

Lidia Sas¹, Stanisław Mercik², Bożena Matysiak¹

¹ *Instytut Sadownictwa i Kwiaciarstwa w Skierniewicach*

² *Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie*

Rola ryzosfery w mineralnym odżywianiu się roślin

Słowa kluczowe: aktywność mikrobiologiczna, mikoryza, ryzosfera, pobieranie składników, wydzieliny korzeniowe

Wstęp

Efektywność mineralnego odżywiania się roślin zależy od wielu czynników, m.in. od wzrostu i morfologii korzeni, dostępności wody i składników pokarmowych w podłożu, aktywności mikroorganizmów. O dostępności składników mineralnych dla roślin decydują chemiczne i biologiczne właściwości gleby. Pobranie składników pokarmowych przez rośliny nie zawsze jest prostym odzwierciedleniem zawartości przyswajalnych dla roślin form tych składników w glebie. Chemiczna analiza gleby nie daje więc pełnej informacji dotyczącej możliwości pobierania przez rośliny składników pokarmowych. Procedury analizy gleby dla celów rolniczych nie uwzględniają bowiem (bo nie mogą) szeregu czynników mogących istotnie modyfikować pobieranie składników pokarmowych z gleby przez rośliny.

Do najważniejszych z nich należy zaliczyć:

- przestrzenne rozmieszczenie składników pokarmowych w glebie,
- dynamikę wzrostu korzeni, długość korzeni włosnikowych i ich powierzchnię,
- ruchliwość składników pokarmowych w roztworze glebowym (masowego przepływu i dyfuzji),
- uruchamianie i uwstecznianie składników pokarmowych w ryzosferze, powodowane procesami indukowanymi przez korzenie.

Procesy zachodzące w ryzosferze obejmują zmiany pH oraz dostępności składników, potencjał oksydoredukcyjny, rodzaj i ilość wydzielin korzeniowych, aktywność mikroorganizmów oraz enzymów korzeniowych, grzybowych i bakteryjnych. Procesy te będą omawiane w dalszej części niniejszej pracy.

Procesy zachodzące w rizosferze

Rizosfera stanowi cieką strefę gleby otaczającą korzeń, zazwyczaj nie przekraczającą jednego milimetra grubości. Według Lyncha [13] jest to warstwa gleby o grubości 0,4 mm. Zachodzą w niej aktywne procesy biologiczne i chemiczne, takie jak wymiana jonów między glebą i rośliną, wydzielanie związków organicznych przez korzenie, wpływających m.in. na aktywność mikrobiologiczną rizosfery. Rizosfera różni się zatem wieloma właściwościami od gleby, poza bezpośrednim oddziaływaniem korzeni. Różnice w biofizykochemicznych właściwościach pomiędzy rizosferą a otaczającą glebą są głównie wynikiem procesów zachodzących w korzeniach i rizosferze, między innymi takich jak:

- pobierania O_2 i wydzielania CO_2 ,
- wydzielania przez korzenie protonów i anionów związków organicznych lub mineralnych wpływających na zmiany pH i potencjału oksydoredukcyjnego rizosfery,
- pobierania wody i składników mineralnych oraz związanej z tym zmiany form i stężeń składników mineralnych w rizosferze,
- aktywności enzymów korzeniowych, bakteryjnych i grzybowych.

Nie ulega wątpliwości, iż procesy zachodzące w rizosferze mogą istotnie modyfikować pobieranie składników pokarmowych przez rośliny. Jednakże brak dostatecznie precyzyjnych metod badań nad rizosferą sprawia, iż interpretacja wyników może być trudna, a poznanie mechanizmów obserwowanych procesów wciąż nadal odległe [9]. Pogłębienie wiedzy w tym zakresie jest zatem niezbędne w celu zrozumienia roli gleby w mineralnym odżywianiu roślin.

Stężenie składników mineralnych w rizosferze

Według Marschnera [15], istnieją dwa gradienty stężeń pierwiastków w rizosferze — wzdłuż osi korzeni oraz w kierunku promienistym do osi korzeni (w kierunku od korzeni do gleby). Różnice w gradiencie stężeń promienistym do osi korzenia są wynikiem różnej koncentracji jonów w roztworze glebowym, różnic w dynamice masowego przepływu i dyfuzji jonów do powierzchni korzeni i różnej efektywności ich pobierania przez korzenie. Przyczyną różnej efektywności pobierania wody [6] i składników mineralnych [16] wzdłuż osi korzeni są różnice w budowie anatomicznej i odmienna aktywność metaboliczna w różnych partiach korzeni. Najbardziej aktywne w pobieraniu wody i składników pokarmowych są najmłodsze strefy korzenia oraz strefy w miejscu, gdzie korzenie boczne penetrują wiązki Caspariego i komórki kory.

