

AGNIESZKA GALUS-BARCHAN, MARIA J. CHMIEL

Katedra Mikrobiologii
Uniwersytet Rolniczy w Krakowie
Al. Mickiewicza 24/28, 30-059 Kraków
E-mail: agnieszka.galus-barchan@urk.edu.pl

ROLA DROBNOUSTROJÓW W POZYSKIWANIU PRZEZ ROŚLINY SKŁADNIKÓW POKARMOWYCH

WSTĘP

Uzależnienie roślin od mikroorganizmów środowiska glebowego jest jednym z kluczowych elementów zrozumienia fenomenu ich przetrwania i rozwoju. Drobnoustroje, o których mowa, to grupy organizmów wchodzące w antagonistyczne i nieantagonistyczne oddziaływanie z roślinami, znajdujących się głównie w strefie okołokorzeniowej, zwanej ryzosferą. Pierwszy raz o tej strefie pisał Hiltner w 1904 r. w pracy pod tytułem: *On new experiences and problems in the field of soil bacteriology with special reference to green manure and fallow*. Według Hiltnera, bakterie obecne w ryzosferze umożliwiają przebieg procesów obiegu azotu oraz, po części, wpływają na dostępność składników odżywczych (HARTMANN i współaut. 2008).

RYZOSFERA

Na strukturę mikrobioty glebowej, poza właściwościami i sposobem wykorzystywania gleby czy wykonywanymi zabiegami agrotechnicznymi, kluczowy wpływ mają rośliny uprawiane na tym obszarze (SOSNOWSKI i współaut. 2012). Zespół korzystnie wpływających na rośliny mikroorganizmów zamieszkujących ryzosferę tworzą: bakterie Gram-ujemne, jak *Pseudomonas* sp. i *Achromobacter* sp., w mniejszej liczbie Gram-dodatnie: *Arthrobacter* sp. i *Bacillus* sp., oraz grzyby endomykoryzowe z gromady Glomeromycota i ektomykoryzowe z Ascomycota czy Zygomycota. Ogólna liczba bakterii i promieniowców przypadająca na 1 g s.m. gleby może sięgać do 10^7 (SOSNOWSKI i JAN-

KOWSKI 2013). Iloraz liczby mikroorganizmów znajdujących się w ryzosferze i ich liczby ze strefy pozakorzeniowej, zwany efektem ryzosfery, wskazuje nawet na 1000 razy większą liczebność mikroflory ryzosfery, w porównaniu z ich liczebnością poza jej granicami. Wykazano, iż korzenie roślin są zdolne do modyfikacji warunków siedliska na jakim się znajdują, a co za tym idzie, oddziałują na procesy mikrobiologiczne środowiska glebowego, w którym aktywność mikrobiologiczna jest jednym z najważniejszych czynników odpowiadającym za żyzność gleby (FRACZEK 2010).

Żyzny to taki, który daje obfite plon. Spotykamy się tutaj więc z określeniem gleby, która ze względu na swoje właściwości biologiczne i fizykochemiczne zapewnia roślinom optymalne warunki rozwoju, zaspokajając ich fizjologiczne potrzeby. Jednym z głównych czynników determinujących tę cechę gleby jest aktywność mikroorganizmów, bardzo intensywnie współpracujących z korzeniami roślin, m.in. zapewniając im dostęp do licznych składników pokarmowych. Bakterie takie jak *Arthrobacter* sp. biorą udział w transformacji związków organicznych i mineralnych, wzgogacając glebę w niezbędne substraty, ponadto mają pozytywny wpływ na wzrost roślin, a także na obfite występowanie innych mikroorganizmów (GŁĄŻEWSKA-MANIEWSKA i współaut. 2004). Natomiast korzenie roślin pobudzają aktywność mikrobiologiczną, zapewniając im związki rozpuszczalne w wodzie, w tym kwasy organiczne, cukry czy aminokwasy. Wynika z tego, że w żadnej innej części gleby praca drobnoustrojów nie będzie tak dynamiczna jak właśnie

Słowa kluczowe: mikroorganizmy glebowe, odżywianie roślin, ryzosfera, symbioza

w strefie przykorzeniowej. Wydajność biomasy drobnoustrojów glebowych wpływa na intensywność przemiany węgla pod warunkiem, że gleba nie była dodatkowo nawożona fosforem (SAGGAR i współaut. 2000).

Na stan fizjologiczny drobnoustrojów glebowych wpływa również wilgotność gleby, która determinuje stan osmotyczny komórek. Również płodozmian stosowany na polach uprawnych ma wpływ na fizjologiczną aktywność drobnoustrojów. Ostatecznym, nieocenionym elementem warunkującym liczebność i aktywność mikrobiota jest przyjęty sposób uprawy gleby. Stosowany system bezorkowy może zachować nawet do 30% mikroorganizmów, z których przeważającą liczbę stanowią grzyby saprofityczne. Orka przykrywa bakterie bezwzględnie tlenowe, a na niekorzystne warunki panujące w wierzchniej warstwie gleby wystawia bakterie beztlenowe (MARTYNIUK i współaut. 2007).

