

RHIZOSFÉRA – PROSTOR PROPOJUJÍCÍ NADZEMNÍ A PODZEMNÍ ČÁST EKOSYSTÉMU

EVA KAŠTOVSKÁ

doc. Mgr. EVA KAŠTOVSKÁ, PhD.

Zabývá se půdními procesy - především interakcemi mezi rostlinami a půdními mikroorganismy a mikrobiální procesy zodpovědnými za dekompozici rostlinných vstupů, přeměny a mineralizaci uhlíku a dusíku a tvorbu půdní organické hmoty. Vedle výzkumu se věnuje také výuce a vedení studentů na Přírodovědecké fakultě JU.

VÝZNAM PŮDY

Půda je základem suchozemských ekosystémů. Je unikátním živým systémem, který nejsme schopni žádnou pokročilou technologií vyrobit, ani zcela nahradit jeho fungování a služby, které poskytuje. Půda byla historicky ceněna hlavně kvůli své produkční funkci. Kvůli půdě vedli lidé války. Připravit nepřítele o půdu znamenalo připravit ho o obživu. Ztráta úrodnosti půdy vedla k úpadku vyspělých civilizací. Kromě toho půda poskytuje mnoho dalších služeb, které doceňujeme až dnes. Dlouhodobě poutá obrovské množství uhlíku a živin ve formě půdní organické hmoty. Díky ní je schopná zadržet velké množství vody a má rovněž významné čistící schopnosti. Je životním prostředím nespočtu druhů půdních organismů i zdrojem mikroorganismů, ze kterých lze potenciálně získat nové biologicky aktivní látky. Zároveň je i prostředím uchovávajícím naše biologické a kulturní dědictví.

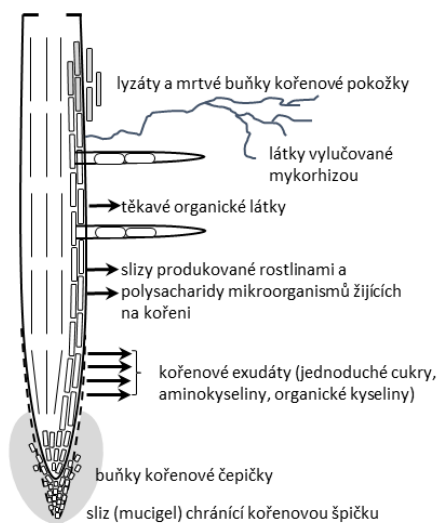
PŮDA JAKO ZDROJ ŽIVIN PRO ROSTLINY

Půda umožňuje růst rostlin. Už děti na základních školách se učí, že rostlina se pomocí svých kořenů „ukotví“ v půdě a čerpá odsud vodu a v ní rozpuštěné živiny. Pokud pomíneme ornou půdu, kterou jsme v podstatě degradovali na pouhý pasivní substrát, do kterého zasejeme, ale zároveň dodáme potřebné živiny ve formě minerálních hnojiv, tak to tak zcela jednoduché není. Půdy přirozených či polopřirozených systémů, kam činnost člověka významně nezasahuje, jsou na dusík a fosfor poměrně chudé. Naprostá většina živin je navíc vázána v komplexních organických látkách, jejichž hlavním zdrojem je materiál rostlinného původu. Rostliny ale nedokážou živiny ve složitých organických formách využít. Pomocí kořenů dokážou přijímat jen minerální formy dusíku – dusičnanové a amonné ionty, pří-

padně jednoduché aminokyseliny. V tomto ohledu jsou odkázané na aktivitu celé řady půdních organismů, především pak půdních mikroorganismů (hub a bakterií). Ty jako jediné dokážou štěpit vysokomolekulární organické látky pomocí extracelulárních enzymů na jednoduché sloučeniny a nakonec z nich uvolní živiny ve formách dostupných pro rostliny.

