

Grzyby jako kluczowy element glebowej sieci troficznej

Małgorzata Sławska

Abstrakt. Grzyby występują licznie we wszystkich piętrach lasu, ale zdecydowanie najobficiej w ściółce i wierzchnich warstwach gleby. Ogólna dostępność grzybów oraz ich walory odżywcze sprawiają, że w środowisku ściółkowo-glebowym dziesiątki gatunków z różnych grup taksonomicznych odżywiają się różnymi częściami grzybów. Należy tu wymienić przede wszystkim larwy owadów, głównie muchówek oraz skoczogonki i wybrane grupy roztoczy. Grzyby zjadane są również przez mikrofaunę glebową, czyli organizmy o bardzo niewielkich rozmiarach takie jak nicienie i wazonkowce, ale także przez znacznie od nich większe dżdżownice. Dla bardzo wielu bezkręgowców różne części grzybów to jedyny pokarm, jaki pobierają. Dla pozostałych jest to ważny składnik diety wzbogacany również innym pożywieniem. Często martwa materia organiczna zjadana jest przez bezkręgowce pod warunkiem, że jest gęsto poprzerastana grzybnią i wstępnie rozłożona przez enzymy wydzielane przez grzyby. W glebie można też spotkać grzyby, które same potrafią zapolować na bogate w azot bezkręgowce ściółkowo-glebowe.

Słowa kluczowe: grzyby, bezkręgowce, mikrofauna, ściółka, gleba, zależności pokarmowe

Abstract. Fungi as a key component of soil food web. Fungi occur numerously in all forest strata, but definitely plentifully they are present in litter and top layers of soil. General availability of fungi and their nutritional values cause that in the litter and soil environment tens of species belonging to many taxa feed on various parts of fungi. The larvae of insects, mainly fly, springtails and selected groups of mites are among the most numerous. Fungi are also eaten by microfauna such as nematodes and enchytraeids but also by much bigger earthworms. Fungi, for many invertebrates are the only food they consume, for others they are important component of diet supplemented by other resources. Very often dead organic matter is consumed by invertebrates only when it is overgrown by fungi and initially decomposed. Predatory fungi, which are able to hunt epigeic and soil invertebrates, are also present in soils.

Keywords: fungi, invertebrates, microfauna, litter, soil, trophic relationships

Wstęp

W glebach leśnych grzyby stanowią zdecydowaną większość mikroorganizmów, zwłaszcza w kwaśnych glebach z próchnicą typu mor. W lasach grzyby mogą stanowić do 20% masy rozkładającej się materii organicznej i szczególnie obficie występują w poziomie fer-

mentacyjnym, gdzie tworzą gęstą sieć białych, żółtych i ciemno zabarwionych sznurów dobrze widocznych gołym okiem. Obecne są również w warstwie L i H poziomu organicznego oraz warstwie mineralnej, ale znacznie mniej licznie (Lavelle i Spain 2001). W badaniach drzewostanów sosnowych w Szkocji długość strzępek grzybów w 1 cm³ gleby w poziomie humifikacyjnym określono na 5,6 m (Burgess 1963 za Kimmins 1987). W biomach zdominowanych przez rośliny EMF extramatrykalna grzybnia może stanowić 30% biomasy mikroorganizmów i 80% biomasy grzybowej (Högberg i Högberg 2002).

Ogólna dostępność grzybów oraz ich walory odżywcze sprawiają, że w środowisku ściółkowo-glebowym dziesiątki gatunków z różnych grup taksonomicznych odżywia się różnymi częściami grzybów. Dla bardzo wielu bezkręgowców różne części grzybów to jedyny pokarm, jaki pobierają. Dla pozostałych jest to ważny składnik diety wzbogacany również innym pożywieniem. Często martwa materia organiczna zjadana przez bezkręgowce pod warunkiem, że jest gęsto poprzestana grzybnią i wstępnie rozłożona przez enzymy wydzielane przez grzyby (Lavelle i Spain 2001). W relacji grzyb – fauna korzyści są obustronne, bo i grzyby podgryzane przez bezkręgowce, odnoszą z tego tytułu pewne korzyści. Bezkręgowce istotnie przyczyniają się do rozprzestrzeniania propaguli grzybów umożliwiając kolonizację nowych stanowisk. Ponadto fauna zjadając grzyby i wydalając odchody uwalnia składniki pokarmowe zawarte w strzępkach grzybów a samą grzybnię z fazy zastoju konkurencyjnego (Lavelle i Spain 2001).

Celem pracy jest przedstawienie głównych taksonów bezkręgowców ściółkowo-glebowych żerujących na grzybach i omówienie ich roli w glebowej sieci troficznej.

Wiedza na temat relacji między tymi organizmami a grzybami jest bardzo słabo rozpowszechniona mimo, że biologia gleb to dziedzina badań rozwijająca się intensywnie od ponad pół wieku a literatura na temat udziału i znaczenia różnych organizmów w procesach zachodzących w glebie jest imponująca.

Metody badań glebowej sieci troficznej

Glebowa sieć troficzna to układ bardzo złożony, zbudowany z wielu długich łańcuchów pokarmowych. Poszczególne elementy tych łańcuchów to w większości organizmy o niewielkich rozmiarach ciała, które prowadzą skryty tryb życia i wykazują wyraźną sezonową dynamiką liczebności. Z tego względu badanie glebowej sieci troficznej nie jest zadaniem łatwym (Brose i Scheu 2014). Również określenie masy zasobów pokarmowych dostępnych w środowisku glebowym, zwłaszcza tych pochodzenia korzeniowego jest metodycznie skomplikowane.