Zróznicowana zdolność do pobierania składników pokarmowych przez poszczególne strefy korzeni ma istotny wpływ na różne stężenie jonów w rizosferze pojedynczych korzeni [15]. Również selektywne pobieranie składników mineralnych może prowadzić do niedoboru (np. P, K) lub akumulacji niektórych pierwiastków (np. Ca) w rizosferze.

W wyniku masowego przepływu jonów wapnia do powierzchni korzeni może on być w dużych ilościach akumulowany w rizosferze. Zawartość tego pierwiastka w roztworze glebowym w stosunku do potrzeb rośliny jest bowiem bardzo duża. Natomiast fosfor przemieszcza się do powierzchni korzenia głównie na zasadzie dyfuzji, gdyż jest go mało w roztworze glebowym w stosunku do potrzeb pokarmowych rośliny. Powoduje to względnie niskie stężenie tego pierwiastka w rizosferze. Przy dużym spadku zawartości K w rizosferze i w roztworze glebowym może następować uwalnianie się tego pierwiastka do roztworu glebowego z form wymiennych, a nawet zapasowych. W wypadku fosforu, głównymi formami w roztworze glebowym są aniony kwasu fosforowego i niektóre organiczne związki tego pierwiastka. Te organiczne związki fosforu mogą być mineralizowane przez kwaśne fosfatazy wydzielane przez korzenie, grzyby i bakterie.

pH rizosfery

Indukowane przez korzenie zmiany pH są powodowane przez aktywne wydzielanie protonów oraz anionów mineralnych i niektóre kwasy organiczne, głównie w wyniku pobierania składników mineralnych [20]. Duże różnice w wartościach pH rizosfery mogą być wynikiem pobierania różnych form azotu przez rośliny. Pobieranie formy azotanowej azotu — NO_3^- przez korzenie może być związane z wydzielaniem HCO_3^- i OH^- , co powoduje wzrost pH rizosfery. Pobieranie azotu amonowego — NH_4^+ wzmacnia wydzielanie przez korzenie jonów H^+ , co w konsekwencji prowadzi do obniżenia pH rizosfery. Jak podaje Marschner [15], pH rizosfery może się różnić nawet o 2 jednostki od pH gleby nie związanej bezpośrednio z oddziaływaniem systemu korzeniowego. Odczyn rizosfery może być uzależniony również od symbiotycznego wiązania N_2 przez rośliny. Wiązanie N_2 ułatwia pobieranie kationów, a tym samym wzmożone jest wydzielanie H^+ , co obniża pH rizosfery. Odczyn rizosfery może być również modyfikowany przez gatunek roślin, stan ich odżywienia oraz właściwości buforowe gleby [20]. Zmiany pH rizosfery wywołane podanymi wyżej czynnikami mogą wywierać duży wpływ na dostępność i pobieranie przez rośliny poszczególnych składników pokarmowych. Na przykład, obniżenie wartości pH rizosfery, na skutek pobierania azotu amonowego, zwiększa przyswajalność i pobieranie przez rośliny Zn, Fe, Mn, co jest szczególnie korzystne na glebach o wysokim odczynie, przy małej dostępności tych mikroelementów. Na glebach o wysokiej zawartości cynku w związkach organicznych (np. na glebach bagiennych) nawożenie roślin azotem w formie NH_4 zwiększa dostępność tego składnika, co może prowadzić do nadmiernego pobierania Zn. Zjawisko to dotyczy szczególnie roślin o wysokiej genetycznie zdolności do przyswajania i akumulacji Zn, np. przez grykę [15]. Duże obniżenie pH rizosfery obserwowane wzdłuż merystematycznych stref korzeni łubinu białego, rzepaku i gryki wpływa na obniżenie dostępności fosforu. W takich warunkach mogą wytrącać się nierozpuszczalne fosforany żelaza lub glinu.