MINERALIZACJA I HUMIFIKACJA Z UDZIAŁEM MIKROORGANIZMÓW

Zachodzące w glebie interakcje między mikroorganizmami i roślinami wpływają na dystrybucję składników; tak jest chociażby z kluczowym dla wzrostu roślin fosforem unieruchomionym w biomase drobnoustrojów lub trudno dostępnymi glebowymi formach organicznych. W procesach, które warunkują dystrybucję składników pokarmowych, a także prowadzą do zmian substancji organicznej (tak jakościowych jak i ilościowych) wyodrębnia się dwa kierunki: mineralizację i humifikację. Pozyskanie nieorganicznych związków mineralnych, odpowiednich do przyswojenia przez rośliny jest możliwe w wyniku procesów rozkładu związków organicznych, wielu makro- i mikroelementów, do ich form przyswajalnych przez rośliny (NO_3^- , HPO_4^{2-} , Mg^{2+} , Ca^{2+} , K^+ , SO_4^{2-} , BO_3^{3-} itp.) (PIEKARCZYK 2013). Mineralizacja może zachodzić w warunkach tlenowych, jako wysoce efektywny proces egzotermiczny, dając w rezultacie produkty pełnego utlenienia, jak CO_2 , H_2O , jony PO_4^{3-} , NO_3^- , K^+ , SO_4^{2-} , Ca^{2+} , oraz w warunkach beztlenowych, dając między innymi H_2O , CO_2 , CH_4 , H_2S , skatol itp. Cały cykl składa się z trzech faz: hydrolizy i utleniania, mechanicznego rozdrobnienia oraz mikrobiologicznego rozkładu substancji organicznej. Faza ostatnia to rozkład enzymatyczny, kiedy to wydzielane zostają H_2O , CO_2 , NH_3 i P w postaci fosforanów, S - jako siarczany(IV) i siarczany(VI), a także Mg, Ca, K, i inne, które zostają resorbowane przez rośliny i po części używane do budowy organizmów. W przypadku mineralizacji fosforu organicznego wymagane są enzymy fosfatazy - pochodzenia roślinnego lub bakteryj-

nego, których dynamika działania zwiększa się wraz ze zwiększonym zapotrzebowaniem rośliny na pokarm, wynikającym z niedoboru fosforu. TARAFDAR i współaut. (2001) zauważają, że fosfatazy pochodzenia mikrobiologicznego uwalniają ortofosforan z glebowego fosforu organicznego skuteczniej niż fosfatazy roślinne. Badania nad aktywnością szczepów bakterii opisała także DURSKA (2010) dowodząc, że bakterie metylotroficzne mają zdolność mineralizowania fosforu organicznego. Największą jednak aktywność wykazały szczepy bakterii pobrane spoza strefy przykorzeniowej. Według PISARSKIEJ i PIETRA (2014), komórki korzeni roślinnych, wraz z pojawieniem się w przestrzeniach międzykomórkowych endofitów, mają zdolność do odsuwania się od siebie, a tym samym powiększenia powierzchni chłonnej korzenia. Również bakterie metylotroficzne (wykorzystujące związki jednowęglowe jak metan czy metanol) mają zdolność do mineralizacji organicznych związków siarki i fosforu i tym samym efektywniejszego ich uwalniania oraz przyswajania przez korzenie roślin. SAPEK (2010) zauważa jednak, że zarówno fosfor, jak i azot są uwalniane w procesie mineralizacji w porównywalnych ilościach zarówno w warunkach nawożenia, jak i w warunkach naturalnych, i nie zmienia to ich przyswajalności dla roślin. Także w warunkach naturalnych badana przez nich gleba była bardziej zasobna w fosfor i azot, szczególnie ten pozyskiwany podczas mineralizacji. SAGGAR i współaut. (2000) również podkreślają, że proces mineralizacji związków organicznych w glebach zasobnych w materię organiczną, determinuje dostępność w glebie fosforu i azotu. Okazuje się, że po zaprzestaniu nawożenia osłabiona aktywność biologiczna drobnoustrojów glebowych obniża efektywność mineralizacji fosforu. Zasobność gleby w fosfor nieorganiczny, który teoretycznie jest dostępny dla korzeni roślin, uwarunkowana jest przeprowadzeniem mineralizacji organicznej frakcji tego składnika pokarmowego, czego dowodzą OEHL i współaut. (2001) w badaniach metodą rozcieńczeń izotopowych. Przyjmuje się, że aż 80% świeżej substancji organicznej podlega mineralizacji, a 20% podlega procesowi humifikacji, czyli rozkładowi pierwotnych związków organicznych i resyntezie kwasów fulwowych, humusowych oraz huminów i ulminów. Humifikacja łączy się nieodzownie ze skomplikowanymi przemianami fizykochemicznymi, a towarzyszą jej procesy polimeryzacji i kondensacji otrzymanych produktów. Również w humifikacji kluczową rolę odgrywają mikroorganizmy glebowe; to w skutek ich metabolizmu jest rozkładana duża część związków organicznych.

Drobnoustroje biorą udział w syntezie polifenoli, rozkładając celulozę, a także cukry proste i białka. Mikroorganizmami celulozowymi są grzyby z rodzajów *Trichoderma*, *Fusarium* czy *Mycogone*, jak również bakterie właściwe: *Cellvibrio* sp. czy *Cellulomonas* sp. oraz bakterie śluzowe *Cytophaga* sp. W warunkach beztlenowych za rozkład celulozy odpowiedzialne są bakterie z rodzajów *Clostridium*, *Acetovibrio* i *Bacteroides*, jednak lignina należy do grupy związków najtrudniej podlegających procesowi rozkładu, więc to właśnie ona jest uważana za podstawowe podłoże, z którego na drodze mikrobiologicznej wytwarzane są substancje próchnicze (teoria polifenoli). W przypadku ligniny najbardziej wydajne okazują się grzyby z klasy podstawczaków, jak wrośniak różnobarwny (*Trametes versicolor*) czy korownica (*Phanerochaete chrysosporium*), i workowców: *Xylaria* sp., *Hypoxylon* sp. i *Libertella* sp. Lignina jest także jednym z substratów wyjściowych do tworzenia próchnicy, czyli złożonego zespołu amorficznych, organicznych substancji koloidalnych. Powstanie próchnicy nieodzwrotnie łączy się z licznymi reakcjami biochemicznymi, w których bierze udział duża grupa znanych drobnoustrojów. Skutkiem tych procesów jest często powstanie kompleksów próchniczno-mineralnych, ponieważ w czasie metabolizmu mikroorganizmów glebowych z próchnicą wymieszane zostają także materiały ilaste, a kompleksy te odgrywają znaczącą rolę w pobieraniu substancji odżywczych u roślin wyższych. Zapewniają m.in. fosfor i azot, pochodzące z kwasów huminowych, które stabilizują zasobność tych pierwiastków w glebie, tym samym stanowiąc źródło pokarmu wykorzystywanego przez rośliny. Za degradację próchnicy odpowiedzialne są bakterie: *Corynebacterium* sp. i *Micrococcus* sp., grzyby z rodzaju *Polysticus* sp. oraz niektóre promieniowce. Jak twierdzi WEBER (2010), związki próchnicze bogate są w witaminy, auksyny i liczne kwasy organiczne, czyli tzw. substancje wzrostowe, które pobudzają rozwój i wzrost roślin oraz dynamizują oddychanie czy proces fotosyntezy, jednak tylko wtedy, kiedy pobierane są w małych ilościach.

