

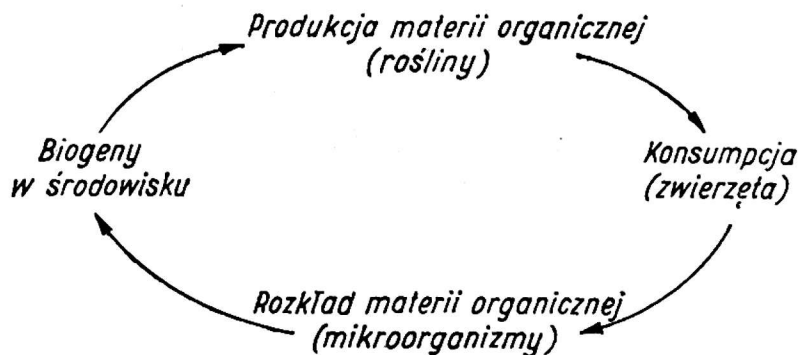
REGULACYJNA ROLA MIKROORGANIZMÓW W OBIEGU MATERII

Julia Gołębiowska

Instytut Gleboznawstwa i Chemii Rolnej AR w Poznaniu

We współczesnej ekologii dużą wagę przywiązuje się do poznania funkcjonalności różnych systemów naturalnych, to jest współzależności rozwoju między środowiskiem a organizmami oraz między różnymi organizmami w danym środowisku. Zależności te można rozpatrywać na poziomie pojedynczych komórek, poszczególnych osobników, ich populacji, zbiorowisk i całych biocenoz. Za najbardziej złożone układy można przyjąć całe ekosystemy, których trwałość, z przyjęciem poprawki na mniej lub bardziej przyspieszoną ewolucję, uwarunkowana jest mechanizmami samoregulacji. Przedstawiając w sposób najbardziej ogólny proces funkcjonowania każdego ekosystemu, można w nim wyróżnić cztery podstawowe elementy (rys. 1).

Biorąc za punkt wyjścia tak uproszczony schemat krążenia materii w każdym środowisku naturalnym można pokusić się o ściślejsze sformułowanie podstaw przyrodniczych obrotu materii w różnych ekosystemach, ich wydajności, sposobów samoregulacji oraz czułych punktów zachwiania równowagi. Niewątpliwie w tak złożonych układach jak eko-



Rys. 1. Schemat krążenia materii w ekosystemie

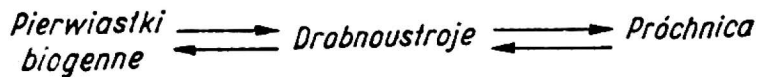
systemy naturalne trudno jest ogarnąć równocześnie całą różnorodność zjawisk. Toteż w badaniach ekologicznych, zdając sobie sprawę z miejsca i roli poszczególnych elementów w całych układach, konieczne okazuje się poszukiwanie sposobów bliższego ich poznania w układach cząstkowych. Dotyczy to również mikroorganizmów zwanych też drobnoustrojami. Jak wykazano na rysunku 1, jednym z podstawowych czterech elementów w każdym ekosystemie czy to wodnym, czy też lądowym są drobnoustroje. Ich rola w obiegu materii, prowadząca do odrodzenia się puli pierwiastków biogennych w środowisku, jest jednoznaczna. Nie można jednak pominąć także regulacyjnej roli drobnoustrojów w tym procesie.

Dla jaśniejszego przedstawienia tych spraw ograniczę się do rozpatrzenia roli drobnoustrojów w ekosystemach lądowych, a zwłaszcza na polach uprawnych. W takich ekosystemach miejscem bytowania i rozwoju drobnoustrojów jest gleba. Jednakże cały zespół drobnoustrojów zasiedlających glebę nie może być rozpatrywany jako jednostka autonomiczna w oderwaniu od zmienności warunków glebowych. Poza tym bardzo duże znaczenie dla zrozumienia dynamiki rozwoju drobnoustrojów w glebie mają ich kontakty z roślinami i innymi komponentami biocenozy.