Zmiany potencjału redoks w rizosferze

Dostępność niektórych składników mineralnych (np. Fe, Mn) w rizosferze i ich zwiększone pobieranie przez korzenie jest możliwe dzięki obniżeniu ich wartościowości, związanej z procesami ich redukcji. Pobieranie O₂ przez korzenie roślin i mikroorganizmy w procesie oddychania powoduje spadek potencjału redukcyjnego w rizosferze. Wydzielanie substancji redukujących przez korzenie i aktywność reduktaz na ich powierzchni przyczynia się do podwyższenia potencjału redukcyjnego. Na przykład w warunkach niedoboru Fe lub Mn wzrasta wydzielanie substancji redukujących i aktywność reduktaz korzeniowych [18, 19], które zwiększają dostępność tych pierwiastków dla roślin. Na glebach wapiennych, odznaczających się niską przyswajalnością manganu i żelaza, wiele gatunków roślin dwuliściennych (wykazujących symptomy niedoboru Fe i Mn) reaguje wzmożonym pobieraniem tych mikroelementów, dzięki podwyższonej aktywności reduktaz. Mangan jest pobierany jako Mn²⁺ i przy jego dużym pobieraniu na glebach kwaśnych mogą być obserwowane symptomy toksyczności tego pierwiastka. Dlatego utlenianie w rizosferze gleby kwaśnej jest bardzo ważnym procesem m.in. dla zmniejszenia fitotoksycznych stężeń Mn²⁺, Fe²⁺, których jony mogą pojawiać się w roztworze glebowym w dużej ilości w warunkach niskiego pH i zbyt wysokiej zawartości wody w glebie.

Niektóre rośliny przystosowane do życia w warunkach beztlenowych, np. ryż, wytwarzają na powierzchni korzeni strefę utleniania i w ten sposób zwiększa się potencjał utleniania w rizosferze. Jest to możliwe dzięki transportowi (poprzez aerenchymę) tlenu z pędów do korzeni i rizosfery, co znacznie poprawia „wentylację” w strefie korzeni. Taki mechanizm adaptacyjny zabezpiecza rośliny przed uszkodzeniami powodowanymi niedostatecznym natlenieniem korzeni.

Niedostateczna zawartość tlenu w glebie, niezbędna dla oddychania korzeni i mikroorganizmów, jest istotnym czynnikiem ograniczającym wzrost roślin. W warunkach takich może gwałtownie wzrastać tempo denitryfikacji, co powoduje straty azotu do atmosfery. Nawet na glebach dobrze przewietrzanych mogą powstawać w rizosferze charakterystyczne dla gleb zwięzłych miejsca anaerobowe. Duża zwięzłość gleby zmniejsza nie tylko jej przewiewność, ale także wymianę gazową z atmosferą, co sprzyja podwyższeniu potencjału redukcyjnego.

Rola korzeni w mineralnym odżywianiu się roślin

Wzrost korzeni oraz ich budowa morfologiczna i anatomiczna w istotny sposób mogą modyfikować pobieranie składników mineralnych, zwłaszcza w warunkach ograniczonej ich dostępności w glebie. Przy niedostatecznym zaopatrzeniu w składniki mineralne, korzenie wielu gatunków roślin mogą zwiększać dostępność pierwiast-

ków w ryzosferze i ich pobieranie, m.in. poprzez wykształcenie różnego rodzaju morfologicznych i fizjologicznych przystosowań [16].