ROSTLINA PODPORUJE AKTIVITU PŮDNÍCH MIKROORGANISMŮ VYLUČOVÁNÍM ORGANICKÝCH LÁTEK

Vztah rostlin a půdních mikroorganismů je oboustranný. Rostliny potřebují živiny v jednoduchých rozpustných formách, které jsou v půdě vzácné. Za jejich zajištění „platí“ půdním mikroorganismům organickým materiálem, ze kterého potřebují tyto živiny získat, a který je zároveň pro mikroorganismy zásadní potravou. Tento vztah funguje nejtěsněji ve vegetační sezóně, kdy rostliny aktivně rostou a pro budování své biomasy potřebují velký přísun živin. Jsou tedy závislé na neustálé a intenzivní spolupráci půdních mikroorganismů. Platidlem, kterým stimuluje mikrobiální aktivitu, ale není opad-viditelný rostlinný vstup do půdy tak, jak si lidé tradičně představují. Rostlinná biomasa, která z velké části skončí po sezóně jako opad, se vlastně teprve tvoří. Loňský opad je naopak již zčásti rozložen, zbaven jednoduchých a z pohledu mikroorganismů těch nejlákavějších látek. Jeho hůře rozložitelné zbytky (především lignocelulózové komplexy) již obsahem energie ani dusíků nepostačují mikroorganismům k náročné syntéze extracelulárních rozkladných enzymů. Ve vegetační sezóně vše probíhá skrytě, přímo v půdě, a organická hmota produkovaná v tu dobu rostlinou na podporu mikrobiální aktivity je pouhým okem neviditelná. Jakmile se rostlina na počátku vegetační



Obr. 1. Různé typy organických sloučenin, které vylučuje živý kořen do půdy během vegetační sezóny, se souhrnně nazývají rhizodepozice. Patří sem celá škála látek od jednoduchých, nízkomolekulárních látek nazývaných kořenové exudáty, přes těkavé organické látky, enzymy, hormony atd., až po složité polymerní látky pocházející z mrtvých buněk kořenové pokožky nebo slizovité látky sloužící k ochraně rostoucího kořene. Nejvíce látek včetně snadno rozložitelných kořenových exudátů se do půdy uvolňuje v okolí kořenové špičky, ze starších částí kořene se do půdy dostávají spíše komplexnější látky.

sezóny probudí a začne fotosyntetizovat, část asimilátů posílá pod zem, aby podpořila růst a aktivitu kořenů. Živé kořeny pak začnou v podstatě nepřetržitě vylučovat do půdy celou škálou organických látek různého složení a různého určení. Tyto látky jsou souhrnně nazývány rhizodepozice (viz obr. 1). Patří k nim primární metabolity, především jednoduché cukry, aminokyseliny, případně další nízkomolekulární látky jako organické kyseliny, které „unikají“ do půdy přes kořenové vlášení a v okolí rostoucích kořenových špiček, kde není vytvořena bariéra proti ztrátě látek. Tyto látky – kořenové exudáty – mohou tvořit až polovinu rhizodepozice a rostlina v nich „ztrácí“ kolem 10 % fixovaného uhlíku. K nim se přidává celá škála dalších organických látek vylučovaných kořeny aktivně. Patří k nim enzymy, hormony, látky pomáhající s příjmem živin (fytosiderofory - látky vytvářející rozpustné sloučeniny s kovy, zajišťující příjem železa, zinku, vápníku, hořčíku a dalších živin, karboxylové kyseliny regulující pH a usnadňující příjem fosforu, apod.), různé sekundární metabolity, slizovité látky chránící rostoucí kořenové špičky proti oděru, celé buňky olupující se z kořenové čepičky či

lyzáty z odumírajícího kořenového vlášení. Složení rhizodepozice napovídá, že jde o materiál bohatý uhlíkem, ale s relativně nízkým obsahem živin. Oproti opadu má ale příznivější molekulární složení a látky v ní obsažené jsou energeticky bohatší. Kořeny ovlivňují své blízké okolí i jinými aktivitami. Dýchají – spotřebovávají kyslík a produkují oxid uhličitý, čerpají vodu a v ní rozpuštěné živiny, které vyměňují za jiné ionty, ovlivňují půdní reakci (pH), kořeny mokřadních rostlin své okolí okysličují. Kořeny fotosynteticky aktivních rostlin tak prostřednictvím vylučování rhizodeponií a dalších aktivit vytvářejí ve svém okolí zcela specifické prostředí, které se nazývá rhizosféra.

RHIZOSFÉRA – PŮDA OVLIVNĚNÁ ČINNOSTÍ KOŘENŮ

Rhizosféra je půda v bezprostředním okolí kořenů, která je ovlivněna jejich aktivitou. Nemá jasně určené hranice, protože různé kořenové aktivity ovlivňují okolní půdu do různé vzdálenosti. Pohyblivost různých živin se liší – kationty vázané na půdní částice přijímá kořen jen z bezprostřední blízkosti, mobilní dusičnany pak z mnohem větší vzdálenosti. Plyny přijímané a vylučované kořenem pak mohou pronikat v půdě také poměrně daleko a unikat až do volné atmosféry. Rhizodepozice ovlivňuje jen bezprostřední okolí kořene, odhaduje se 2-5 mm, protože většina látek je velmi rychle spotřebována mikroorganismy sídlícími na jejich povrchu nebo v blízkém okolí. Pro účely zkoumání oživení a složení rhizosféry je většinou odebírána půda, která ulpí na kořenech po jejich mírném oklepání (viz obr. 2). V půdním prostředí je odhadováno, že rhizosféra může tvořit 5-25 % objemu půdy, podle typu ekosystému – biomasy kořenů, hloubky a intenzity prokořenění (viz obr. 3).