Trzeba stwierdzić, że mikrobiologia gleby do niedawna bardzo słabo była związana z ogólną ekologią i niedostatecznie wykorzystywała ogólne prawa ekologiczne. Obecnie więc jako pierwszoplanowe zadanie stoi przed mikrobiologią glebową poznanie, opracowanie i przedstawienie podstawowych zasad, na jakich mogą kształtować się zbiorowiska drobnoustrojów glebowych, biorących udział w regulacji równowagi biologicznej w całym ekosystemie. Zagadnienie to w ekologii ogólnej i w ekologii drobnoustrojów glebowych nabrało specjalnego znaczenia na skutek ogromnego nacisku ingerencji człowieka w naturalną gospodarkę przyrodniczą.

Konieczność ochrony naturalnych ekosystemów w tym także terenów pod uprawą, przy równoczesnej konieczności maksymalnego podniesienia ich produktywności, a przynajmniej optymalizacji ich wydajności, zmusza do szybszego i gruntowniejszego rozstrzygnięcia szeregu generalnych, konkretnych zagadnień również w zakresie mikrobiologii glebowej. Dotyczy to zwłaszcza poznania działalności drobnoustrojów w glebach uprawnych, gdzie krążenie materii w sposób najbardziej drastyczny ulega zaburzeniom na skutek zabiegów agrotechnicznych.

Jak można sobie wyobrazić regulacyjną rolę drobnoustrojów w krążeniu materii w przypadku agrocenoz? Wiadomo, że każdy z podstawowych elementów funkcjonującego ekosystemu musi rozporządzać zapasem odpowiednich substratów pokarmowych, które dla organizmów ży-



Rys. 2. Sprzężenie drobnoustrojów ze składowymi częściami gleby

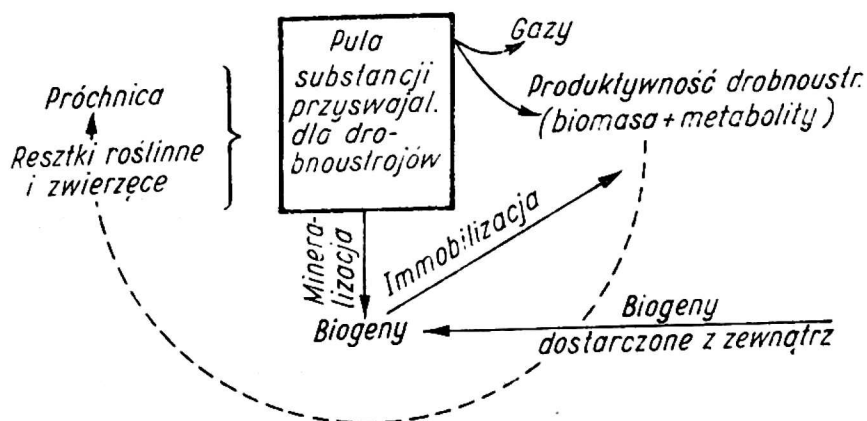
wych są z reguły źródłem budulca, a dla heterotrofów również źródłem energii. Drobnoustroje glebowe, jeśli za podstawowe ich zadanie w przyrodzie uznać rozkład, są heterotrofami. Generalizując więc sposób ich działalności w glebie przynajmniej w dwóch obiegach sprzężeń zwrotnych można doszukiwać się mechanizmów samoregulacji.

W glebie zapas węgla i energii, a także innych pierwiastków biogenych, drobnoustroje znajdują w dopływającej do gleby materii organicznej i substancjach nieorganicznych oraz w samej glebie, przede wszystkim w próchnicy. Aby zawartość próchnicy w glebie nie malała, ilość jej rozłożona i zużyta przez drobnoustroje musi być odnowiona kosztem dopływającej do gleby świeżej materii organicznej i substancji mineralnych.

W glebach uprawnych o dopływie materii organicznej z zewnątrz decyduje nagromadzenie resztek roślinnych i zwierzęcych oraz nawożenie. Schemat przepływu pierwiastków biogenych przy mikrobiologicznym rozkładzie materii organicznej w glebie przedstawia rysunek 3.

Regulacyjna rola drobnoustrojów w tym przepływie, jak uwidoczono na rysunku 3, polega na zrównoważeniu procesów mineralizacji i immobilizacji, na rytmicznej produkcji biomasy i wreszcie na możliwości czerpania i wykorzystywania pokarmów z różnych źródeł, a więc bądź to ze świeżej materii organicznej i nieorganicznej, bądź to z próchnicy. Oczywiście wykorzystywanie tych czy innych pokarmów przez drobnoustroje będzie zależało od stopnia ich przyswajalności.