Morfologiczne przystosowania, polegające na wzroście elongacyjnym korzeni i ich powierzchni, odgrywają ważną rolę w pobieraniu makroelementów o małej ruchliwości w glebie, na przykład fosforu. Przy niedostatecznej zawartości dostępnych form tego składnika w glebie obserwuje się w ryzosferze niedobór tego pierwiastka wzdłuż osi pojedynczych korzeni [8]. Bardziej intensywny wzrost korzeni i ich większa powierzchnia zetknięcia z glebą mogą poprawiać stan odżywiania roślin tym pierwiastkiem. Jungk i Claassen [8] oraz Marschner i in. [17] podają, że wzrost ilości i długości korzeni włóśnikowych jest ich cechą przystosowawczą do niedostatecznej dostępności Fe i N. Te morfologiczne przystosowania korzeni, zwiększające ich powierzchnię i przestrzenną penetrację w glebie, mogą w pewnym stopniu łagodzić ujemny wpływ niskiej zasobności pierwiastków w ryzosferze. Bardzo ciekawym przykładem takich przystosowań jest formowanie tzw. korzeni szczotkowych (ang. brush roots), zwanych także proteoid roots — przez rośliny rosnące na glebach z niedoborem fosforu lub cynku. Zdolność tworzenia korzeni tego typu wykazują gatunki należące do rodziny *Proteaceae* (*Hakea*, *Banksia*), żyjące w stanie dzikim w Australii i w Afryce Południowej. W ten sposób przystosowują się one do wzrostu i rozwoju na glebach ubogich w te składniki mineralne. System korzeniowy tych roślin tworzy liczne korzenie boczne, przypominające wyglądem gęste szczotki, co zwiększa ich powierzchnię zetknięcia z glebą. W warunkach niedoboru przyswajalnego fosforu w glebie korzenie szczotkowe mogą wydzielać podwyższone ilości kwasów organicznych i związków fenolowych (przystosowania fizjologiczne), które zwiększają przyswajalność tego pierwiastka dla roślin i ułatwiają jego pobieranie [2]. Wykazano, że korzenie szczotkowe są formowane także przez rośliny łąbinu białego, rosnące na glebach o niedostatecznej zawartości fosforu, ale zanikają przy wyższym poziomie tego pierwiastka [2]. Na przykład wydzielanie podwyższonych ilości anionu kwasu cytrynowego przez korzenie łąbinu białego powodowało zwiększenie dostępności P i niektórych mikroelementów (Zn, Mn, Cu) w ryzosferze [3]. O indukcji formowania korzeni szczotkowych decyduje prawdopodobnie stosunek endogennych auksyn do cytokinin. W doświadczeniach prowadzonych w Zakładzie Nawożenia Roślin na Uniwersytecie Hohenheim (Niemcy) wykazano stymulujący wpływ traktowania auksyną na indukcję formowania korzeni szczotkowych u łąbinu białego, a także ograniczający wpływ kinetyny na rozwój tych korzeni (informacja ustna, Neuman G., 1996).

Wydzieliny korzeniowe

Wydzieliny korzeniowe, będące między innymi produktem fotosyntezy, powodują wielokrotny wzrost aktywności mikroorganizmów w ryzosferze, co przyczynia się do akumulacji m.in.: regulatorów wzrostu, fitosiderofor (niebiałkowe aminokwasy zwiększające dostępność dla roślin Fe, Zn, Cu), toksycznych substancji i in. Uwalniane

do rizosfery wydzieliny korzeniowe mogą stanowić nawet do 25% wszystkich produktów fotosyntezy. Ilość wydzielin korzeniowych zależy od wielu roślinnych i glebowych czynników, takich jak energetyczny, mineralny i fizjologiczny stan rośliny, pH rizosfery, aktywność mikroorganizmów i in. Wykazano, że w warunkach niedoboru składników mineralnych (np. K, Zn, Fe) wzrasta wydzielanie niskocząsteczkowych związków, np. cukrów, aminokwasów, kwasów organicznych i fenoli [23]. Związki te, dzięki swym redukcyjnym i chelatującym właściwościom, mają szczególne znaczenie dla uruchamiania składników mineralnych w rizosferze (np. Fe, Mn, Zn) i ich lepszej dostępności dla roślin.

W warunkach niedoboru fosforu wiele gatunków roślin dwuliściennych wydzielają kwasy organiczne, które zwiększają dostępność i pobieranie fosforu [2, 3, 7]. Korzenie roślin łąbinu białego rosnące na glebach zasadowych, przy niedoborze przyswajalnego P, wydzielają tak duże ilości kwasu cytrynowego, że wytrącone cząsteczki cytrynianu wapnia są widoczne jako białe konkretacje w rizosferze [2, 3]. W wyniku wydzielania kwasu cytrynowego wytrącają się nie tylko cytryniany wapnia, ale i cytryniany glinu i żelaza (Ca/Al/Fe cytryniany). Wytrącanie cytrynianów tych pierwiastków powoduje większą dostępność fosforu, gdyż nie wytrącają się fosforany Ca, Fe, Al i fosfor w rizosferze pozostaje w formie bardziej dostępnej dla roślin. Ważną rolę w zwiększaniu dostępności fosforu dla roślin odgrywają także indukowane przez korzenie procesy zachodzące w rizosferze, na przykład aktywność kwaśnych fosfataz korzeniowych. Enzymy te powodują szybką mineralizację organicznych związków fosforu, a tym samym większą przyswajalność tego składnika.

