387 Kraków*

²*Instytut Botaniki PAN
Lubicz 46, 31-512 Kraków*

³*Instytut Biologii
Uniwersytet Pedagogiczny im. KEN
Podbrzezie 3, 31-054 Kraków*

⁴*Instytut Botaniki
Uniwersytet Jagielloński
Kopernika 27, 31-501 Kraków
E-mail: beata.klimek@uj.edu.pl
a.stefanowicz@botany.pl
jurania@o2.pl
malgorzata.jazwa@uj.edu.pl*

CZY ISTNIEJE ZWIĄZEK MIĘDZY BIORÓŻNORODNOŚCIĄ ROŚLIN I MIKROORGANIZMÓW GLEBOWYCH?

WSTĘP

W 1992 r., na Szczycie Ziemi ONZ w Rio de Janeiro, uchwalono Konwencję o różnorodności biologicznej. Od tego czasu termin „bioróżnorodność” robi zawrotną karierę w naukach przyrodniczych. Konwencja definiuje różnorodność biologiczną jako „różnicowanie wszystkich żywych organizmów pochodzących [...] z ekosystemów lądowych, morskich i innych wodnych ekosystemów oraz zespołów ekologicznych, których są one częścią. Dotyczy to różnorodności w obrębie gatunku, pomiędzy gatunkami oraz ekosystemami” (Dz.U. z 2002 r. Nr 184, poz. 1532). Troska o zachowanie różnorodności biologicznej jest istotna z naukowego, etycznego, społecznego, a także z praktycznego punktu widzenia. Zachowanie bogactwa gatunkowego jest korzystne, na przykład ze względu na możliwość opracowania nowych leków na bazie substancji pochodzących z organizmów żywych.

Szczególnie interesujące wydają się związki pomiędzy różnorodnością biologiczną a

funkcjonowaniem ekosystemów. Rośliny i mikroorganizmy glebowe, które łączy wspólne środowisko życia – gleba, stanowią najistotniejsze ogniwa dwóch fundamentalnych procesów realizowanych w ekosystemach lądowych: obiegu materii i przepływu energii. Obieg materii i przepływ energii odbywa się poprzez nieustającą produkcję biomasy i dekompozycję powstającej materii organicznej. Rośliny są głównym producentem pierwotnym biomasy, natomiast mikroorganizmy glebowe rozkładają martwą materię organiczną do substancji prostych, nieorganicznych, które są powtórnie pobierane i wykorzystywane przez rośliny. Gdyby nie istniał świat zwierzęcy, podstawowe procesy ekosystemu: obieg materii i przepływ energii, nadal mogłyby się odbywać, w oparciu jedynie o organizmy roślinne oraz bakterie i grzyby glebowe. Mikroorganizmy pełnią w ekosystemach również inne istotne funkcje, między innymi uczestniczą w tworzeniu struktury gleby i formowaniu humusu. Niektóre mikroorgani-

zmy wiążą azot atmosferyczny, dzięki czemu wzbogacają glebę w ten pierwiastek, przy czym część z nich współżyje z roślinami (na przykład motylkowymi) (KAHINDI i współaut. 1997). Zarówno mikroorganizmy, jak i rośliny rozkładają lub wspomagają rozkład organicznych substancji toksycznych, dostających się do gleby. Grzyby glebowe mogą wchodzić w symbiozy z roślinami, tworząc mikoryzy (SYLVIA 1999). Takie cechy gleby jak struktura, żyzność czy kwasowość zależą nie tylko od właściwości podłoża skalnego, ale też od biologicznych cech siedliska (między innymi szaty roślinnej). Fizyczne i chemiczne właściwości gleby wpływają na rośliny oraz żyjące w glebie mikroorganizmy, a organizmy żywe wpływają z kolei na właściwości gleby (MITCHELL i współaut. 2010).

Różnorodność jest jednym z parametrów zespołów organizmów uwzględnianych w ostatnich latach bardzo często w badaniach związków pomiędzy zespołami mikroorganizmów i roślin. W niniejszym artykule spróbujemy odpowiedzieć na pytanie, czy i w jaki sposób są ze sobą powiązane różnorodność roślin i mikroorganizmów glebowych oraz czy na podstawie naszej wiedzy możemy przewidywać „jakość” funkcjonowania całych ekosystemów. Odpowiedź na te pytania nie jest łatwa, gdyż samo zagadnienie różnorodności biologicznej jest złożone, a jej badania nastroczają wiele problemów, zarówno natury teoretycznej, jak i praktycznej.

BADANIA BIORÓŻNORODNOŚCI

Podstawowe aspekty różnorodności zespołu organizmów to liczba gatunków (bogactwo gatunkowe), równomierność rozkładu liczebności każdego z gatunków oraz skład gatunkowy zespołu. Istnieje szereg wskaźników liczbowych, za pomocą których można wyrazić różnorodność zespołu, na przykład bardzo popularny indeks Shannona-Wienera, jednorodności Pielou bądź wskaźnik dominacji Simpsona. Niektóre wskaźniki uwzględniają zarówno liczbę gatunków, jak i względny udział poszczególnych gatunków w zespole. Zebranie danych w celu wyliczenia współczynników bioróżnorodności nie zawsze wymaga oznaczenia wszystkich osobników w ekosystemie czy na badanym terenie. Często jest to niewykonalne, choćby ze względu na koszt i pracochłonność takich badań, więc wnioskowanie przeprowadza

się na podstawie losowych prób. Jeśli jednak liczba prób jest zbyt mała, rośnie ryzyko pominięcia gatunków rzadkich. Określenie optymalnej liczby prób nie jest łatwe. Część metod badawczych nie wymaga oznaczania osobników do poziomu gatunku, a jedynie stwierdzenia, czy w próbie pojawiły się okazy o odmiennym wyglądzie i właściwościach w stosunku do prób poprzednich. Tempo pojawiania się nowych gatunków w kolejnych pobieranych próbach stanowi pewną informację i jest wykorzystywane w celu wyliczenia niektórych wskaźników bioróżnorodności. Analizy bioróżnorodności wymagają uwzględnienia jej zmienności przestrzennej i czasowej. W kolejnych rozdziałach artykułu przybliżymy problemy związane z badaniami bioróżnorodności roślin i mikroorganizmów glebowych.