Najtrudniejsze do wyjaśnienia zagadnienia dotyczą powiązań między



Rys. 3. Schematyczne przedstawienie regulacji roli drobnoustrojów w glebie

rozkładem i syntezą próchnicy glebowej, i rozkładem dopływającej do gleby świeżej materii organicznej, przy uwzględnieniu nawożenia mineralnego, to jest powiększenia w sposób kontrolowany puli biogenów.

Liczne obserwacje i doświadczenia wskazują na to, że straty węgla z próchnicy wzrastają, gdy dodawane są do gleby świeże resztki roślinne. Wykazano również, że zmieszanie resztek roślinnych z glebą prowadzi do szybszego ich rozkładu. Zjawisko to nie zostało dostatecznie wyjaśnione, można jednak przypuszczać, że niemałą rolę odgrywa w tym zaspokojenie zapotrzebowania drobnoustrojów na węgiel i azot w ściśle określonym stosunku. Przyjmując, że zużycie węgla musi pokryć zapotrzebowanie na budowę i respirację komórek, a zużyty azot wchodzi w całości w plazmę drobnoustrojów (co dotyczy większości heterotroficznych drobnoustrojów glebowych) stosunek ten będzie się wahał w granicach $C:N = 20-30$. Jeśli dopływający do gleby substrat ma początkowy stosunek $C:N$ niższy od podanego, to węgiel w ilości odpowiadającej zapotrzebowaniu drobnoustrojów będzie czerpany z próchnicy. Siłą rzeczy przy rozkładzie próchnicy będzie również mineralizowany azot. Z drugiej strony, jak wykazano na rysunku 3, biomasa drobnoustrojów też może służyć jako substrat do odnawiania się próchnicy glebowej. Na pozór wydaje się więc, że krążenie materii w glebie może być dowolnie przyspieszane. Jednakże poza barierami, które stawia przyswajalność różnych substancji dla drobnoustrojów, trzeba wziąć pod uwagę nieuchronne straty energetyczne, spowodowane głównie procesami oddychania heterotrofów glebowych.

Przedstawione zależności są na ogół dobrze znane w aspekcie jakościowym. Jednakże dla ilościowego ich przedstawienia brakuje jeszcze wielu danych doświadczalnych. Zachodzi pytanie, jakie braki w swych wiadomościach odczuwa mikrobiologia glebowa dla możliwości ilościowego rozliczenia substratów i produktów związanych z procesami mikrobiologicznymi w glebie.

Z rysunku 3 wynika, że na pierwszy plan wysuwa się potrzeba znalezienia właściwych sposobów określenia biomasy drobnoustrojów w glebie i szybkości jej odnawiania się. Ponieważ jednak biomasa ta w granicach równowagi biologicznej jest wielkością względnie stałą, odnowieniu się całego zespołu drobnoustrojów, czyli powstaniu nowej generacji towarzyszy w tym samym czasie rozkład lub liza biomasy poprzedniego pokolenia. Poza tym istotne jest wymierzenie przeciętnej „wydajności” drobnoustrojów glebowych, tj. określenie, jakie ilości węgla zmetabolizowanego substratu mogą być zasymilowane w stosunku do węgla wyrespiowanego. Nie można zaniechać też prób ściślejszego określenia zawartości węgla i azotu w biomacie drobnoustrojów w różnych warunkach glebowych.

Wszystkie te parametry są niezbędne dla określenia, jakie ilości materii organicznej i pierwiastków biogenych przepływają przez ciała drobnoustrojów i mogą być udostępnione dla roślin w procesach mineralizacji. Z drugiej strony niewiele jeszcze wiadomo o tym, jaki jest udział drobnoustrojów w procesach rozkładu i resyntezy próchnicy. Dotychczasowe wiadomości o tych procesach w większości przypadków ograniczają się do pojęć jakościowych, z pominięciem bardzo istotnych dla zrozumienia tych procesów stosunków ilościowych. Badania ilościowe są jednak niezmiernie utrudnione przez dynamiczny charakter procesów biogenicznych w glebie i heterogenność tego środowiska.