Wydzieliny korzeniowe mają także istotne znaczenie w odżywianiu roślin mikroelementami. W wypadku niedostatecznej ilości przyswajalnych form Zn i Fe korzenie roślin mogą indukować biofizykochemiczne przemiany w rizosferze, które zwiększają ich dostępność i pobieranie z podłoża. Na przykład przy niedoborze Fe^{2+} korzenie roślin dwuliściennych, a także niektórych jednoliściennych (z wyjątkiem traw), reagują podwyższonym wydzielaniem substancji redukujących (np. kwas kofeinowy), co przyczynia się do lepszego przyswajania żelaza, przy czym efektywność substancji redukujących Fe zależy w dużym stopniu od pH rizosfery [17]. Korzenie wielu gatunków roślin jednoliściennych z rodziny *Gramineae*, rosnące w warunkach niedostatecznego zaopatrzenia w Fe i Zn, wykształcają fizjologiczno-metaboliczne przystosowania, przejawiające się syntetyzowaniem związków chelatujących, zwanych fitosideroforami. Ich rola polega na wiązaniu Fe^{3+} , a także Zn^{2+} i Cu^{2+} , w celu zwiększenia dostępności tych pierwiastków w warunkach ich niedoboru w glebie [17, 22, 24]. Efektywność fitosiderofor w przyswajaniu Fe i Zn jest w mniejszym stopniu zależna od pH niż redukcja Fe powodowana przez substancje redukujące u roślin dwuliściennych. Zdolność wydzielania fitosiderofor przez rośliny rosnące na glebach zasadowych jest zależna od stopnia ich odporności na chlorozę żelazową [17].

Mikroorganizmy w ryzosferze

Bardzo dużą rolę w dostępności składników mineralnych przypisuje się także oddziaływaniu mikroorganizmów mikoryzowych i niemikoryzowych [12, 15, 21]. Z kolei duży wpływ na populację i aktywność mikroorganizmów w ryzosferze ma stan odżywienia roślin. Mikroorganizmy zwiększają efektywność wydzielin korzeniowych [4] i poprzez to mogą ułatwiać przyswajalność składników mineralnych i stymulować wzrost roślin. Wydzieliny korzeniowe stymulują aktywność mikroorganizmów, które mogą pozytywnie lub negatywnie oddziaływać na wzrost roślin m.in. poprzez ich wpływ na rozwój korzeni, udostępnianie lub unieruchamianie składników mineralnych, rozkład wydzielin korzeniowych i in. Korzenie wydzielają organiczne związki węgla, dlatego populacja mikroorganizmów, szczególnie bakterii, jest większa w ryzosferze niż poza nią. W wyniku obecności wydzielin korzeniowych do ryzosfery aktywność mikroorganizmów w ryzosferze wzrasta od 5 do 50 razy w porównaniu do ich aktywności w otaczającej glebie. Największy wpływ na rodzaj i aktywność mikroorganizmów w ryzosferze ma pH i zawartość składników pokarmowych w ryzosferze. Na przykład niedobór niektórych pierwiastków (np. K, Fe), a także odżywanie roślin NH_4^+ zwiększa liczbę bakterii w ryzosferze [23]. Obniżenie pH ryzosfery (np. na skutek nawożenia amonowego) może powodować zwiększoną przyswajalność i pobieranie krzemu, a tym samym zwiększać odporność roślin na niektóre choroby grzybowe, np. mączniaka. Mikroorganizmy mogą wpływać bezpośrednio na stan odżywienia roślin poprzez wytwarzanie substancji pokarmowych lub zwiększających przyswajalność składników pokarmowych. Mikroorganizmy te traktowane są jako biologiczne czynniki nawożeniowe (biofertilizers). Bakterie mogą zwiększać masę i powierzchnię korzeni, a przez to ułatwiać pobieranie przez rośliny trudno rozpuszczalnych składników mineralnych (np. fosforu). Mikroorganizmy mogą także stymulować wzrost roślin poprzez wydzielanie regulatorów wzrostu i fitosiderofor. Bakterie *Azospirillum* produkują auksyny, które zwiększają powierzchnię korzeni (wzrasta długość korzeni, liczba korzeni bocznych, liczba i długość korzeni włosnikowych), co przyczynia się do lepszego stanu odżywienia roślin [19].