RÓŻNORODNOŚĆ BIOLOGICZNA MIKROORGANIZMÓW GLEBOWYCH

W przypadku bakterii, zdefiniowanie gatunku, a zatem i ocena ich różnorodności gatunkowej jest trudne. Wynika to z faktu, że bakterie rozmnażają się przede wszystkim bezpłciowo. Dodatkowo, są one zdolne do horyzontalnej wymiany fragmentów DNA, przez co nie może być do nich zastosowana klasyczna definicja gatunku (COHAN 2002, GEVERS i współaut. 2005). Jeśli nawet byłoby możliwe proste zdefiniowanie bakteryjnego „gatunku”, niemożliwym byłoby policzenie

„gatunków” mikroorganizmów występujących w glebie, ze względu na ich olbrzymią liczbę. Na podstawie wyników badań reasocjacji DNA stwierdzono ok. 4000 „gatunków” bakteryjnych, a dokładnie „jednostek genomowych” w 1 gramie gleby (TORSVIK i współaut. 1990), a niektórzy autorzy szacują, że może być ich jeszcze więcej (DYKHUIZEN 1998, CURTIS i współaut. 2002). Z kolei, liczbę gatunków grzybów na świecie ocenia się na 1,5 mln (HAWKSWORTH 1991). Należy

pamiętać, że jedna roślina może wchodzić w symbiozę z wieloma gatunkami grzybów mikoryzowych i odwrotnie - jedna grzybnia może „łączyć” wiele roślin, tworząc skomplikowaną podziemną sieć. Mimo że komórki grzybni, zawierające identyczny materiał genetyczny i stanowiące w istocie jednego „osobnika”, mogą osiągać łącznie niezwykle wręcz rozmiary, grzyby tradycyjnie zaliczane są do mikroorganizmów (DAHLBERG 1997). Oprócz bakterii i grzybów, do mikroorganizmów glebowych należą też znacznie słabiej poznane pierwotniaki, archebakterie, śluzowce, a nawet glony.

W badaniach ekologicznych często mówi się o tak zwanej różnorodności funkcjonalnej, która wydaje się być względnie silnie związaną z funkcjonowaniem ekosystemu (ZAK i współaut. 1994, JONES i BRADFORD 2001, BELL i współaut. 2005). Badania różnorodności funkcjonalnej wymagają precyzyjnego zdefiniowania grup funkcjonalnych, czyli grup gatunków mających podobny wpływ na dany proces w ekosystemie lub charakteryzujących się podobną odpowiedzią na warunki środowiskowe (HOOPER i współaut. 2005, GILLER i O'DONOVAN 2002). Zmniejszenie różnorodności funkcjonalnej danego zespołu organizmów może świadczyć o utracie zdolności przeprowadzania pewnych procesów. Przykładem funkcji realizowanej przez pojedynczy gatunek lub grupę gatunków w środowisku glebowym może być rozkład ligniny, w którym uczestniczą głównie grzyby („biała zgnilizna”). Może to być również wiązanie azotu atmosferycznego (KAHINDI i współaut. 1997), w którym to procesie biorą udział bakterie wolnożyjące (na przykład *Azotobacter*) lub brodawkowate, żyjące w symbiozie z roślinami (na przykład *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*). Ze względu na wspomniane problemy ze zdefiniowaniem gatunku u bakterii oraz olbrzymią liczbą gatunków mikroorganizmów żyjących w glebie, różnorodność funkcjonalna jest szczególnie wygodną miarą bioróżnorodności mikroorganizmów (HOOPER i współaut. 2005). W przypadku zespołów mikroorganizmów heterotroficznych i zdolnych do wzrostu na pożywkach mierzy się ją często jako różnorodność kataboliczną, czyli zdolność zespołu do rozkładu szeregu (kilkudziesięciu) związków węglowych (węglowodanów, aminokwasów, kwasów karboksylowych i innych) na specjalnych płytkach typu Biolog® (GARLAND i MILLS 1991, PRESTON-MAFHAM i współaut. 2002, KLIMEK i NIKLIŃSKA 2007, STEFANOWICZ

i współaut. 2008). Badania zależności między różnorodnością roślin i mikroorganizmów glebowych wykorzystują najczęściej zróżnicowanie zdolności katabolicznych mikroorganizmów, w tym różnice w liczbie substratów węglowych zużytych na płytkach Biolog i/ lub stopień ich zużycia (różnorodność funkcjonalna) (LOREAU i HECTOR 2001, GRAYSTON i współaut. 2004). Różnorodność funkcjonalna mikroorganizmów może być następnie wyrażona za pomocą wspomnianych już wcześniej wskaźników różnorodności, jednorodności czy dominacji. Można też mierzyć reakcję mikroorganizmów (na przykład jako wydzielanie CO₂) po dodaniu różnorodnych substratów bezpośrednio do gleby (SCHIPPER i LEE 2004). Również pomiar aktywności enzymatycznej gleby, na przykład alkalicznej i kwaśnej fosfatazy, aminopeptydaz i wielu innych dostarcza informacji o funkcjonalnym zróżnicowaniu mikroorganizmów (BENDING i współaut. 2002, RODRÍGUEZ-LOINAZ i współaut. 2008).

Oczywiście, należy uwzględnić fakt, że w ekosystemie mamy również do czynienia z funkcjami mikroorganizmów innego typu niż rozkład związków. Są to na przykład wspomniane wcześniej wiązanie azotu czy też tworzenie mikoryz i łańcuchów troficznych w glebie, udział w tworzeniu struktury gleby, wydzielanie całego spektrum związków organicznych oddziałujących na pozostałe organizmy glebowe i wiele innych (BADURA 2004). Jednymi z najważniejszych mikroorganizmów, występujących w strefie korzeniowej roślin, są grzyby mikoryzowe (FINLAY 2005). Chronią one rośliny przed patogenami, przed zasoleniem gleby, a także przed pobieraniem substancji toksycznych, trafiających do gleby najczęściej w wyniku działalności człowieka (LEYVAL i współaut. 1997, TURNAU i współaut. 2002). Mikoryzy zwiększają powierzchnię, z której roślina może pobierać wodę i biogeny, zmniejszając tym samym wrażliwość roślin na suszę i niedobór biogenów (SAINT-ETIENNE i współaut. 2006, RUIZ-SÁNCHEZ i współaut. 2010). Niektóre gatunki grzybów mikoryzowych są dobrze poznane, inne dalej stanowią zagadkę.