SYMBIOZA

Interakcja między dwoma organizmami nazywana symbiozą, utożsamiana jest często z obligatoryjną relacją partnerską opartą na obustronnych korzyściach. W środowisku glebowym jest to możliwe na skutek użytkowania wzajemnych, nadmiernie wytwarzanych produktów metabolizmu (KOŁWZAN i współaut. 2005).

Interakcje symbiotyczne zaliczane są do grupy oddziaływań nieantagonistycznych, w których żadna ze stron nie ponosi szkody, co więcej, przynajmniej jeden osobnik czerpie z takiego związku korzyści. Przykładem takiego oddziaływania jest symbioza mutualistyczna, obligatoryjna dla obu gatunków do takiego stopnia, że nie mogą funkcjonować osobno, razem natomiast przynoszą sobie liczne korzyści. Należy tutaj przytoczyć wspomniane wcześniej porosty, zwane grzybami lichenizowanymi. Tworzą one swoistą zależność pomiędzy samożywnymi, zdolnymi do fotosyntezy glonami, fotobiontami (cyjanobakteriami lub zielenicami) a cudzożywymi grzybami, mikrobiontami (podstawczakami lub workowcami). Jest ona zwana niekiedy kontrolowanym pasożytnictwem, helotyzmem (OLEKSA 2014).

Istnieje również zależność mutualistyczna pomiędzy roślinami bobowatymi i bakteriami brodawkowymi (rizobia), zwana bakterioryzą, mająca duże znaczenie szczególnie w agrosystemach. Jak dotąd znanych jest ponad 100 gatunków bakterii o zdolnościach wiązania wolnego azotu w symbiozie z roślinami; należy podkreślić, że azot wiązany jest tylko w tkankach roślin. Bakterie te w głównej mierze pozyskują substraty organiczne (cukry) utleniane w celu pozyskiwania energii do procesu redukcji azotu, a roślina pobiera głównie formy zredukowane i aminokwasy (MARTYNIUK 2012, VELAZQUEZ i współaut. 2017).

MYKORYZA

Pomiędzy korzeniami roślin a grzybami występuje związek przynoszący szerokie korzyści nie tylko pokarmowe, ale również ochronne i wspomagające ogólną kondycję rośliny. Zależność ta zwana jest mykoryzą i zachodzić może na dwa sposoby: wewnątrz komórek korzeni roślin (endomykoryza) lub wokół nich (ektomykoryza).

Mykoryza jest symbiozą korzeni roślin wyższych z grzybnią niepatogenicznych grzybów glebowych, zachodzącą w sprzyjających warunkach środowiska, takich jak optymalna wilgotność gleby (10-15%) czy kwaśny odczyn podłoża (pH 4 do pH 7) (KOŁWZAN i współaut. 2005). Szacuje się, że istnieje około 6 tys. gatunków grzybów i ok. 90% roślin tworzących związki mykoryzowe (KRUPA 2010). Oddziaływanie to nie powoduje żadnych strat dla uczestniczących w nim stron, a co więcej, partnerzy otrzymują niezbędne do życia źródła pokarmu. W wyniku mykoryzy grzyb pobiera węglowodany, które produkuje nadziemna część rośliny, w zamian zaś partner roślinny ma ułatwiony dostęp do kluczowych biogenów glebowych: azotu,

fosforu, potasu, sodu czy magnezu, a także wody. Struktura gatunkowa grzybów w ryzosferze również ulega poprawie, a roślina jest zaopatrzona w główne składniki warunkujące jej prawidłową kondycję i wzrost, a także ochronę przed stresorami środowiskowymi (KRUPA 1999). I tak np. grzyby mykoryzowe w symbiozie z trzciną pospolitą pomagają zachować równowagę składników odżywczych (JANKOWSKA i SWĘDRZYŃSKA 2016).