Dobrym przykładem wpływu mikroorganizmów na pobieranie składników mineralnych w ryzosferze jest mangan. Zakwaszenie ryzosfery zwiększa ilość aktywnego Mn^{2+} i jego pobieranie przez rośliny. W wypadku braku Mn^{2+} , a jednocześnie dostatecznej ilości niedostępnych dla roślin tlenków manganu (MnO_2), korzystna jest obecność bakterii redukujących mangan. W warunkach niskiego pH ryzosfery niektóre mikroorganizmy mogą również utleniać Mn^{2+} bardziej niż inne niebiologiczne utleniacze. Dlatego duża ilość mikroorganizmów utleniających mangan w ryzosferze może zmniejszać toksyczność Mn u roślin rosnących na glebach kwaśnych oraz słabo przewietrzanych i podmokłych. Obecność bakterii utleniających mangan w ryzosferze jest zależna od gatunku i odmiany roślin oraz wrażliwości korzeni na infekcje powodowane przez patogenny glebowe [18].

Najbardziej powszechną formą współżycia mikroorganizmów z roślinami wyższymi jest mikoryza [1]. Najważniejszą cechą grzybów mikoryzowych jest ich zdolność do tworzenia pomostu pomiędzy glebą i rośliną. Strzępki grzybów penetrują i kolonizują komórki korzeni gospodarza, równocześnie strzępki znajdujące się w glebie nawiązują bezpośredni kontakt z fazą stałą gleby. W ten sposób pośredniczą w uruchamianiu przepływu składników pokarmowych między rośliną i glebą. Rośliny z kolei przez wydzieliny korzeniowe dostarczają do gleby substraty o charakterze pokarmowym i energetycznym, wykorzystywane przez mikroorganizmy mikoryzowe [10]. Większość gatunków roślin żyje w symbiozie z grzybami mikoryzowymi, a wiele roślin w ogóle nie może się rozwijać bez zainfekowania ich grzybami mikoryzowymi. Gatunki grzybów infekujących korzenie są zwykle ściśle lub całkowicie zależne od gatunku rośliny — gospodarza. Istnieją dwa rodzaje mikoryzy — endomikoryza i ektomikoryza.

Rośliny zielne tworzą głównie endomikoryzy typu wezikularno-arbuskularnego (VAM vesicular-arbuscular mycorrhiza). Strzępki grzybni po przeniknięciu przez warstwę komórek epidermalnych rozrastają się pomiędzy komórkami tkanki korzeniowej albo przerastają z komórki do komórki, nie wchodząc do walca osiowego i wiązek przewodzących [10]. Udział mikoryzy w mineralnym odżywianiu się roślin jest trudny do ustalenia, ale niekiedy określa się go na podstawie ilości składników mineralnych pobranych przez mikoryzowe i niemikoryzowe gatunki roślin, w przeliczeniu na jednostkę długości korzeni lub jednostkę suchej masy korzeni [5]. Grzyby endomikoryzowe pozytywnie wpływają na wzrost i morfologię korzeni (korzenie grubsze z mniejszą liczbą włosników, większa powierzchnia korzeni), mogą wpływać na poziom niektórych fitohormonów (np. ABA) oraz wpływać na ilość składników mineralnych pobieranych przez rośliny. Zasiedlenie korzeni przez grzyby mikoryzowe przyczynia się do sprawniejszego pobierania szczególnie fosforu i fakt ten ma duże znaczenie dla roślin rosnących na glebach o małej dostępności tego składnika. Mikoryza u kukurydzy zwiększa pobieranie nie tylko P, ale także Zn i Cu [11].