RHIZOSFÉRA – PROSTŘEDÍ S UNIKÁTNÍM SLOŽENÍM MIKROBIÁLNÍHO SPOLEČENSTVA, UTVÁŘENÉ ČINNOSTÍ KOŘENŮ

Rhizosféra představuje z pohledu půdních mikroorganismů výborně zásobený obchodní dům, hotspot aktivity v půdě. Díky neustálému přísunu organických látek je oživení rhizosféry vyšší a složení rhizosféryho společenstva mikroorganismů se výrazně liší od okolní půdy. Základními zástupci rhizosféryho mikrobiálního spo-

lečenstva jsou rostlinní symbioti. Jsou to mikroorganismy, které mají oplátku za svou pomoc s živinovým zásobením rostlin (a často i za další služby poskytované rostlinám, jako je příjem vody, ochrana před patogeny, zvýšená tolerance vůči toxickým látkám apod.), exkluzivní přístup k rostlinným asimilátům. Rostliny jim dovolují je čerpat přímo v kořenech. To pro ně představuje obrovskou konkurenční výhodu, protože nemusí o tyto zdroje soutěžit s dalšími členy rhizosféryho společenstva sídlícími v okolí kořenů. Nejběžnějšími symbioty jsou mykorhizní houby. Mykorhiza vytváří naprostá většina existujících rostlinných druhů a mnoho nám známých druhů hub. Mykorhizní houby částí svého těla pronikají do kořene rostliny, buď jen do mezibuněčných prostor (ektomykorhiza) nebo až do vnitřního prostoru buněk kořene (endomykorhiza), kde dochází k výměně živin a uhlíkatých látek mezi oběma partnery. Významnou částí mykorhizní houby je její externí mycelium, tedy část nacházející se



Obr. 2. Rhizosféra – část půdy v bezprostředním okolí kořenů, která je ovlivněna jejich činností.



Obr. 3. Prokořenění půdy v přirozeném travinném ekosystému a na poli (polní plodinou je zde pšenice). Obrázek ukazuje rozdíl mezi oběma systémy v hloubce a celkovém objemu půdy, která je přímo ovlivněná činností kořenů a tvoří rhizosféru. V travinném ekosystému bývá biomasa kořenů vyšší než nadzemní biomasa a kořeny ovlivňují značný objem půdy. Nadzemní a podzemní část ekosystému je tak úzce propojena. Zemědělské plodiny jako pšenice jsou vyšlechtěné tak, aby většinu biomasy investovaly do tvorby nadzemní biomasy a semen. V tom jim významně pomáhá také přihnojování minerálními hnojivy, které obsahují živiny v jednoduchých, rostlinami přijatelných formách. Nepotřebují proto tvořit rozsáhlejší kořenové systémy.

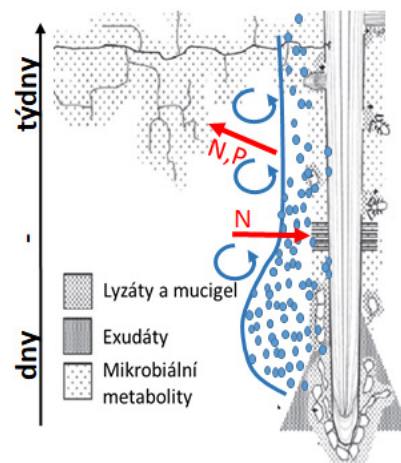
vně kořene, která je v kontaktu s okolní půdou. Rostliny si pomocí externího mycelia hub výrazně zvětšují objem půdy, ze kterého mohou získávat vodu a živiny, především fosfor a dusík. Mycelium, které je tenčí než kořeny, proniká i do mnohem menších půdních pórů, než by dokázaly samy kořeny. Většina hub vytvářejících mykorrhizu (zejména ektomykorrhizu typickou pro dřeviny a řadu kloboukatých hub) navíc produkuje řadu extracelulárních enzymů a látek, které umožňují i příjem organicky vázaných živin. Někteří další symbionti, jako například fixátoři vzdušného dusíku (hlízkové bakterie rodu *Rhizobium* či *Frankia*), žijí přímo kořenových hlízkách některých čeledí rostlin a výměnou za přímé zásobování asimiláty jim pomáhají s dusíkovou výživou. V okolí kořenů se pak selektují mikroorganismy, které dokážou rychle a efektivně využít vylučované energeticky bohaté látky. Většinou jde o rychle rostoucí druhy bakterií. Velká biomasa bakterií v rhizosféře láká predátory, především půdní prvky,