Dominującym rodzajem mykoryzy jest mykoryza arbuskularna – endomykoryza. To najprawdopodobniej z niej od czasu ordowiku i pierwszych kolonizacji roślin lądowych ewoluowały inne typy mykoryzy (WANG i QIU 2006). W mykoryzie wewnętrznej, arbuskularnej (AM), zwanej także pęcherzykowo-arbuskularną, grzyby wnikają do ścian komórkowych miększu kory pierwotnej korzenia, tworząc grzybnie w kształcie pęcherzyków, nazywanych arbuskulami lub wesikulami, są to strzępki akumulujące lipidy. Jednak bez udziału gospodarza grzyby nie są w stanie przeprowadzić do końca cyklu życiowego. Sam wzrost strzępek jest pobudzany przez fitohormony i strigolaktyny wydzielane przez korzenie roślin (HABTE 2000, AKIYAMA i współaut. 2005). W częstości występowania tego zjawiska, na drugim miejscu plasuje się mykoryza storczykowa, która jest niezwykle ważna, ponieważ dostarcza komórkom roślinnym węgiel z organizmu grzyba. Ze storczykami w symbiozie żyją grzyby z gromady Basidiomycota i rzadziej Ascomycota (CAMERON i współaut. 2006). Na drodze ewolucji równoległej z biegiem czasu powstała mykoryza zewnętrzna – ektomykoryza. W tym rodzaju symbiozy strzępki grzybni zasiedlają korzenie rośliny (tworząc mułkę zwaną opilnią) nie penetrując komórek kory pierwotnej (HABTE 2000). Wokół komórek korowych strzępki wypełniają przestrzenie międzykomórkowe, w skutek czego powstaje system połączeń międzykomórkowych, tzw. sieć Hartiga. Do grupy tej należą grzyby z gromady: Homobasidiomycetes, Ascomycota oraz najrzadziej Zygomycota (STARCK 2008). Istnieją gatunki, które są uzależnione od tego typu mykoryzy, a w jej braku ich rozwój jest wyraźnie osłabiony. Do gatunków obligatoryjnych należą m. in. świerk czy dąb. Związek fakultatywny tworzą natomiast wierzba i brzoza, gdzie powstanie mykoryzy zależy od warunków glebowych (KRUPA 2010). Istnieją gatunki roślin uzależnione tylko w pewnym stopniu od związku z grzybami mykoryzowymi. Głównie dzieje się tak, ponieważ w symbiozie mykoryzowej wytwarzane są składniki niezbędne do wzrostu i rozwoju roślin. Kluczowym czynnikiem wpływającym na mykoryzę okazują się warunki klimatyczne i glebowe, jak również morfo-

logia samego korzenia, dlatego to gatunek rośliny osadzony w konkretnych warunkach będzie określać ową zależność. Przykładowo, rośliny charakteryzujące się słabo rozwiniętym systemem korzeniowym o korzeniach grubych, jak winogrona czy tropikalne rośliny strączkowe, będą potrzebować mykoryzy w wyższym stopniu niż te o systemie rozgałęzionym i bardzo licznych włoskach korzeniowych (MUCHOVEJ 2001).

Niewątpliwie główną rolą grzybów mykoryzowych jest powiększenie powierzchni chłonnej korzeni, a skutkiem tego, lepszy pobór i transport wody i składników pokarmowych do rośliny. Okazuje się, że w porównaniu do korzeni roślin niemykoryzowych, powierzchnia chłonna korzeni roślin, które tworzą mykoryzę zewnętrzną, jest nawet 1000 razy większa (KRUPA 2010). Dzięki temu penetracja korzenia zachodzi efektywniej i korzenie rośliny dużo szybciej i wydajniej pobierają wodę, a wraz z nią dostępne mikroelementy. ORŁOWSKA i współaut. (2011) odnotowują nawet 20-krotną akumulację niklu przez *Berkheya coddi*, w porównaniu do niemykoryzowanej odmiany tej rośliny. HILSZCZAŃSKA (1997) podaje, że mykoryzy u grabu stanowią nawet do 43% powierzchni korzeni, co usprawnia pobieranie biogenów z podłoża. W konsekwencji stymulacja przyrostu zielonej części rośliny powoduje spadek kosztów energetycznych rośliny (KUBIAK 2007). Funkcja ta pozwala na lepsze wykorzystanie dostępnego w glebie azotu, ponieważ spotęgowane zostaje pobieranie mikroelementów. Najlepszą korzyść uzyskują grzyby mykoryzy arbuskularnej w wyniku absorpcji unieruchomionych składników pokarmowych (MANJUNATH i HABTE 1988). Szczególnie w glebie ubogiej w składniki pokarmowe nieoceniona jest rola grzybów symbiozy mykoryzowej wewnętrznej, które, dzięki rozrastającym się strzępkom zewnętrznym, pokrywają szersze objętości gleby poza strefą wyczerpania substancji, dostarczając nowe zasoby pokarmowe (HABTE 2000). Związki mykoryzowe ułatwiają więc absorpcję N, P, K, a ponadto umożliwiają roślinom wykorzystywanie tych składników i ich nieorganicznych i organicznych związków do prawidłowego funkcjonowania i wzrostu. Istotnym jest nie tylko fakt absorpcji amonowego, azotanowego czy organicznego azotu, ale przede wszystkim fosforu, którego nierozpuszczona forma w glebie byłaby całkowicie niedostępna dla roślin (KUBIAK 2007).

Związki mykoryzowe sprawiają, że rośliny stają się także bardziej odporne na obecność metali ciężkich w glebie. Liczne gatunki grzybów mykoryzowych uniemożliwiają transport metali ciężkich do rośliny (KUBIAK 2007). Grzyby arbuskularnie mykoryzowe

wiążą metale przez glomalinę w glebie (CORNEJO i współaut. 2008), bądź przez metalotioneiny lub fitochelatyny w grzybni (BOTHE i współaut. 2010). Ponadto przenoszą metale ciężkie na powierzchnię strzępek korzeniowych (GAUR i ADHOLEYA 2004) oraz powodują rozcieńczenie zawartości metali ciężkich (LIU i współaut. 2005). Grzyby mykoryzowe, jak swoistego rodzaju filtr ochronny, unieszkodliwiają metale ciężkie kumulując ich jony i zapobiegając ich transportowi pomiędzy glebą a rośliną.

Mykoryza arbuskularna okazuje się więc niezmiernie korzystna w fitostabilizacji i fitoekstrakcji, czyli metodach fitoremediacji gleb zanieczyszczonych metalami ciężkimi. Zawartość metali ciężkich w glebie jest sprzężona z funkcjonowaniem mykoryzy, a rośliny mykoryzowe są w stanie akumulować nawet do 200% więcej metali ciężkich niż rośliny tego samego gatunku niepoddane inokulacji. W efektywnej fitoekstrakcji pobieranie metali ciężkich z gleby oraz przyrost biomasy nadziemnej to efekty kolonizacji mykoryzowej. Rośliny takie uprawia się aż do otrzymania jak najobfitszej biomasy nadziemnej, aby jej całość później usunąć wraz z zakumulowanymi zanieczyszczeniami (GUCWA-PRZEPIÓRA 2012).