W pogłębieniu wiedzy na temat różnorodności mikroorganizmów glebowych ważnym narzędziem są techniki biologii molekularnej. Są one najczęściej oparte na analizie wybranych odcinków DNA, namnożonych w reakcji łańcuchowej polimerazy (PCR). Jedną z najczęściej wykorzystywanych metod jest rozdział elektroforetyczny na żelu w gradien-

cie termicznym (TGGE) bądź denaturującym (DGGE) (KOZDRÓJ i VAN ELSAS 2001, BASTIAS i współaut. 2007). Metody te umożliwiają rozdział namnożonych fragmentów DNA oraz ocenę liczby i intensywności prążków na żelu, co może służyć wyliczeniu wskaźników różnorodności. Innymi popularnymi metodami biologii molekularnej są badania kine-

tyki reasocjacji DNA, sondy DNA, określanie względnej zawartości par G+C w DNA, mikromacierze i wiele innych (LIN i współaut. 2000, KIRK i współaut. 2004, KISIEL i współaut. 2004). Pomimo że metody biologii molekularnej stały się niezwykle popularne, ich adekwatność bywa kwestionowana (KOZDRÓJ i VAN ELSAS 2001).

RÓŻNORODNOŚĆ BIOLOGICZNA ROŚLIN

W odróżnieniu od badań mikroorganizmów, z reguły niewidocznych gołym okiem, oszacowanie różnorodności roślin wydaje się być proste, jednakże i tutaj naukowcy napotykają liczne problemy. Różnorodność świata roślin danej powierzchni jest wynikiem splotu oddziaływań czynników siedliskowych, populacyjnych, historycznych i w końcu losowych. Prowadząc badania różnorodności roślin można rozpatrywać ją na kilku poziomach: wewnątrzgatunkowym, międzygatunkowym oraz siedliskowym (MAKI 2003). Zmienność wewnątrzgatunkowa, tzw. polimorfizm genetyczny, determinuje adaptacyjny i ewolucyjny potencjał roślin. Różnorodność gatunkowa rozpatrywana jest najczęściej w zależności od skali przestrzennej, gdzie dzieli się ją na trzy rodzaje: alfa (α), beta (β) i gamma (γ) (AUSTRHEIM 2002, RICOTTA 2003). Różnorodność α odnosi się do różnic wewnątrz zbiorowiska roślinnego lub zbiorowisk roślinnych rozumianych jako oddzielne, dające się wyodrębnić fitocenozy, próby lub poletka. Pojęcie różnorodności dotyczy wyższego poziomu różnic między tymi zbiorowiskami, wzdłuż gradientu siedliskowego. Najszerszym podejściem jest różnorodność rozpatrywana na poziomie krajo-brazu lub regionu.

W kształtowaniu różnych poziomów różnorodności, w jednym przypadku dominującą rolę może odgrywać bogactwo i areal siedlisk, w innym zaś drogi i możliwości migracji roślin zasiedlających dany teren (HIGGINS i RICHARSON 1996, JELINSKI 1997). Dla określenia różnorodności gatunkowej badanej powierzchni można stosować kompilację jej różnych miar, jak liczba gatunków (bogactwo gatunkowe), ich pokrycie, frekwencja lub biomasa. Zróżnicowanie siedliskowe danego obszaru determinuje liczbę gatunków, które mogą go zasiedlić, przy założeniu braku negatywnych interakcji międzygatunkowych i wysokiej efektywności źródeł dostarczających propagule (dowolna część rośliny

lub grzyba, która przeniesiona na odległość może dać początek nowemu organizmowi) na dany obszar.

Ze względu na strefowość klimatyczną Ziemi, w ekosystemach lądowych zaznacza się wyraźny spadek liczby występujących gatunków w kierunku od równika do biegunów (TURNER 2004). W klimacie umiarkowanym, przy mniejszej ilości występujących gatunków roślin i dokładniejszym ich poznaniu, określenie różnorodności florystycznej jest prostsze. Jednak i tu pojawiają się problemy, takie jak sezonowość występowania czy kwitnienia roślin, małe rozmiary niektórych gatunków, trudności w odróżnieniu podobnych do siebie gatunków, skupiskowe czy też wspólne występowanie niektórych gatunków. Pory roku warunkują sezonowość pojawiania roślin i konieczność odwiedzenia stanowiska przez taksonoma kilkakrotnie w roku. Kwitnienie niektórych roślin trwa zaledwie kilka dni, a niejednokrotnie to kwiaty i owoce umożliwiają precyzyjne określenie przynależności taksonomicznej. Część gatunków to rośliny drobne, niepozorne – we florze Polski są to na przykład *Adoxa moschatellina*, *Elatine* sp., *Centunculus minimus*, *Callitriche* sp. Taksony takie jak *Rubus*, *Hieracium* czy *Taraxacum* w zasadzie są nieoznaczalne w terenie i mogą być bezbłędnie oznaczone jedynie przez wąską grupę specjalistów. Dodatkowo pojawia się problem gatunków zbiorowych, wyłamujących się z rangi formalnej hierarchii taksonomicznej. Różne ujmowanie taksonów powoduje, że nieraz gatunki drobne (ang. segregates) określane są jako podgatunki. W przypadku podejmowanego tu zagadnienia istnienia związku pomiędzy różnorodnością roślin a różnorodnością mikroorganizmów glebowych, największe znaczenie będzie miał poziom bogactwa gatunkowego oraz siedliskowego. Z punktu widzenia ekologii roślin, wpływ mikroorganizmów glebowych można rozpatrywać analogicznie do obecności innych ożywionych

składowych ekosystemu, na przykład owadów czy ssaków. Z kolei, gdy rozpatruje się siedlisko rośliny, mikroorganizmy glebowe możemy potraktować analogicznie do abiotycznych właściwości tego siedliska, jak wilgotność, zasobność w składniki pokarmowe i inne.