kteří svým požíváním nutí bakterie k ještě větší růstové rychlosti. Na metabolity, které bakterie a prvoci vylučují, případně na jejich odumřelé buňky, je vázána řada saprotrofních hub, tedy takových, které rozkládají mrtvou organickou hmotu. Samy nejsou tak konkurenčně zdatné, aby využily energeticky bohaté kořenové exudáty přímo, dostávají se k nim proto zprostředkovaně přes mikrobiálně přepracované sloučeniny. Saprotrofní houby se svými schopnostmi produkovat extracelulární hydrolytické i oxidativní enzymy a další látky narušující strukturu organických komplexů řadí mezi nejvýznamnější dekompozitory organické hmoty v půdě. Na rozdíl od malých a téměř nepohyblivých bakterií svými mycelii dosáhnou i na místa mimo úzkou rhizosféru, kde mohou rozkládat zbytky opadu, těžko rozložitelné chitinové schránky uhynulých živočichů či mrtvé hyfy jiných hub nebo stabilizované humusové látky. Rostliny tedy prostřednictvím rhizodepozice ovlivňují přímo i nepřímo aktivitu širokého půdního mikrobiálního společenstva. Rhizosféra samotná, ač sama představuje jen omezený objem půdy (odhaduje se méně než čtvrtina objemu půdy v ekosystému), tak vlastně určuje dění v půdě v průběhu vegetační sezóny. Okolní neovlivněná půda je ve srovnání s rhizosférou v podstatě polo-poušť. Přežívají v ní v omezené míře pomalu rostoucí mikroorganismy a mikroorganismy v klidových stádiích a čekají, až k nim voda, nějaký půdní živočich nebo rostoucí kořínek dopraví potravu.

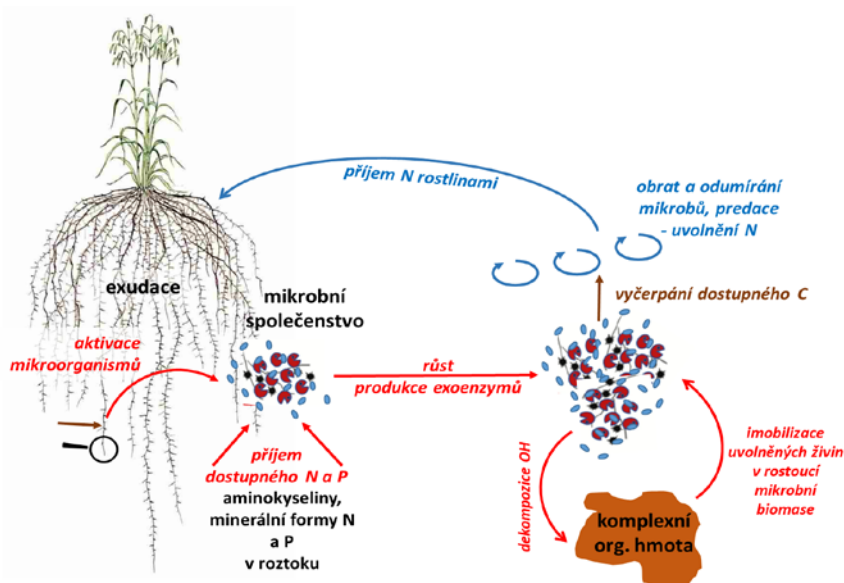
OBROVSKÁ ČASOVÁ A PROSTOROVÁ DYNAMIKA PROCESŮ V RHIZOSFÉRE

Je důležité si uvědomit, že půdní mikroorganismy, a to nejen ty volně žijící v rhizosféře, ale ani rostlinní symbionti, nejsou žádní altruisté. Při stavbě svých těl spotřebují na jednotku uhlíku ve srovnání s rostlinami mnohem více dusíku i fosforu. Živiny, které právě díky podpoře rostlin pracně získávají z rozkládající se organické hmoty, z velké části využijí samy. Rostlině uvolní jen přebytek (viz obr. 4). Jak je tedy možné, že rostlina přeci jen dostane tolik, aby mohla růst? Souvisí to s obrovskou prostorovou a časovou dynamikou dějů, které v rhizosféře probíhají. Velmi zásadní je rozdíl v délce života rostliny a mikroorganismů. Bakterie či houby, které do své biomasy zprvu zabudují většinu dostupných živin, žijí v rhizosféře jen několik dní (v případě