Do podstawowych funkcji ekologicznych grzybów mykoryzowych należy zaliczyć ochronę przed patogenami. Przede wszystkim grzyb mykoryzowy konkuruje z patogenem o składniki pokarmowe. Występując w związkach mykoryzowych działają one jako bioprotektor głównie przeciwko *Fusarium* sp., *Phytophthora* sp., *Pythium* sp. czy *Rhizoctonia* sp., powodującym zgniliznę korzeniową czy zgorzel (RUDAWSKA 2000). Dzieje się tak, ponieważ ektomykoryzowa mufka działa jak mechaniczna blokada pomiędzy korzeniem a atakującą go infekcją, pobudzając mechanizmy obronne całego systemu korzeniowego, które limitują aktywność chorobotwórczych patogenów w ryzosferze (CARON 1989).

Wielu autorów podaje, że ochrona przed grzybami pasożytniczymi i nicieniami, a także hamowanie infekcji możliwe jest w wyniku szczepienia korzeni szczepionkami mykoryzowymi (PERRIN 1990, ORLIKOWSKI i współaut. 2004). Pozwalają one dodatkowo ograniczyć lub nawet całkowicie wyeliminować odkażanie chemiczne podłoża wzrostowych. Na zatrzymywanie wzrostu patogenów działają takie substancje jak kwas szczawiooctowy i fenole, do których produkcji i wydzielania rośliny-gospodarze są pobudzane przez ich grzyby mykoryzowe (KRUPA 1999). MILLER i JASTROW (1992) podają także, że na rozwój agregatów gleby, a więc także na ochronę gleby, ma wpływ sieć strzępek grzybów arbuskularnych.

Istnieją również grzyby inicjujące produkcję hormonów roślinnych, głównie z grupy auksyn, które intensyfikują wzrost roślin. Procesy mają miejsce w grzybni, skąd substancje transportowane są do korzeni rośliny (KRUPA 2010). Auksyna IAA, jako regulator wzrostu, wpływa na morfologię korzeni, stymulując przyrost korzeni bocznych oraz na efektywniejsze wnikanie strzępek grzyba do korzeni gospodarza (HILSZCZAŃSKA 1997).

Okazuje się również, że grzyby mykoryzy arbuskularnej ułatwiają przyrost i rozwój roślin nawet wówczas, kiedy poziom fosforu w roztworze glebowym jest bardzo niski i osiąga wartość krytyczną ok. 0,002 mg·dm⁻³, w takich warunkach mykoryzowe kolonizacje znacząco rosną. Ze względu na powszechne występowanie grzybów grzyby mykoryzy arbuskularnej, zaszczepienia nie są konieczne na glebach od umiarkowanych po tropikalne. Jednak w sytuacjach rozległych aplikacji substancji biologicznie czynnych (fungicydy, pestycydy, insektycydy), mechanicznej degradacji oraz erozji gleby, gdzie populacje tych grzybów zostały zredukowane bądź wyeliminowane zaszczepienia stają się obligatoryjne (HABTE 2000).

BAKTERIORYZA

Bakterioryza to układ symbiotyczny wytwarzany przez odpowiedni gatunek wiążących wolny azot bakterii brodawkowych należących do klasy alfaproteobacteria (*Alloerhizobium*, *Azorhizobium*, *Mezorhizobium*, *Bradyrhizobium* i *Ensifer* – dawniej *Sinorhizobium*) lub z klasy betaproteobacteria (*Burkholderia*, *Cupriavidus*) z właściwym gatunkiem roślin bobowatych (*Fabaceae* Lindl.) (VELAZQUEZ i współaut. 2017).

Bakterie te jednak są w stanie funkcjonować bez kooperacji z rośliną. Ze środowiska glebowego pozyskują proste węglowodany bez wiązania azotu, który pobierają z podłoża w postaci azotu amonowego. Do symbiozy dochodzi wtedy, kiedy drobnoustroje zwabione flawonoidami (indykatory ekspresji genów nadzorujące proces brodawkowania), zasiedlają systemy korzeniowe rośliny gospodarza, tworząc brodawki, które uczestniczą w wiązaniu azotu atmosferycznego. W taki sposób bakterie zdolne są do dostarczania roślinie asymilowanego z powietrza azotu cząsteczkowego zredukowanego do jonów amonowych, natomiast korzenie roślin, poprzez wydzielanie różnorodnych związków (aminokwasów, białek, kwasów organicznych, cukrów, witamin, związków aromatycznych), mają duży wpływ na rozwój i funkcjonowanie mikroorganizmów glebowych (STASIAK i współaut. 2016).

Redukcja azotu atmosferycznego możliwa jest przy udziale skomplikowanego układu enzymatycznego, którego kluczowym składnikiem jest nitrogenaza, czyli enzym katalizujący redukcję cząsteczki azotu. Warto wspomnieć, iż dzięki kilku kilogramom produkowanej przez bakterie symbiotyczne nitrogenazy, rośliny bobowate są w stanie wiązać w przybliżeniu ok. 90 mln ton N_2 rocznie (GRAHAM i VANCE 2003). Przykładami mogą być *Rhizobium leguminosarum* biovar *viciae* żyjące w symbiozie z grochem (*Pisum*) i wyką (*Viciae*) oraz *Bradyrhizobium japonicum*, *Sinorhizobium fredii* współdziałające z soją (*Glycine*) (MARTYNIUK 2012).