BIOMASA I PRODUKTYWNOŚĆ

W ekologii pojęcie biomasy drobnoustrojów nie jest ściśle sprecyzowane. Termin biomasa w odniesieniu do roślin czy zwierząt nie nastrocza już obecnie tylu problemów dyskusyjnych co w odniesieniu do drobnoustrojów, chociażby ze względu na szybkość mnożenia się i odnawiania mikrobiocenozy glebowej w stosunkowo krótkim czasie. Na ogół jednak przyjmuje się, że w granicach równowagi biologicznej biomasa jest wielkością stałą i jest pojęciem statycznym dla określonego momentu. Biomasa narasta w czasie zależnie od szybkości mnożenia się poszczególnych komponentów biocenozy i w ciągu sezonu wegetacyjnego czy roku niewątpliwie wielokrotnie przerasta te wielkości, które znajdujemy w glebie przy jej analizie mikrobiologicznej. Wyłania się więc problem określenia całkowitej produktywności drobnoustrojów w glebie w ciągu określonego czasu. Wielkość biomasy drobnoustrojów w glebie oznaczamy obecnie na podstawie liczebności komórek przemnożonej przez ich ciężar. Nie trzeba wyjaśniać, że i w tym rachunku popełnia się duże błędy, jeśli do obliczeń przyjmuje się ciężar komórek z hodowli laboratoryjnej. Poza tym w zależności od stosowanej metody liczebność drobnoustrojów w glebie ulega bardzo dużym rozbieżnościom. Dość powiedzieć, że metodami hodowlanymi stwierdza się w glebach uprawnych od kilku do kilkudziesięciu milionów bakterii w 1 g gleby, natomiast przy użyciu bezpośrednich metod mikroskopowych od 100 do 1000 razy więcej komórek w tej samej ilości gleby. Obecnie przyjmuje się za bardziej odpowiadające rzeczywistości liczby drobnoustrojów określane metodami bezpośrednimi. Do ustalenia tego stwierdzenia przyczyniły się różne doświadczenia modelowe, między innymi oznaczenia ATP w glebie. Ponieważ ilość ATP znajdująca się w substancji organicznej gleby musi się wiązać z jej częścią ożywną, to jest z masą żywych komórek drobnoustrojów, łatwo jest przeliczyć, jakie ilości ATP przypadają na 1 komórkę. Okazało się, że — aby zawartość ATP w komórce mieściła

się w granicach prawdopodobieństwa — ilość komórek w 1 g gleby musi być zbliżona do liczb znajdujących metodą bezpośrednią. Dotychczas nie znaleziono jednak ścisłej korelacji między biomasą drobnoustrojów i zawartością w niej ATP. Poszukuje się więc nadal chemicznych sposobów określania biomasy drobnoustrojów w glebie na podstawie niektórych składników komórkowych, takich jak np. kwas dwuaminopimeulinowy, swoiste dla drobnoustrojów kwasy nukleinowe itp. Dotychczas nie osiągnięto pozytywnych wyników tych badań.

Jeszcze trudniejsze, niż oznaczenie biomasy, jest oznaczenie produktywności drobnoustrojów w glebie w określonym czasie. Wiadomo, że na dopływ świeżej materii organicznej do gleby reaguje tylko część całego zespołu mikroflory glebowej, zwana zymogeniczną w przeciwieństwie do grupy autochtonów, pozostających przez dłuższy okres w stanie uśpienia, czyli anabiozy. Świadczą o tym, między innymi, różnice w ilości komórek oznaczanej metodą hodowlaną lub bezpośrednią i znacznie większa reaktywność i wrażliwość zespołu ujawnianego w hodowli w porównaniu z mikrobiocenozą obserwowaną w obrazie mikroskopowym.

Jaka więc część mikrobiocenozy i w jakim czasie odnawia się, trudno określić z powodu braku odpowiednich metod. Istnieją próby znalezienia przeciętnego czasu generacji zespołu mikroflory glebowej na podstawie rytmicznych dobowych wahań liczebności drobnoustrojów, jednakże nie znalazły one powszechnego uznania. Wielkości znalezione tą metodą pokrywają się w pewnym stopniu z wyliczeniami teoretycznymi i wskazują na to, że w glebach uprawnych czas generacji, to jest czas potrzebny na całkowite odnowienie się zespołu, wynosi około 10 dni. Nie są to jednak wyniki badań dostatecznie udokumentowane i wymagają dalszych wyjaśnień.