hub pak i týdnů) a potom odumírají a do půdy se uvolní obsah jejich buněk. Část z nich využijí jiné žijící a rostoucí buňky v populaci, ale zbytek živin může být využit rostlinami. To se děje při každé obměně mikrobiální biomasy. Jakmile rostliny uvolní živiny přijmou a zabudují do biomasy, zůstanou zde vázány do konce vegetačního období nebo i déle. A mikroorganismy, pokud chtějí nadále růst, se musí znovu snažit vydobýt pro sebe další živiny z organické hmoty v půdě. Zatímco mikroorganismy mají prvotní výhodu – dokážou si živiny uvolnit z organických komplexů a snáze je přijmou, rostliny vítězí z dlouhodobější perspektivy. Tím, že rostlina své mikroorganismy vydatně živí látkami uvolňovanými z kořenů, stimuluje jejich růst a zvyšuje rychlost obrátu jejich biomasy, a tím i rychlost a četnost uvolňování dostupných živin. Podobně funguje také predace bakterií půdními prvky. Ti část potravy využijí k získání energie a prodýchají ji a přebytek živin uvolní do půdy, kde opět nastává souměř mezi mikroorganismy a rostlinami. Kromě toho je zde ještě další důležitý aspekt. Kořeny aktivních rostlin rostou. Tím se mění poloha kořenových špiček, uvolňujících do rhizosféry největší množství jednoduchých organických látek. Z pohledu téměř nepohyblivých bakterií to vypadá, jako by jim



Obr. 4. Interakce rostlin a půdních mikroorganismů v rhizosféře je oboustranně prospěšná. Kořenové exudáty aktivují půdní mikroorganismy, které se v daném místě nacházejí. Ty začnou růst a produkovat extracelulární enzymy, které rozkládají komplexní organické sloučeniny v půdě na jednodušší. Mikroorganismy je využívají a živiny z nich zabudovávají do svých buněk. Jak kořen odrůstá, zóna zásobení půdy exudáty se posouvá jinam a velké mikrobiální společenstvo začne strádat. Z odumírajících buněk se uvolňují živiny ve formách, které mohou přijmout kořeny rostlin nebo jejich symbiotičtí partneři.



Obr. 5. Časový rámeček rhizosférických procesů. Mikroorganismy reagují na přítomnost jednoduchých organických látek velmi rychle. Minuty stačí na zrychlení dýchání, které postupně zajistí dostatek energie k růstu a produkci enzymů. Bakteriální biomasa se v bohatém prostředí rhizosféry dokáže zdvojnásobit během jednoho až několika málo dnů. Během této doby ale odroste kořenová špička - zdroj snadno přijatelných látek, mikrobiální biomasa začne strádat a odumírat a navíc je spásána půdními prvky. Živiny z ní uvolněné přijímá rostlina pomocí kořenového vlášení a pomocí externího mycelia mykorhizních hub, které osidlují starší části kořene.

do chudé vesnice nejprve přijela pojizdna prodejna plná dobrot, která se ale po čase přesouvá do další vesnice, kam za ní nelze dojít. Bakterie, které na místě v hojnosti žily, narostly a do své biomasy zabudovaly spoustu živin, začínají strádat, postupně odumírat a uvolňovat jednoduché organické látky a živiny zpět do půdy. Většinou na nich narůstají další druhy bakterií a hub, které ale tvoří mnohem menší biomasu, rostou pomaleji a živin zdaleka nepotřebují tolik. Dlouhá společná evoluce suchozemských rostlin a půdních mikroorganismů způsobila, že rostlina tuhle situaci dokáže dobře využít. Na kořenu se za odrůstající kořenovou špičkou tvoří zóna kořenového vlášení, které efektivně přijímá dostupné živiny. Objevuje se na správném místě ve správnou dobu, aby mohla absorbovat živinový pulz z odumírající mikrobiální biomasy. Ještě výše na kořeni sídlí mykorhizní houby, které pomocí externího mycelia rovněž přijímají uvolněné živiny a část jich předají rostlině (viz obr. 5).