Wiązanie azotu, które nie jest możliwe samodzielnie (jak dzieje się to wśród wolnożyjących asymilatorów azotu np. bakterii z rodzaju *Azotobacter*), w tym przypadku zachodzi obligatoryjnie przy udziale odpowiednich gatunków bakterii symbiotycznych i odpowiadającym im rodzajom roślin. Okazuje się, że symbioza funkcjonuje najlepiej, gdy poziom związków azotowych w glebie jest zbalansowany. Natomiast aktywność nitrogenazy oraz produkcja brodawek zostaje zahamowana, a zdolności kompetencyjne osłabione przy wysokim poziomie tych związków (LOPEZ-GARCIA i współaut. 2001). Dlatego też rekomendowane jest stosowanie nawozów azotowych tylko we wczesnym etapie wzrostu roślin, gdyż wpływa ono negatywnie na liczebność populacji wielu gatunków bakterii z rodzaju *Rhizobium* (MARTYNIUK i współaut. 1999).

Znajomość zasad i ograniczeń zabiegów inokulacji zwiększa możliwość wydajnej produkcji rolniczej, która uzależniona jest od zawartości najważniejszego pierwiastka plonotwórczego jakim niewątpliwie jest azot. Liczne badania potwierdzają skuteczne działanie inokulacji szczepionkami z bakteriami endofitycznymi na wzrost zawartości tego pierwiastka w roślinach uprawnych, co pomaga w wyborze i racjonalnym stosowaniu zapraw nasiennych. Stosuje się je na glebach uprawnych, które odznaczają się brakiem lub niską liczebnością bakterii brodawkowych. Składają się one z dwóch czynników: chemicznej zaprawy nasiennej i zawiesiny szczepionek mających w swoim składzie szczególne dla danej rośliny bakterie symbiotyczne.

PODSUMOWANIE

Bogaty i złożony rezerwuar mikroflory glebowej oraz interakcje zachodzące pomiędzy nimi stanowią podstawę dla stabilności funkcjonowania ekosystemów. W pracy przedstawione zostały czynniki warunkujące reakcje pomiędzy drobnoustrojami a

roślinami oraz korzyści z nich wynikające, z podkreśleniem oddziaływań stymulujących pobieranie składników odżywczych przez rośliny. Wiele z wymienionych reakcji nie mogłoby zostać przeprowadzonych tak dynamicznie i wydajnie, gdyby nie odpowiednie właściwości gleby. Okazuje się, że reakcje zachodzące pomiędzy roślinami i bakteriami zależą przede wszystkim od gatunków jakie wchodzi w te interakcje, a parametry gleby w większości przypadków przypisane są konkretnym oddziaływaniom roślina-rizobia. Również liczebność i aktywność drobnoustrojów nie zawsze uzależniona jest od zasobności gleby w azot czy węgiel. Najważniejszymi mikroorganizmami okazują się bakterie symbiotyczne, które łączą się z roślinami bobowatymi. Roślina otrzymuje zredukowane formy azotu i aminokwasy dzięki utlenianiu przez bakterie związków organicznych, które są źródłem do produkcji azotu; wówczas masa roślin wzrasta wprost proporcjonalnie do wzrostu liczby brodawek korzeniowych. Ważną grupą są także endofityczne bakterie promujące wzrost roślin (z rodzaju *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Enterobacter*, *Rhodococcus*), poprzez zdolność do wytwarzania hormonów wzrostu (auksyny) czy hormonów stymulujących kwitnienie (gibereliny), poprzez przyswajalności fosforu oraz wydzielanie enzymów proteolitycznych i substancji hamujących działalność patogenów, a także redukcję hormonu stresu roślin w zamian za produkcję amoniaku. To właśnie tym interakcjom powinno się poświęcić w przyszłości więcej uwagi, tak w kwestii promocji wzrostu roślin, jak i w produkcji nawozów biologicznych. Niezbędnymi dla wzrostu roślin są także bakterie nitryfikacyjne utleniające amoniak do form azotu przyswajalnych przez rośliny oraz bakterie wolnożyjące wiążące azot, np. rodzaj *Azotobacter*. Grzyby mykoryzowe, szczególnie endomykoryzowe z gromady Glomeromycota, modyfikują system korzeniowy rośliny, inicjują produkcję hormonów roślinnych i dynamizują pobieranie składników odżywczych, szczególnie trudno dostępnego przyswajalnego fosforu i wody z gleby, a także zapewniają ochronę przed stresorami środowiska. Wielką rolę w rozkładzie związków organicznych odgrywają organizmy przeprowadzające procesy mineralizacji i humifikacji, jak bakterie rozkładające celulozę w warunkach beztlenowych czy grzyby mykoryzowe rozkładające celulozę w warunkach tlenowych, bilansując tym samym zasobność najważniejszych biogenów, jakimi są azot i fosfor, auksyny czy witaminy i decydują o ich przyswajalności dla roślin.

Streszczenie

Drobnoustroje odgrywają ważną rolę w procesie pozyskiwania składników odżywczych przez rośliny. Większość interakcji pomiędzy mikroorganizmami a roślinami zachodzi w ryzosferze, żyznej strefie aktywnej mikroflory glebowej. Prawidłowe funkcjonowanie tych procesów zależy od występującej w glebie puli drobnoustrojów jak i od właściwości gleby. Najważniejszymi organizmami glebowymi promującymi wzrost i rozwój roślin są Gram-ujemne bakterie brodawkowe asymilujące azot atmosferyczny oraz bakterie nityfikacyjne utleniające amoniak do przyswajalnych przez rośliny form azotu. Endofityczne bakterie promujące wzrost roślin odpowiadają za wytwarzanie substancji hormonalnych stymulujących rozwój roślin i redukujących stres środowiskowy. W ryzosferze występują także grzyby mykoryzowe powiększające powierzchnię chłonną korzeni i ułatwiające dostęp najważniejszych przyswajalnych biogenów, dodatkowo chroniąc roślinę przed patogenami. Ponadto mikroorganizmy glebowe odpowiedzialne są za procesy rozkładu, bilansując zasobność gleby w składniki odżywcze, hormony czy witaminy.