Przy przyjęciu tych 10 dni jako przeciętnego czasu generacji natrafia się na poważne trudności w wyjaśnieniu niedoborów materiału budulcowego, a zwłaszcza energetycznego dla odradzających się komórek. Możliwe, że wyjaśnienie tych zagadnień będzie musiało się oprzeć na badaniach, dynamiki wzrostu nie całego zbiorowiska drobnoustrojów w glebie, lecz ich mniej lub bardziej heterogennych populacji w ekologicznym znaczeniu tego terminu, to jest albo jako zbioru osobników jednego gatunku czy rodzaju, albo grupy osobników charakteryzujących się zbliżonymi i łatwo dającymi się wyróżnić właściwościami biochemicznymi.

WYDAJNOŚĆ ENERGETYCZNA

Bardzo istotne zagadnienie przy rozpatrywaniu funkcjonalnej i regulacyjnej roli drobnoustrojów w glebie stanowi poznanie ich „wydajności”, czyli współczynnika energetycznego. Taki współczynnik decyduje o tym, jakie ilości materiału energetycznego w warunkach glebowych mogą być przez drobnoustroje zasymilowane, a jakie zużywane na respirację. Opierając się na doświadczeniach z czystymi hodowlami drobnoustrojów można przyjąć, że respiracja pochłania większość materiału energetycznego i że najczęściej tylko 30% zużytego substratu zostaje zasymilowane przez komórkę. Te wartości odnoszą się do metabolizmu w warunkach tlenowych. Inaczej wygląda przemiana materii u drobnoustrojów w warunkach beztlenowych, gdzie duże ilości węgla nie zostają w pełni zmineralizowane, lecz odkładane są w środowisku w formie metabolitów. W glebie cząstkowe ciśnienie tlenu jest z reguły niższe niż w powietrzu, poza tym w glebie działają różnorodne zbiorowiska drobnoustrojów i układa się swego rodzaju łańcuch troficzny z różnych grup fizjologicznych. W tym wypadku zużycie substratów może być bardziej oszczędne. Istnieją doniesienia, które mówią, że współczynnik energetyczny dla zespołu drobnoustrojów glebowych może sięgać aż do 70 procent.

SKŁAD CHEMICZNY

Regulacyjna rola drobnoustrojów w glebie polega między innymi na dążeniu do utrzymania na określonym poziomie nie tylko ogólnej zawartości pierwiastków biogenych w tym środowisku, lecz przede wszystkim zawartości ich form przyswajalnych.

Skład chemiczny drobnoustrojów bywa różny, ale wahania w zawartości poszczególnych związków lub pierwiastków na ogół nie są duże i nie mogą przekraczać pewnych granic zakreślonych budową ich funkcjonalnych struktur drobnoustrojów. W zestawieniu podano za Kunicim przyjęte obecnie wielkości (tab. 1).

Skład chemiczny komórek rozwijających się w glebie różni się od składu chemicznego komórek z hodowli laboratoryjnych na bogatych pożywkach. Komórki znajdujące w glebie zawierają mniej wody, ich plazma jest bardziej skondensowana. Są one z reguły mniejsze, co zmienia proporcje w zawartości ich składników. Dotyczy to zwłaszcza tych osobników, które są adsorbowane na koloidach i należą do grupy drobnoustrojów autochtonicznych. W roztworach glebowych i w strefie ryzosferowej, gdzie podaż przyswajalnych składników pokarmowych jest większa, rozwijają się typy zymogeniczne, bardziej zbliżone do tych, jakie wyrastają na bogatszych podłożach.

Określenie składu chemicznego biomasy drobnoustrojów bezpośrednio

Skład chemiczny bakterii

Woda	73—86% wilgotnej masy
Sucha masa	14—27%
w tym:	
azot	7—12%
węgiel	50—64%
popiół	1—14%
Białka	42—63%
Kwasy rybonukleinowe	ok. 15%
Kwas dezoksyrybonukleinowy	ok. 2%
Wielocukry	ok. 10%
Lipidy	3—23%

w glebie jest technicznie niewykonalne. Poszukując więc wartości, które określałyby ilości poszczególnych pierwiastków zasymilowanych i unieruchamianych w plazmie drobnoustrojów opierać się możemy na przeciętnych, z uwzględnieniem wartości, limitujących prawdopodobieństwo obserwowanego przepływu biogenów przez ciała drobnoustrojów.