W badaniach zespołów roślin i ich wpływu na ekosystem wykorzystuje się nie tylko ich różnorodność gatunkową, lecz również funkcjonalną, podobnie jak w przypadku mikroorganizmów. W tym celu wydziela się grupy funkcjonalne roślin na podstawie ich cech fizjologicznych i morfologicznych. W ten sposób możemy wyróżnić między innymi rośliny motylkowe (wiążące azot, jak *Tri-*

folium sp., *Vicia cracca*, *Lathyrus pratensis*), trawy (*Arrhenatherum elatius*, *Festuca* sp.) i turzycę, byliny (inwestujące dużą część zasobów w wieloletnią łodygę) oraz pozostałe zielne rośliny naczyniowe (ang. forbs), nie należące do wymienionych powyżej grup (np. *Lamium album*, *Taraxacum officinale*, *Silene vulgaris*) (STEPHAN i współaut. 2000). Niektóre z grup można dodatkowo rozdzielić na podgrupy, na przykład trawy mogą być dzielone na te o szlaku fotosyntetycznym typu C3 (o stosunkowo wysokiej zawartości azotu w tkankach, preferujące chłodny klimat) oraz C4 (preferujące klimat gorący) (TILMAN i współaut. 1997).

ZWIĄZKI POMIĘDZY BIORÓŻNORODNOŚCIĄ ROŚLIN I MIKROORGANIZMÓW GLEBOWYCH

Badania łączące różnorodność roślin z różnorodnością mikroorganizmów glebowych mogą być prowadzone w terenie w warunkach naturalnych, bądź też na polkach eksperymentalnych. W pierwszym przypadku trudną rzeczą jest oddzielenie wpływu różnorodności jednej grupy organizmów na drugą od innych czynników, w tym również abiotycznych, jak jakość siedliska. Można sobie wyobrazić, że wraz ze wzrostem żyzności gleby, rosnąć będzie różnorodność zarówno zespołów mikroorganizmów, jak również zbiorowisk roślin. Miary różnorodności obu grup organizmów mogą być ze sobą skorelowane nawet w sytuacji, kiedy nie ma między nimi bezpośredniej zależności, a wynikać to może z wpływu innych zmiennych, na przykład wspomnianej już abiotycznej charakterystyki siedliska (HOOPER i współaut. 2005). W układach eksperymentalnych (w laboratorium bądź na sztucznie stworzonych polkach) łatwiej kontrolować większość zmiennych, manipulując jedynie parametrem, którego wpływ badamy. Z drugiej strony, układy te są na ogół zbyt uproszczone i nie odzwierciedlają sytuacji w naturze. Zatem, proste eksperymenty powinny uzupełniać badania terenowe w celu jak najpełniejszego zobrazowania problemu różnorodności i relacji mikroorganizmy glebowe-rośliny.

Kolejna kwestia, zarówno „terenowa”, jak i „eksperymentalna” dotyczy związku różnorodności z funkcją ekosystemu, a konkretnie różnorodności gatunkowej roślin i ich produktywności. Wiadomo, że wraz ze wzrostem różnorodności gatunkowej zbiorowisk

roślinnych może rosnąć ich produktywność, a zatem zwiększa się biomasa roślin (TILMAN i współaut. 1997). W takich przypadkach trudno oddzielić wpływ różnorodności roślin od wpływu ich biomasy na mikroorganizmy glebowe (BROUGHTON i GROSS 2000, ZAK i współaut. 2003). Powiązanie różnorodności mikroorganizmów i roślin nie jest proste ze względu na odmienne skale, w których funkcjonują te dwa światy (CHABRERIE i współaut. 2003). Można sobie wyobrazić, że w sąsiedztwie jednej tylko rośliny istnieją skrajnie złożone zespoły mikroorganizmów. Otwarte zatem pozostaje pytanie, w jaki sposób pobierać próby gleby do analiz mikrobiologicznych, aby z jednej strony możliwe było uwzględnienie zmienności właściwości fizykochemicznych gleby i wynikających z niej właściwości mikrobiologicznych (STOYAN i współaut. 2000), a z drugiej powiązanie otrzymanych danych mikrobiologicznych z danymi dotyczącymi roślin.

Wiadomo, że rośliny i mikroorganizmy glebowe wpływają wzajemnie na siebie w sposób nie tylko bezpośredni, lecz również poprzez modyfikacje siedliska (głównie gleby), w którym żyją (EPELDE i współaut. 2010). Na interakcje roślin z mikroorganizmami składa się bogaty pakiet zarówno pozytywnych, jak i negatywnych procesów. Są to: rozkład złożonych związków do prostych, dostępnych dla roślin czy wzbogacanie gleby w azot przez mikroorganizmy, ale również jego utrata w procesie denitryfikacji; obustronna dostawa substancji odżywczych (w tym poprzez mikoryzy), ale również konku-

rencia o nutrieny; do tego dochodzi oddziaływanie mikroorganizmów chorobotwórczych i pasożytów na rośliny. Niemniej jednak korzyści z interakcji dla obu grup wydają się przeważać. Nie dziwi zatem fakt, że wyniki badań terenowych, na sztucznych poletkach lub w mezokosmosach wskazują na dodatnią korelację pomiędzy różnorodnością roślin i mikroorganizmów, żyjących w strefie przykorzeniowej roślin (ryzosferze) (KOWALCHUK i współaut. 2002), jak i w całej glebie, w różnych ekosystemach (STEPHAN i współaut. 2000, RODRÍGUEZ-LOINAZ i współaut. 2008). Występowanie korelacji lub jej brak zależy od tego, jaka grupa roślin została poddana badaniom. I tak RODRÍGUEZ-LOINAZ i współaut. (2008) stwierdzili dodatnią korelację pomiędzy różnorodnością mikroorganizmów i roślin dla paproci i roślin zielnych, oraz brak zależności dla pnączy, krzewów i drzew. Autorzy tłumaczą ten fakt sposobem poboru prób gleby – mikroorganizmy z górnej (15 cm) warstwy gleby znajdują się przede wszystkim w strefie oddziaływania korzeni roślin zielnych i paproci, a nie dużych roślin, takich jak drzewa.