LITERATURA

- AKIYAMA K., MATSUZAKI K. I., HAYASHI H., 2005. *Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi*. *Nature* 435, 824-827
- BOTHE H., REGVAR M., TURNAU K., 2010. *Arbuscular mycorrhiza, heavy metal, and salt tolerance*. [W:] *Soil heavy metals*. SHERAMETI I., VARMA A. (red.). Springer Berlin Heidelberg, 87-111.
- CAMERON D. D., LEAKE J. R., READ D. J., 2006. *Mutualistic mycorrhiza in orchids: evidence from plant-fungus carbon and nitrogen transfers in the green-leaved terrestrial orchid *Goodyera repens**. *New Phytol.* 171, 405-416.
- CARON M., 1989. *Potential use of mycorrhizae in control of soil-borne diseases*. *Canad. J. Plant Pathol.* 11, 177-179.
- CORNEJO P., MEIER S., BORIE G., RILLIG M. C., BORIE F., 2008. *Glomalin-related soil protein in a Mediterranean ecosystem affected by a copper smelter and its contribution to Cu and Zn sequestration*. *Sci. Total Environ.* 406, 154-160.
- DURSKA G., 2010. *Udział metylotrofów wyizolowanych z gleby ryzosferowej i pozaryzosferowej spod uprawy jęczmienia w przemianach związków fosforu i siarki*. *Woda-Środowisko-Obszary Wiejskie* 10, 39-48.
- FRACZEK K., 2010. *Skład mikrobiocenotyczny drobnoustrojów biorących udział w procesach przemian azotu w glebie w otoczeniu składowiska odpadów komunalnych*. *Woda-Środowisko-Obszary Wiejskie* 10, 61-71.
- GAUR A., ADHOLEYA A., 2004. *Prospects of arbuscular mycorrhizal fungi in phytoremediation of heavy metal contaminated soils*. *Curr. Sci.* 86, 528-534.
- GLĄŻEWSKA-MANIEWSKA R., MACIEJEWSKA A., MELECH A., 2004. *Występowanie bakterii glebowych z rodzaju *Arthrobacter* ssp. w uprawie żyta ozimego oraz ich enzymatyczne i antagonistyczne właściwości*. *Acta Scient. Pol. Agricult.* 3, 129-137.
- GRAHAM P. H., VANCE C. P., 2003. *Legumes: importance and constraints to greater use*. *Plant Physiol.* 131, 872-877.
- GUCWA-PRZEPIÓRA E., 2012. *Udział mykoryzy arbuskularnej w procesach fitoremediacji-mykoryzoremediacji*. *Wiad. Botan.* 56, 5-19.
- HABTE M., 2000. *Mycorrhizal fungi and plant nutrition*. [W:] *Plant nutrient management in Hawaii's soils, approaches for tropical and subtropical agriculture*. SILVA. J. A., R. UCHIDA (red.). College of Tropical Agriculture and Human Resources, University of Hawaii at Manoa, Manoa, Hawaii, 127-131.
- HARTMANN A., ROTHBALLER M., SCHMID M., 2008. *Lorenz Hiltner, a pioneer in rhizosphere microbial ecology and soil bacteriology research*. *Plant Soil* 312, 7-14.
- HILSZCZAŃSKA D., 1997. *Mykoryzy i ich rola w środowisku*. *Sylwan* 2, 59-64.
- JANKOWSKA M., SWĘDRZYŃSKA D., 2016. *Analiza oddziaływań wybranych drobnoustrojów w środowisku glebowym*. *Kosmos* 65, 49-55.
- KOLZAN B., ADAMIAK W., GRABAS K., PAWEŁCZYK A., 2005. *Postawy mikrobiologii w ochronie środowiska*. Oficyna Wydawnicza Politechniki Wrocławskiej, Wrocław.
- KRUPA A., 2010. *Mykoryzy i ich wielofunkcyjna rola w środowisku*. *Chem. Environ. Biotechnol.* 14, 175-182.
- KRUPA P., 1999. *Znaczenie ektomykoryzy w ochronie roślin przed skażeniem metalami ciężkimi*. *Chemia Inżynieria Ekol.* 6, 607-613.
- KUBIAK J., 2007. *Wpływ różnych szczepionek mykoryzowych na wzrost sosny i liczbę pączków*. *Inżynieria Rolnicza* 11, 123-128.
- LIU W. H., ZHAO J. Z., OUYANG Z. Y., SÖDERLUND L., LIU G. H., 2005. *Impacts of sewage irrigation on heavy metal distribution and contamination in Beijing, China*. *Environ. Internat.* 31, 805-812.
- LOPEZ-GARCIA S. L., VAZQUEZ T. E. E., FAVELUKES G., LODEIRO A. R., 2001. *Improved soybean root association of N-starved *Bradyrhizobium japonicum**. *J. Bacteriol.* 183, 7241-7252.
- MANJUNATH A., HABTE M., 1988. *Development of vesicular-arbuscular mycorrhizal infection and the uptake of immobile nutrients in *Leucaena leucocephala**. *Plant Soil* 106, 97-103.
- MARTYNIUK S., 2012. *Naukowe i praktyczne aspekty symbiozy roślin strączkowych z bakteriami brodawkowymi*. *Pol. J. Agronom.* 9, 17-22.
- MARTYNIUK S., WOŹNIAKOWSKA A., MARTYNIUK M., 1999. *Effect of agricultural practices on populations of *Rhizobium* in some field experiments*. *Botanica Lithuanica* 3 (Suppl.), 99-102.
- MARTYNIUK S., KSIĘŚNIAK A., JOŃCZYK K., KUŚ J., 2007. *Mikrobiological characteristics of soil under winter wheat cultivated in ecological and conventional systems*. *J. Res. Applicat. Agricult. Engine.* 52, 113-116.
- MILLER R. M., JASTROW J. D., 1992. *The role of mycorrhizal fungi in soil conservation*. *Mycorrhizae in sustainable agriculture*. [W:] *Mycorrhizae in sustainable agriculture*. ASA Special Publ. 54, 29-44.
- MUCHOVEJ R. M., 2001. *Importance of mycorrhizae for agricultural crops*. University of Florida Cooperative Extension Service, Institute of Food and Agriculture Sciences, EDIS, 1-5.
- OEHL F., OBERSON A., SINAJ S., FROSSARD E., 2001. *Organic phosphorus mineralization studies using isotopic dilution techniques*. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 65, 780-787.
- OLEKSA A., 2014. *Chronione porosty*. [W:] *Drzewa w krajobrazie*. WITKOŚ-GNACH K., TYSZKO-CHMIELOWIEC P. (red.). Fundacja EkoRozwoju, Wrocław, 173-182.
- ORLIKOWSKI L. B., DUDA B., SZKUTA G., 2004. *Phytophthora citricola on European beech and*