RHIZOSFÉRA JE KAŽDOROČNÍ „SEZÓNÍ ZÁLEŽITOST“

Takto fungující dynamická rhizosféra postupně zaniká, když rostlina na konci vegetační sezóny přestává fotosyntetizovat a kořeny přestanou vylučovat rhizodeponie. Velmi těsné vztahy mezi rostlinami a půd-

ními mikroorganismy se rozvolní. Část nadzemní rostlinné biomasy sloužící v sezóně k fixaci CO₂ a také část kořenů odumírá. Ve formě pevného opadu se dostává na povrch půdy, respektive přímo do půdy. Zde se začíná součinnost půdní fauny, která ho mechanicky fragmentuje, a mikroorganismů, kteří zajišťují jeho biochemické štěpení a následnou přeměnu, rozkládat. Díky nízkým teplotám v zimním období je rozklad pomalý, mikroorganismy živící se opadem velmi pomalu rostou a uvolněné živiny ukládají ve své biomase. Situaci mění přechod ze zimy do jarního období, který s sebou nese tání sněhu a významnou změnu teploty půdy. Způsobuje odumírání velké části mikrobiálního společenstva adaptovaného na zimní podmínky. Uvolní se přitom velké množství živin, které částečně odtéká z půdy s tajícím sněhem, ale zároveň je rychle spotřebováváno probouzejícími se rostlinami. Ty si pak opět postupně prostřednictvím rhizodeponií přebudují a zformují „své vlastní“ rhizosférické společenstvo.

POCHOPENÍ VZÁJEMNÝCH INTERAKCÍ ROSTLIN A ORGANISMŮ V RHIZOSFÉRE JE JEDNÍM Z KLÍČŮ EFEKTIVNÍ OCHRANY PŘÍRODY

Půda, její kvalita, oživení a půdní procesy, jsou spolu s klimatickými podmínkami klí-

čem k výsledné podobě ekosystému. Co by tedy měli lidé pracující v ochraně přírody vědět o půdě a rhizosféře? Rhizosféra je prostředí, které rostliny během vegetační sezóny formují v okolí svých kořenů – prostředí, kde se fyzicky setkává a propojuje nadzemní a podzemní část ekosystému. Je charakteristická vysokou aktivitou a intenzivní, oboustranně prospěšnou výměnou látek mezi kořeny rostlin a symbiotickými i volně žijícími půdními mikroorganismy. Rhizosféra se do této podoby vyvinula a funguje díky dlouhé koevoluci suchozemských rostlin a mikroorganismů v půdním prostředí. Kořeny fotosyntetizujících rostlin prostřednictvím řady organických látek vylučovaných do půdy selektují ze spektra přítomných půdních mikroorganismů, utvářejí ve svém bezprostředním okolí unikátní rhizosférické společenstvo a stimulují jeho aktivitu. Zásobením energeticky bohatými látkami umožňuje mikroorganismům syntetizovat extracelulární enzymy, pomocí nichž rozkládají komplexní organické látky na jednodušší a využívají je k růstu. Rychlý a efektivní růst mikroorganismů je nezbytnou podmínkou pro vznik stabilní půdní organické hmoty. Prostorová a časová dynamika rhizosférických procesů vede k uvolnění živin ve formách dostupných pro rostliny. Vztah mezi rostlinami a rhizosférickým mikrobiálním společenstvem je velmi těsný, což zajišťuje efektivní retenci živin v systému a zabraňuje jejich zbytečným ztrátám. Rhizosférické procesy řídí fungování půdy ve vegetační sezóně a zároveň kontrolují rostlinnou produkci limitovanou dobrou živin. Je třeba chápat, že žádná rostlina, žádný rostlinný druh nefunguje jen sám pro sebe, ale je součástí širokých vzájemných vztahů. Mnohé z těchto vztahů jsou pouhým okem neviditelné, odehrávají se pod zemí – v rhizosféře, ale rozhodují o výskytu a zachování jednotlivých rostlinných druhů ve společenstvu i o podobě a fungování celého ekosystému. Ochranná péče může být úspěšná jen v případě, pokud si bude vědoma celistvosti a komplexnosti systémů, které jsou předmětem ochrany. Při druhové ochraně rostlin nebo cenných biotopů je nutné se zaměřit na to, že podoba nadzemní části ekosystému je významně ovlivňována a regulována kvalitou a fungováním půdního prostředí.