Podziemna część rośliny wykorzystuje średnio około jednej trzeciej związków węgla produkowanych z dwutlenku węgla i wody w reakcji fotosyntezy. Z kolei, około jednej czwartej tego „podziemnego” węgla jest wydzielane do gleby w postaci różnorodnych substancji chemicznych, jak proste i złożone cukry, kwasy organiczne, tłuszcze, białka, w tym enzymy i hormony. Ilość wydzielanych substancji (ryzodepozytów) zależy w dużym stopniu od wieku rośliny, największa jest u szybko rosnących, młodych roślin, w najbardziej aktywnej części korzenia, pomiędzy wierzchołkiem a strefą włośnikową. Dokładne zmierzenie ilości i składu wydzielanych przez korzenie substancji organicznych jest utrudnione, gdyż ciężko odróżnić je od podobnych substancji wydzielanych przez mikroorganizmy lub bezpośrednio z glebowej materii organicznej. Jest to trudne także dlatego, że w różnych częściach korzenia wydzielane są różne związki. Można sobie wyobrazić, że wzrost różnorodności zbiorowisk roślin skutkuje większym zróżnicowaniem jakościowym produkowanych przez nie ściółki i wydzielin korzeniowych, zwiększając w sensie jakościowym zasoby niszy pokarmowych dostępnych dla mikroorganizmów glebowych. Ilość i jakość martwej materii organicznej dostarczanej przez rośliny do gleby, będącej substratem dla heterotroficznych mi-

kroorganizmów glebowych, oraz substancji wydzielanych przez korzenie roślin i stymulujących aktywność mikroorganizmów, zależy od różnorodności i składu zbiorowisk roślinnych, a z kolei dostępność substancji biogenych dla roślin jest wypadkową aktywności, różnorodności i struktury zespołów mikroorganizmów (RODRÍGUEZ-LOINAZ i współaut. 2008). Różnice w funkcjonowaniu zespołów mikroorganizmów, wpływające na dostępność biogenów dla roślin, mogą w znaczący sposób wpływać na poziom konkurencji między poszczególnymi gatunkami roślin (BONKOWSKI i ROY 2005).

Dodatnia zależność pomiędzy różnorodnością zespołów mikroorganizmów i roślin wynikać może również z faktu, że prawdopodobieństwo wystąpienia gatunku o szczególnie dużym wpływie na inne organizmy i procesy jest znacznie większe w bardziej różnorodnych zbiorowiskach organizmów. I tak na przykład STEPHAN i współaut. (2000) stwierdzili istotny wzrost różnorodności funkcjonalnej (zdolności do rozkładu substratów) heterotroficznych mikroorganizmów glebowych ze wzrostem różnorodności gatunkowej i funkcjonalnej roślin, jednak konieczyna biała (*Trifolium repens*), jako reprezentant roślin motylkowych, okazała się gatunkiem najsilniej oddziałującym na mikroorganizmy i uznana została za tzw. gatunek zwornikowy (tzn. wywierający wpływ nieproporcjonalnie duży w stosunku do swojej liczebności) w ekosystemach łąkowych.

Należy tu wspomnieć o siedliskach przekształconych w wyniku działalności człowieka, gdyż nie zawsze ta działalność jest równoznaczna z ograniczaniem bioróżnorodności. Do najbogatszych zbiorowisk roślinnych w naszym klimacie należą łąki (MYKLESTAD i SÆTERSDAL 2004), które jako zbiorowiska półnaturalne są utrzymywane przez człowieka. Okazuje się, że w tym przypadku koszenie czy umiarkowany wypas umożliwiają rozwój o wiele większej liczby gatunków niż ma to miejsce w przypadku terenów porzuconych bądź zaniedbywanych gospodarczo. Zmianom w różnorodności gatunkowej roślin towarzyszą zmiany w strukturze i funkcjonowaniu zespołów mikroorganizmów glebowych. Stwierdzono, że największa biomasa mikroorganizmów glebowych występowała w glebach łąk nieużytkowanych gospodarczo, jednakże ilość bakterii z rodzaju *Pseudomonas* była największa w glebach łąk użytkowanych, a najwięcej grzybów było w glebach łąk użytkowanych umiarkowanie (GRAYSTON i współaut. 2004).

RÓŻNORODNOŚĆ ZESPOŁÓW A FUNKCJONOWANIE EKOSYSTEMÓW

Powstaje pytanie, czy spadek bioróżnorodności mikroorganizmów glebowych lub roślin może mieć konsekwencje na poziomie całego ekosystemu. Mniejsza różnorodność taksonomiczna mikroorganizmów może oznaczać możliwość rozkładu mniejszej liczby substratów węglowych w glebie, a ponieważ rozkład wielu związków jest wielostopniowy, na niektórych etapach może następować efekt „wąskiego gardła”. Jednakże mikroorganizmy to wyjątkowo różnorodna grupa, więc te same związki mogą być rozkładane przez wiele różnych „gatunków” (istnieje tak zwana redundancja funkcjonalna). Dowodem na istnienie takiej redundancji mogą być dodatnie krzywoliniowe, asymptotyczne zależności pomiędzy różnorodnością gatunkową a funkcją ekosystemu. Powyżej pewnej liczby gatunków wzrost intensywności procesu w jednostce czasu w wyniku dodania nowego gatunku staje się coraz mniejszy i w końcu zaniedbywalny. Taka zależność dotycząca mikroorganizmów została stwierdzona przez BELLA i współaut. (2005), którzy manipulowali liczbą „gatunków” bakterii i mierzyli respirację przy różnych poziomach liczebności zespołu.