Drobnoustroje w glebie jako całe zbiorowisko na ogół nie napotykają trudności w zdobyciu potrzebnych do swego wzrostu składników popiołowych, jak fosfor, potas, siarka i inne makro- i mikroelementy. Dzieje się tak ze względu na różnorodność procesów biochemicznych, dzięki którym formy nieprzyswajalne tych pierwiastków przechodzą w formy przyswajalne. Tak więc w całym zbiorowisku drobnoustrojów i przy równoczesnej działalności różnych grup drobnoustrojów składniki popielne nie stanowią czynnika limitującego wzrost całego zbiorowiska.

Inaczej dzieje się z węglem i azotem, których zawartość, zwłaszcza w formach przyswajalnych, nie zawsze jest wystarczająca dla zaspokojenia potrzeb drobnoustrojów. Dotyczy to zwłaszcza węgla, który potrzebny jest nie tylko jako budulec, lecz również jako materiał energetyczny. W gospodarce w glebie tymi dwoma pierwiastkami zamyka się więc w dużej mierze mechanizm regulacyjny w obrocie pierwiastkami biogennymi.

Najlepsze źródło węgla dla drobnoustrojów stanowi świeża materia organiczna, przede wszystkim bogate w węglowodany resztki roślinne. Mogą być jednak atakowane również związki organiczne, które wchodzą w skład próchnicy glebowej. Dzieje się tak wówczas, gdy brak jest w glebie łatwiej dostępnych źródeł węgla lub azotu. W tych warunkach dla utrzymania swej biomasy na określonym poziomie drobnoustroje mogą korzystać z dużych rezerw tych pierwiastków zmagazynowanych w próchnicy. Jednakże ze względu na małą przyswajalność tego substratu szybkość jego rozkładu jest ograniczona i można przypuszczać, że

wymaga od drobnoustrojów wytworzenia enzymów indukowanych, czyli przystosowania się do czerpania pokarmów z tego źródła.

Jeśli się więc założy, że stopień rozkładu materii organicznej w glebie jest proporcjonalny do stopnia wzrostu organizmów rozkładających tę materię, to mechanizmów regulacyjnych należałoby szukać przede wszystkim w określonym zapotrzebowaniu drobnoustrojów na przyswajalne dla nich formy węgla i azotu oraz w szybkości ich dopływu.

Zagadnienie to zawiera jeszcze dużo niejasności i wymaga intensywnych badań modelowych. W warunkach naturalnych w glebie możliwa jest tylko weryfikacja wyników doświadczeń prowadzonych w warunkach kontrolowanych oraz zastosowanie ich do szerszych uogólnień.

Юлия Голэмбёвска

РЕГУЛЯТИВНАЯ РОЛЬ МИКРООРГАНИЗМОВ В КРУГОВОРОТЕ МАТЕРИИ

Резюме

Обсуждается роль микроорганизмов в регулировании биологического равновесия в культурных почвах. Уделяется внимание сочетанию процессов иммобилизации биогенных элементов с гумусом. Пригодным для изучения регуляторных механизмов может быть количественное определение величины биомассы и продуктивности микроорганизмов в полевых условиях. Экологические исследования микроорганизмов нуждаются еще, однако, в интенсивных модельных исследованиях. К срочным задачам принадлежит определение энергетических и питательных нужд микроорганизмов в природных ассоциациях. Важным является также определение границ производительности клеточного синтеза и химического состава биомассы микроорганизмов в почве в контролируемых условиях.

Julia Gołębiewska

REGULATION OF THE ROLE OF MICROORGANISMS IN MATTER TURNOVER

Summary

The role of microorganisms in regulation of biological equilibrium in arable soils is discussed. An attention is drawn to coupling of the processes of immobilization and mineralization of biogenic elements with humus. It is the quantitative determination of the biomass magnitude and the productivity of microorganisms under field conditions, which can be helpful in recognition of the regulatory mechanisms. Ecological studies on microorganisms, however, require still intensive model investigations. To urgent tasks belongs the determination of energetic and alimentary needs of microorganisms in natural associations. Of importance is also the determination of limits to the cellular synthesis output and chemical composition of biomass of microorganisms under controlled conditions in soil.