Drugim typem mikoryzy jest ektomikoryza i jest ona bardzo powszechna u drzew z rodzin *Pinaceae*, *Betulace* i *Fagaceae*, mających duże znaczenie w ekosystemach leśnych. Strzępki grzyba oplatają szczególnie korzenie roślin, tworząc pseudotkankę, tzw. mufkę. Niektóre z nich wrastają w apopląście do zewnętrznych warstw korzenia, a nawet aż do walca osiowego, tworząc tzw. sieć Hartiga, ale nigdy nie wrastają do plazmy komórki. Dla pobierania składników mineralnych bardzo ważna jest zewnętrzna część grzybni, która może się różnie rozrastać, w zależności od gatunku grzybów ektomikoryzowych. Na przykład, do pobierania fosforu niezbędne są kwaśne fosfatazy pochodzenia grzybowego. Niektóre gatunki grzybów ektomikoryzowych wydzielają kwas szczawiowy i poprzez to mogą efektywnie uruchamiać fosfor z trudno rozpuszczalnych fosforanów wapnia. Przez wytrącanie szczawianu wapniowego mogą również zabezpieczać roślinę przed nadmierną akumulacją wapnia [14]. Ponadto, ektomikoryzowe gatunki drzew, poprzez wykształcenie zewnętrznej powierzchni grzybni, mogą brać udział w pobieraniu wody przez rośliny gospodarza, co ma bardzo istotne znaczenie w zwiększaniu tolerancji na stres suszy.

Podsumowanie

Procesy biologiczne i chemiczne zachodzące w ryzosferze mają istotny wpływ na wzrost i rozwój roślin oraz na adaptacje roślin do niekorzystnych warunków glebowych, takich jak niedobór składników mineralnych w glebie, zasolenie, zakwaszenie, stres suszy, nadmiar wody i in. Obserwowany w ostatnich latach duży postęp wiedzy i badań na temat procesów zachodzących w ryzosferze oraz udowodniona zależność między nią a rozwojem korzeni i całej rośliny powinien znaleźć praktyczne wykorzystanie w produkcji roślin. Badania ryzosfery powinny być rozwijane poprzez integrowanie takich dziedzin wiedzy, jak gleboznawstwo, mikrobiologia, fizjologia roślin, chemia rolna, hodowla, genetyka, ochrona roślin i in. Lepsze poznanie i zrozumienie mechanizmów regulujących procesy zachodzące w ryzosferze ułatwi stworzenie uniwersalnych modeli symulujących pobieranie składników mineralnych przez rośliny oraz zmodyfikowanie obecnych lub opracowanie nowych zaleceń w nawożeniu roślin.

Literatura

- [1] Czajkowska-Strzemska J. 1988. Mikoryza roślin użytkowych, Warszawa PWN.
- [2] Dinkelaker B., Hengeler Ch., Marschner H. 1995. Distribution and function of proteoid roots and other root clusters. *Bot. Acta* 108: 183–200.
- [3] Dinkelaker B., Romheld V., Marschner H. 1989. Citric acid secretion and precipitation of calcium citrate in the rhizosphere of white lupine (*Lupinus albus* L.). *Plant, Cell and Environment* 12: 285–292.
- [4] Gardner W.K., Barber D. A., Parbery D.G. 1983. Non-infecting rhizosphere microorganisms and the mineral nutrition of temperate cereals. *J. Plant Nutr.* 6: 185–199.
- [5] Gnekow M.A., Marschner H. 1989. Influence of the fungicide pentachloronitrobenzene on VA-Mycorrhizal and total root length and phosphorus uptake of oats (*Avena sativa*). *Plant and Soil* 114: 91–98.
- [6] Haussling M., Jorns C.A., Lehmbecker G., Hecht-Buch-Holz Ch., Marschner H. 1988. Ion and water uptake in relation to root development in Norway spruce (*Picea abies* L.) *Journal of Plant Physiology* 133: 486–491.
- [7] Hoffland E., Findenegg G. R., Nelemans J.A. 1989. Solubilization of rock phosphate by rape. II. Local root exudation of organic acids as a response to P-starvation. *Plant and Soil*. 133: 161–165.
- [8] Jungk A., Claassen N. 1989. Availability in soil and acquisition by plants as the basis for phosphorus and potassium supply to plants. *Z. Pflanzenernaehr. Bodenk.* 152: 151–157.
- [9] Kafkafi, Chair U., Welch R.M., Norvell W.A., Zasoski R.J., Baligar V.C. 1992. Assessment of the current knowledge concerning the chemistry and biology of the root-soil interface. *Journal of Plant Nutrition* 15(6,7): 19–22.