Jak już zostało wspomniane, najczęściej stosowaną miarą różnorodności gatunkowej jest liczba gatunków, jak również udział poszczególnych gatunków w zespole. Jednakże siła i kształt zależności pomiędzy różnorodnością gatunkową a funkcjonowaniem i właściwościami ekosystemu (na przykład produkcją, dekompozycją, stabilnością) może być różna dla różnych grup organizmów i procesów (właściwości) ekosystemu. Na przykład TILMAN i współaut. (1997) znaleźli dodatnią asymptotyczną zależność pomiędzy różnorodnością gatunkową i funkcjonalną zespołów roślinnych a ich produktywnością na poletkach eksperymentalnych. Z kolei, MC GRADY-STEED i współaut. (1997) stwierdzili, że ilość wydzielanego przez materię organiczną CO₂ wzrastała prostoliniowo, a utrata masy materii organicznej asymptotycznie ze wzrostem bogactwa gatunkowego mikroorganizmów. Podobnie, TROUMBIS i MEMPTAS (2000) wykazali, że w przypadku śródziemnomorskich zarośli krzewiastych (makia) istnieje dodatnia zależność między różnorodnością (liczbą gatunków) a biomasą roślin. Jednakże, inni autorzy uważają, że dla tych zbiorowisk jest to korelacja, która może występować jedynie przy niskiej biomasie

roślin, gdyż zarówno produktywność jak i różnorodność jest ograniczana przez te same czynniki środowiskowe (WARDLE 2001).

Pomimo wielu dowodów na dodatnią zależność pomiędzy różnorodnością a funkcjonowaniem ekosystemów, można wyobrazić sobie istnienie również innych zależności. Na przykład pola uprawne, charakteryzujące się skrajnie niską różnorodnością, mają jednocześnie wysoką produktywność podtrzymywaną sztucznie przez człowieka za pomocą pestycydów i nawozów sztucznych (GILLER i O'DONOVAN 2002). Może być to jeden z dowodów potwierdzających hipotezę, że zależność między różnorodnością gatunkową (roślin) a produktywnością przyjmuje kształt łuku, czyli składa się z dwóch faz – jest pozytywna, gdy poziom biomasy jest niski i negatywna, gdy poziom biomasy jest wysoki (MARRS 1993, GUO i BERRY 1998). Im większy jest zakres zmian warunków środowiskowych, tym kształt tej zależności jest wyraźniejszy (GOUGH i współaut. 1994). Czynnikiem, który decyduje o takim stanie rzeczy, jest przypuszczalnie konkurencja międzygatunkowa roślin o zasoby środowiskowe, szczególnie o azot (TILMAN 1982, ZAK i współaut. 1990, BONSER i READER 1995). Kształt tej zależności nawiązuje do zaproponowanej już w 1978 r. hipotezy średnich zaburzeń (CONNELL 1978), zakładającej, że najbardziej różnorodne pod względem gatunkowym będą umiarkowanie stabilne środowiska.

Podsumowując, stan naszej wiedzy na temat zależności pomiędzy bioróżnorodnością roślin i mikroorganizmów glebowych nie jest zadowalający. Ogromnym problemem w badaniach różnorodności jest złożoność sieci zależności oraz procesów ekosystemowych. Jedną z przyczyn tej złożoności jest fakt, że różnorodność organizmów determinowana jest przez szereg czynników w mikro- i makroskali, zarówno abiotycznych, jak i biotycznych. Często nie poddają się one kontroli, szczególnie w przypadku badań terenowych. Ponadto metody stosowane w ocenie różnorodności mikroorganizmów, zarówno fizjologiczne, jak i molekularne są dalekie od doskonałości, narażone na artefakty i umożliwiające wgląd jedynie w niewielką część skrajnie złożonych zespołów mikroorganizmów obecnych w glebie. Konieczne jest doskonalenie już istniejących metod, jak również projektowanie nowych. Dalsze intensywne badania interakcji roślin z mikro-

organizmami, na różnych poziomach organizacji – od osobnika, poprzez gatunki i populacje, aż po zbiorowiska i zespoły, być może umożliwią odpowiedź na wiele pytań, które zadają sobie ekolodzy, choć niewykluczone, że poznanie wszystkich tajemnic fascynujących światów mikroorganizmów i roślin nie będzie nigdy możliwe.

PODZIĘKOWANIA

Niniejszy artykuł powstał dzięki wsparciu finansowemu projektu „Roślinność gleb galmanowych i jej znaczenie dla zachowania różnorodności biotycznej i krajobrazowej terenów pogórniczych” (MF EOG PL0265; <http://info.botany.pl/metallflora/>).

IS THERE A LINK BETWEEN BIODIVERSITY OF PLANTS AND SOIL MICROORGANISMS?

Summary

“Biodiversity” became one of the most popular ecological terms all over the world and is defined as “the variability among living organisms from all sources including [...] terrestrial, marine and other aquatic ecosystems and the ecological complexes of which they are part: this includes diversity within species, between species and of ecosystems”. Despite popularity of the term “biodiversity” and potential importance of diversity for ecosystem functioning the state of our knowledge on biodiversity is far from being satisfactory due to complexity of biological interactions and methodological problems.

Soil microorganisms and plants are the most important contributors to the processes of matter turnover and energy flow, as plants are main producers of biomass and soil microorganisms are main decomposers of organic matter. Many authors noted

a positive relationship between diversity of plant and microbial communities in both rhizosphere and bulk soil in various ecosystem types. However, the relationship may depend on the plant group of concern i.e. herbaceous plants, ferns, trees etc. On the other hand, plants possessing specific traits such as nitrogen-fixing legumes may particularly support microbial performance. Because of both positive and negative strong interactions between microorganisms and plants and due to the fact that decrease in plant or microbial diversity may potentially lead to deterioration of crucial ecosystem functions, understanding and protection of biological diversity is of primary importance. Further research is needed to gain a profound insight into interactions between plant and soil microbial communities in both natural or semi-natural or anthropogenically transformed ecosystems.