- silver fir in Polish forest nurseries*. J. Plant Protect. Res. 44, 57-64.
- ORŁOWSKA E., PRZYBYŁOWICZ W., ORŁOWSKI D., TURNAU K., MESJASZ-PRZYBYŁOWICZ J., 2011. *The effect of mycorrhiza on the growth and elemental composition of Ni-hyperaccumulating plant Berkheya coddii Roessler*. Environ. Pollut. 159, 3730-3738.
- PERRIN R., 1990. *Interactions between mycorrhizae and diseases caused by soil-borne fungi*. Soil Use Manage. 6, 189-194
- PIEKARCZYK M., 2013. *Zawartość przyswajalnych form niektórych makro- i mikroelementów w glebie lekkiej nawożonej popiołem ze stomy pszenicy ozimej*. Fragmenta Agronomica 30, 92-98.
- PISARSKA M., PIETR S. J., 2014. *Bakterie endofityczne-ich pochodzenie i interakcje z roślinami*. Post. Mikrobiol. 53, 141-151.
- RUDAWSKA M., 2000. *Ektomykoryza: jej znaczenie i zastosowanie w leśnictwie*. Instytut Dendrologii PAN.
- SAPEK B., 2010. *Uwalnianie azotu i fosforu z materii organicznej gleby*. Woda-Środowisko-Obszary Wiejskie 10, 229-256.
- SAGGAR S., HEDLEY C. B., GIDDENS K. M., SALT G. J., 2000. *Influence of soil phosphorus status and nitrogen addition on carbon mineralization from 14C-labelled glucose in pasture soils*. Biol. Fertil. Soils 32, 209-216.
- SOSNOWSKI J., JANKOWSKI K., 2013. *Ocena liczebności mikroorganizmów glebowych spod uprawy mieszanek festulolium braunii z roślinami motylkowatymi nawożonych zróżnicowanymi dawkami azotu*. Fragmenta Agronomica 30, 129-137.
- SOSNOWSKI J., JANKOWSKI K., CIEPIELA G. A., WISNIEWSKA-KADZAJAN B., DESKA J., 2012. *Wpływ fitohormonów i zróżnicowanych dawek azotu stosowanych w uprawie Festulolium braunii z koniczyną łąkową na liczebność mikroorganizmów glebowych*. Ochrona Środowiska i Zasobów Naturalnych 53, 19-30.
- STASIAK G., MAZUR A., KOPER P., ŻEBRACKI K., SKORUPSKA A., 2016. *Symbioza Rizobiów z roślinami bobowatymi (Fabaceae)*. Post. Mikrobiol. 55, 289-299.
- STARCK Z., 2008. *Funkcja tkanek przewodzących: zaopatrzenie w substancje pokarmowe i udział w koordynacji procesów w roślinach*. Kosmos 57, 67-83.
- TARAFDAR J. C., YADAV R. S., MEENA S. C., 2001. *Comparative efficiency of acid phosphatase originated from plant and fungal sources*. J. Plant Nutr. Soil Sci. 164, 279-282.
- VELAZQUEZ E., GARCIA-FRAILE P., RAMIREZ-BAHENA M. M., RIVAS R., MARTINEZ-MOLINA E., 2017. *Current status of the taxonomy of bacteria able to establish nitrogen-fixing legume symbiosis*. [W:] *Microbes for legume improvement*. ZAIDI A, KHAN M, MUSARRAT J. (red.). Springer, 1-43.
- WANG B., QIU Y. L., 2006. *Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants*. Mycorrhiza 16, 299-363.
- WEBER R., 2010. *Wpływ okresu stosowania systemów bezplużnych na właściwości gleby*. Post. Nauk Rol. 1, 63-75.

KOSMOS Vol. 68, 1, 107-114, 2019

AGNIESZKA GALUS-BARCHAN, MARIA J. CHMIEL

Department of Mikrobiology, University of Agriculture in Krakow, Al. Mickiewicza 24/28, 30-059 Kraków, E-mail: agnieszka.galus-barchan@urk.edu.pl

THE ROLE OF MICROORGANISMS IN ACQUISITION OF NUTRIENTS BY PLANTS

Summary

Microorganisms play crucial role in the acquisition of nutrients by plants. Most of the interactions between microorganisms and plant take a place in the rhizosphere, the fertile zone of active soil microflora. The proper functioning of these processes depends on the population of microorganisms present in environment and soil properties. The most important soil organisms in plant growth promotion and development are gram-negative nodule bacterias which assimilate atmospheric nitrogen and nitrifying bacteria, oxidizing ammonia to forms of nitrogen available to plants. Endophyte bacteria are responsible for production of hormone-like substances that stimulate plant growth and reduce environmental stress. There are also mycorrhizal fungi in the rhizosphere which magnify absorbent root surfaces, facilitate access for the most assimilable nutrients and protect the plant against pathogens. Soil microorganisms are also responsible for the processes of degradation, balancing abundance of the soil nutrients, hormones and vitamins.

Key words: plant nutrition, rhizosphere, soil microorganisms, symbiosis