- [10] Kobus J., Księżniak A. 1997. Mikoryza wezikularno-arbuskularna roślin zielonych. *Post. Nauk Rol.* 5: 73–90.
- [11] Kothari S.K., Marschner H., Romheld V. 1990. Direct and indirect effects of VA-mycorrhiza and rhizosphere microorganisms on mineral nutrient acquisition by maize (*Zea mays* L.) in a calcareous soil. *New Phytologist* 116: 637–645.
- [12] Kurek E., Kobus J. 1990. Korzystne i szkodliwe oddziaływanie mikroflory na wzrost i rozwój roślin. *Post. Mikrobiol.* 29: 103–123.
- [13] Lynch J.M. 1990. Beneficial interactions between micro-organisms and roots. *Biotech. Adv.* 8: 335–346.
- [14] Malajczuk N., Cromack Jr. K. 1982. Accumulation of calcium oxalate in the mantle of ectomycorrhizal roots of *Pinus radiata* and *Eucalyptus marginata*. *New Phytologist* 92: 527–532.
- [15] Marschner H. 1995. The soil — root interface (rhizosphere) in relation to mineral nutrition. Mineral nutrition of higher plants, Second edition, Academic Press, London, UK. 1995: 537–595.
- [16] Marschner H., Romheld V., Zhang F.S. 1990. Mobilization of mineral nutrients in the rhizosphere by root exudates. Transactions 14th Intern. Congress of Soil Science, Kyoto, Japan, August 12–18, 1990, Vol. II: 158–163.
- [17] Marschner H., Treeby M., Romheld V. 1989. Role of root-induced changes in the rhizosphere for iron acquisition in higher plants. *Z. Pflanzenernaehr. Bodenk.* 152: 197–204.
- [18] Marschner H. 1988. Mechanism of manganese acquisition by roots from soils. In: Manganese in Soils and Plants, Kluwer Academic Publishers Dordrecht, The Netherlands: 191–204.
- [19] Marschner H., Romheld V., Kissel M. 1986. Different strategies in higher plants in mobilization and uptake of iron. *Journal of Plant Nutrition* 9: 695–713.
- [20] Marschner H., Romheld V. 1983. In vivo measurement of root-induced pH changes at the soil-root interface: *Z. Pflanzenphysiol.* 111: 241–251.
- [21] Read D.J. 1991. Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia* 47: 376–391.
- [22] Takagi S., Nomoto K., Takemoto T. 1984. Physiological aspect of mugineic acid, a possible phytosiderophore of graminaceous plants. *Journal of Plant Nutrition* 7: 496–477.
- [23] Trolldenier G. 1989. Plant nutritional and soil factors in relation to microbial activity in the rhizosphere, with particular emphasis on denitrification. *Z. Pflanzenernaehr. Bodenk.* 152: 223–230.
- [24] Zhang F., Romheld V., Marschner H. 1989. Effect of zinc deficiency in wheat on the release of zinc and iron mobilizing root exudates. *Z. Pflanzenernahr. Bodenk.* 152: 205–210.

Importance of the rhizosphere in mineral plant nutrition

Key words: microbial activity, mycorrhizas, nutrient uptake, rhizosphere, root exudates

Summary

The biology and chemistry of the soil-root interface (rhizosphere) has recently received increased attention. Of special interest is the identification and quantification of organic and inorganic root exudates, which may alter the flow of nutrients in the rhizosphere mainly *via* soil pH and ionic concentration changes in the rhizosphere soil. Release of inorganic ions, such as H^+ and HCO_3^- , resulted from ion uptake by roots directly affects the pH of rhizosphere soil what can modify the acquisition of nutrients by plants. Exudation of organic compounds by roots may influence the ion solubility and uptake through their indirect effects on microbial activity, physical properties of rhizosphere and dynamics of root growth and directly through the acidification, chelation, precipitation and oxidation-reduction reactions in the rhizosphere. Plant roots release a variety of organic substances; however, the water soluble compounds are most readily decomposable substances which serve as a source of nutrients for microbial populations of microorganisms colonizing root surface. The microorganisms in turn can affect the growth and physiology of plants either directly *via* various microbial metabolites or by modifying the soil-root interface environment. Although the rhizosphere studies are difficult, understanding the biology and chemistry of rhizosphere is essential to determining the mobility and availability of mineral elements at the soil-root interface and their impact on plant nutrition.

*Adres do korespondencji:
prof. dr hab. Stanisław Mercik
Katedra Chemii Rolniczej SGGW
ul. Rakowiecka 26/30
02-528 Warszawa*