LITERATURA

- AUSTRHEIM G., 2002. *Plant diversity patterns in semi-natural grasslands along an elevation gradient in southern Norway*. Plant Ecol. 161, 193–205.
- BADURA L., 2004. Czy znamy wszystkie uwarunkowania funkcji mikroorganizmów w ekosystemach łądowych? Kosmos 53, 373–379.
- BASTIAS B. A., ANDERSON I. C., XU Z., CAIRNEY J. W. G., 2007. *RNA- and DNA-based profiling of soil fungal communities in a native Australian eucalypt forest and adjacent Pinus elliotti plantation*. Soil Biol. Biochem. 39, 3108–3114.
- BELL T., NEWMAN J. A., SILVERMAN B. W., TURNER S. L., LILLEY A. K., 2005. *The contribution of species richness and composition to bacterial services*. Nature 436, 1157–1160.
- BENDING G. D., TURNER M. K., JONES J. E., 2002. *Interactions between crop residue and soil organic matter quality and the functional diversity of soil microbial communities*. Soil Biol. Biochem. 34, 1073–1082.
- BONKOWSKI M., ROY J., 2005. *Soil microbial diversity and soil functioning affect competition among grasses in experimental microcosms*. Oecologia 143, 232–240.
- BONSER S. P., READER R. J., 1995. *Plant competition and herbivory in relation to vegetation biomass*. Ecology 76, 2176–2183.
- BROUGHTON L. C., GROSS K. L., 2000. *Patterns of diversity in plant and soil microbial communities along a productivity gradient in a Michigan old fields*. Oecologia 125, 420–427.
- CHABRERIE O., LAVAL K., PUGET P., DESAIRE S., ALARD D., 2003. *Relationship between plant and soil microbial communities along a successional gradient in a chalk grassland in north-western France*. Appl. Soil Ecol. 24, 43–56.
- COHAN F. M., 2002. *What are bacterial species?* Ann. Rev. Mic. 56, 457–487.
- CONNELL J. H., 1978. *Diversity in tropical rainforests and coral reefs*. Science 199, 1302–1309.
- CURTIS T. P., SLOAN W. T., SCANNELL J. W., 2002. *From the Cover: Estimating prokaryotic diversity and its limits*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 99, 10494–10499.
- DAHLBERG A., 1997. *Population ecology of Suillus variegatus in old Swedish Scots pine forest*. Mycol. Res. 101, 47–54.
- DYKHUIZEN D. E., 1998. *Santa Rosalia revisited: Why are there so many species of bacteria?* Antonie van Leeuwenhoek 73, 25–33.
- EPELDE L., BECERRIL J. M., BARRUTIA O., GONZÁLEZ-OREJA J. A., GARBISU C. 2010. *Interactions between plant and rhizosphere microbial communities in a metalliferous soil*. Environ. Pollut. 158, 1576–1583.
- FINLAY R. D., 2005. *Mycorrhizal symbiosis: myths, misconceptions, new perspectives and future research priorities*. Mycologist 19, 90–96.
- GARLAND J. L., MILLS A. L., 1991. *Classification and characterization of heterotrophic microbial communities on the basis of patterns of community-level sole-carbon-source utilization*. Appl. Env. Mic. 57, 2351–2359.

- GEVERS D., COHAN F. M., LAWRENCE J. G., SPRATT B. G., COENYE T., FEIL E. J., STACKEBRANDT E., VAN DE PEER Y., VANDAMME P., THOMPSON F. L., SWINGS J., 2005. *Re-evaluating prokaryotic species*. Nature Rev. Mic. 3, 733-739.
- GILLER P. S., O'DONOVAN G., 2002. *Biodiversity and ecosystem function: do species matter?* Biol. Env. 102B, 129-139.
- GOUGH L., GRACE J. B., TAYLOR K. L., 1994. *The relationship between species richness and community biomass: the importance of environmental variables*. Oikos 70, 271-279.
- GRAYSTON S. J., CAMPBELL C. D., BARDGETT R. D., MAWDSLEY J. L., CLEGG S. D., RITZ K., GRIFFITHS B. S., RODWELL J. S., EDWARDS S. J., DAVIES W. J., ELSTON D. J., MILLARD P., 2004. *Assessing shifts in microbial community structure across a range of grasslands of differing management intensity using CLPP, PLFA and community DNA techniques*. Appl. Soil Ecol. 25, 63-84.
- GUO Q., BERRY W. L., 1998. *Species richness and biomass: dissection of the hump-shaped relationships*. Ecology 79, 2555-2559.
- HAWKSWORTH D. L., 1991. *The fungal dimension of biodiversity: magnitude, significance, and conservation*. Mycol. Res. 95, 641-655.
- HOOPER D. U., CHAPIN III F. S., EWEL J. J., HECTOR A., INCHAUSTI P., LAVOREL S., LAWTON J. H., LODGE D. M., LOREAU M., NAEEM S., SCHMID S., SETÄLÄ H., SYMSTAD A. J., VANDERMEER J., WARDLE D. A., 2005. *Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge*. Ecol. Monogr. 75, 3-35.
- HIGGINS S. I., RICHARSON D. M., 1996. *A review of models of alien plant spreading*. Ecol. Modell. 87, 249-265.
- JELINSKI D. E., 1997. *On genes and geography: a landscape perspective on genetic variation in natural plant population*. Lands. Urban Plann. 39, 11-23.
- JONES T. H., BRADFORD M. A., 2001. *Assessing the functional implications of soil biodiversity in ecosystems*. Ecol. Res. 16, 845-858.
- KAHINDI J. P., WOOMER P., GEORGE T., MOREIRA F. D., KARANJA N. K., GILLER K. E., 1997. *Agricultural intensification, soil biodiversity and ecosystem function in the tropics: The role of nitrogen-fixing bacteria*. Appl. Soil Ecol. 6, 55-76.
- KIRK J. L., LEE A. B., HART M., MOUTOGLIS P., KLIROMOS J. N., LEE H., TREVORS J. T., 2004. *Methods of studying soil microbial diversity*. J. Mic. Meth. 58, 169-188.
- KISIEL A., SKAPSKA A., MARKIEWICZ W. T., FIGLEROWICZ M., 2004. *Mikromacierze DNA*. Kosmos 53, 295-303.
- KLIMEK B., NIKLIŃSKA M., 2007. *Zinc and copper toxicity to soil bacteria and fungi from zinc polluted and unpolluted soils – a comparative study with different types of Biolog plates*. Bull. Env. Cont. Toxicol. 78, 102-107.
- KOWALCHUK G. A., DE SOUZA F. A., VAN VEEN J. A., 2002. *Community analysis of arbuscular mycorrhizal fungi associated with Ammophila arenaria in Dutch coastal sand dunes*. Mol. Ecol. 11, 571-581.
- KOZDRÓJ J., VAN ELSAS J. D., 2001. *Structural diversity of microorganisms in chemically perturbed soil assessed by molecular and cytochemical approach*. J. Mic. Meth. 43, 197-212.
- LEYVAL C., TURNAU K., HASELWANDTER K., 1997. *Effect of heavy metal pollution on mycorrhizal colonization and function: physiological, ecological and applied aspects*. Mycorrhiza 7, 139-153.
- LIN M., SMALLA K., HEUER H., VAN ELSAS J. D., 2000. *Effect of an Alcaligenes faecalis inoculant strain on bacterial communities in flooded soil microcosms planted with rice seedlings*. Appl. Soil Ecol. 15, 211-225.
- LOREAU M., HECTOR A., 2001. *Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments & Erratum*. Nature 412, 72-76; 413, 548.
- MAKI M., 2003. *Population genetics of threatened wild plants in Japan*. J. Plant Res. 116, 169-174.
- MARRS R. H., 1993. *Soil fertility and nature conservation in Europe: Theoretical considerations and practical management solutions*. Adv. Ecol. Res. 24, 241-300.
- MC GRADY-STEED J., HARRIS P. M., MORIN P. J., 1997. *Diversity regulates ecosystem predictability*. Nature 390, 162-165.
- MITCHELL R. J., HESTER A. J., CAMPBELL C. D., CHAPMAN S. J., CAMERON C. M., HEWISON R. L., POTTS J. M., 2010. *Is vegetation composition or soil chemistry the best predictor of the soil microbial community?* Plant Soil (DOI 10.1007/s11104-010-0357-7).
- MYKLESTAD Å., SÆTERSDAL M., 2004. *The importance of traditional meadow management techniques for conservation of vascular plant species richness in Norway*. Biol. Conserv. 118, 133-139.
- PRESTON-MAFHAM J., BODDY L., RANDERSON P. F., 2002. *Analysis of microbial community functional diversity using sole-carbon-source utilisation profiles – a critique*. FEMS Mic. Ecol. 42, 1-14.
- RICOTTA C., 2003. *Additive partition of parametric information and its associated β -diversity measure*. Acta Biotheor. 51, 91-100.
- RODRÍGUEZ-LOINAZ G., ONAINDIA M., AMEZAGA I., MIJANGOS I., GARBISU C., 2008. *Relationship between vegetation diversity and soil functional diversity in native mixed-oak forests*. Soil Biol. Biochem. 40, 49-60.
- RUIZ-SÁNCHEZ M., AROCA R., MUÑOZ Y., POLÓN R., RUIZ-LOZANO J. M., 2010. *The arbuscular mycorrhizal symbiosis enhances the photosynthetic efficiency and the antioxidative response of rice plants subjected to drought stress*. J. Plant Physiol. 167, 862-869.
- SAINT-ETIENNE L., PAUL S., IMBERT D., DULORMNE M., MULLER F., TORIBIO A., PLENCHETTE C., BÂ A. M., 2006. *Arbuscular mycorrhizal soil infectivity in a stand of the wetland tree Pterocarpus officinalis along a salinity gradient*. For. Ecol. Manag. 232, 86-89.
- SCHIPPER L. A., LEE W. G., 2004. *Microbial biomass, respiration and diversity in ultramafic soils of West Dome, New Zealand*. Plant Soil 262, 151-158.
- STEFANOWICZ A. M., NIKLIŃSKA M., LASKOWSKI R., 2008. *Metals affect soil bacterial and fungal functional diversity differently*. Env. Toxicol. Chem. 27, 591-598.
- STEPHAN A., MEYER A. H., SCHMIDE B., 2000. *Plant diversity affects culturable soil bacteria in experimental grassland communities*. J. Ecol. 88, 988-998.
- STOYAN H., DE-POLLI H., BÖHM S., ROBERTSON G. P., PAUL E. A., 2000. *Spatial heterogeneity of soil respiration and related properties at the plant scale*. Plant Soil 222, 203-214.
- SYLVIA D. M., 1999. *Mycorrhizal symbioses*. [W:] Principles and Applications of Soil Microbiology. SYLVIA D. M., FUHRMANN J. J., HARTEL P. G., ZUBERER D. A. (red.). Prentice Hall Inc., New York, 408-426.
- TILMAN D., 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- TILMAN D., KNOPS J., WEDLIN D., REICH P., RITCHIE M., SIEMAN E., 1997. *The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes*. Science 277, 1300-1302.

- TORSVIK V., GOKSOYR J., DAAE F. L., 1990. *High Diversity in DNA of Soil Bacteria*. Appl. Env. Mic. 56, 782-787.
- TROUMBIS A.Y., MEMPTAS D., 2000. *Observational evidence that diversity may increase productivity in Mediterranean shrublands*. Oecologia 125, 101-108.
- TURNAU K., JURKIEWICZ A., GRZYBOWSKA B., 2002. *Rola mikoryzy w bioremediacji terenów zanieczyszczonych*. Kosmos 51, 185-194.
- TURNER J. R. G., 2004. *Explaining the global biodiversity gradient: energy, area, history and natural selection*. Basic Appl. Ecol. 5, 435-448.
- WARDLE D. A., 2001. *No observational evidence for diversity enhancing productivity in Mediterranean shrublands*. Oecologia 129, 620-621.
- ZAK D. R., GROFFMAN P. M., CHRISTENSEN S., PREGITZER K. S., TIEDJE J. M., 1990. *The vernal dam: plant-microbe competition for nitrogen in northern hardwood forests*. Ecology 71, 651-656.
- ZAK D. R., HOLMES W. H., WHITE D. C., PEACOCK A. D., TILMAN D., 2003. *Plant diversity, soil microbial communities, and ecosystem function: are there any links?* Ecology 84, 2042-2050.
- ZAK J. C., WILLIG M. R., MOORHEAD D. L., WILDMAND H. G., 1994. *Functional diversity of microbial communities: a quantitative approach*. Soil Biol. Biochem. 26, 1101-1108.