Wcześniejsze badania zależności pokarmowych polegały głównie na analizie treści pokarmowej jelit i odchodów bezkręgowców. Mnogość i różnorodność zasobów obecnych w środowisku ściółkowo-glebowym oraz różny stopień ich rozkładu znacznie utrudniają identyfikację pokarmu. Wśród glebowych konsumentów wiele taksonów stosuje zewnętrzny tryb trawienia, co wyklucza je z tego typu badań. Ponadto, opis łańcuchów pokarmowych jest znacznie utrudniony ze względu na to, że wiele taksonów pobiera pokarm z różnych poziomów troficznych. Mimo to, fizyczna analiza zawartości jelit i odchodów uzupełniona przez bezpośrednie obserwacje żerujących organizmów, dostarczyła wiele, nadal aktualnych danych na temat diety wielu grup organizmów glebowych (Lavelle i Spain 2001). Stosowane od niedawna molekularne analizy treści pokarmowej spektakularnie zwiększyły rozdziel-

czość wyników i pozwalają na uzyskanie niezwykle szczegółowych informacji na temat pokarmu różnych taksonów (Ferlian i in. 2015).

Badania preferencji pokarmowych przez wiele dziesięcioleci prowadzono przy pomocy testów wyboru w warunkach laboratoryjnych. Wczesne eksperymenty polegały na podawaniu w hodowlach różnych rodzajów pokarmu i obserwacji. Nowsze rozwiązania techniczne polegają na zastosowaniu urządzeń z tubami wypełnionym różnym substratem i pokarmem (Lavelle i Spain 2001, Bonkowski i in. 2000). Uzyskane wyniki istotnie zwiększyły wiedzę na temat odżywiania się zwierząt glebowych ale metodyczne ograniczenia miały zbyt duży wpływ na wyniki eksperymentów.

Aktualnie w badaniach zależności pokarmowych stosowane są nowoczesne metody takie jak analiza stałych izotopów oraz analiza fosfolipidowych kwasów tłuszczowych (PLFA). Pierwsza z metod bazując, na proporcjach izotopów $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ oraz $^{13}\text{C}/^{14}\text{C}$, pozwala na wyróżnianie grup troficznych w obrębie badanych taksonów (Scheu i Falca 2000, Pollierer i in. 2009), określenie pochodzenia użytkowanych zasobów (korzeniowego lub ściółkowego) oraz ujawnia wysoki stopień skomplikowania nisz troficznych taksonów uznawanych dotychczas za detrytusożerne (Schneider i in. 2004, Maraun i in. 2011). Często jednak interpretacja wyników jest utrudniona ze względu na niedostateczną znajomość sygnatur izotopowych wielu substratów i organizmów takich jak na przykład grzyby ektomykoryzowe i bakterie. Jednocześnie wiele różnych organizmów powszechnie występujących w środowisku glebowym ma bardzo podobne proporcje izotopów $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ i $^{13}\text{C}/^{14}\text{C}$ (Pollierer i in. 2009).

Kwasy tłuszczowe (PLFA, FA) są intensywnie używane do badań struktury mikroorganizmów glebowych. Odżywiający się nimi bezkręgowce zawierają PLFA zarówno w przewodzie pokarmowym jak i tkankach ciała (w formie zmienionej lub nie). Pozwala to na identyfikację rodzaju pobieranego przez nie pokarmu oraz śledzenie związków troficznych w obrębie łańcucha pokarmowego (Ruess i Chamberlain, 2010). Z wykorzystaniem PLFA można śledzić przedmieszczanie się zasobów węgla w glebie do wyższych poziomów troficznych oraz badać zróżnicowanie nisz pokarmowych konsumentów tego samego poziomu (Pollierer i in. 2012). Niektóre kwasy tłuszczowe, np. neutral lipid FAs (NLFAs) są doskonałymi biomarkerami i pozwalają śledzić losy w łańcuchu pokarmowym konkretnych organizmów np. gram+, gram- bakterii lub glonów, roślin i grzybów (Ruess i Chamberlain, 2010). W badaniach glebowej sieci troficznej obiecujące wydają się też być metody kombinowane, czyli połączenia analiz stałych izotopów i PLFA (Ferlian i Scheu, 2014).

Zasoby

Glebową sieć troficzną bazuje głównie na materiale pochodzenia roślinnego, przy czym wyróżnia się dwa główne kanały, przez które materiał roślinny zasila sieć. Pierwszy z nich to martwa materia organiczna pochodzenia ściółkowego (opadłe liście i martwe korzenie), drugi to związki pochodzenia korzeniowego, czyli wydzieliny zawierające świeżo związany węgiel. Stosownie do tego założenia przejęto też podstawowy podział glebowych łańcuchów pokarmowych na bakteryjne i grzybowe, zaliczając do nich zestaw organizmów w zależności od pochodzenia związków węgla w pobieranym przez nie pokarmie (Moore i in. 2005).

Do niedawna uważano, że kanał ściółkowy ma pierwszorzędne znaczenie, jednakże w świetle badań izotopowych większe znaczenie w glebowej sieci troficznej ma węgiel po-

chodzenia korzeniowego (Albers i in. 2006, Ruf i in. 2006, Pollierer i in. 2007, 2012). Podobnie jak ściółka zgromadzona na powierzchni gleby, zasoby pochodzenia korzeniowego stanowią bazę pokarmową dla bakterii i grzybów, które następnie służą jako pokarm dla takich organizmów jak: dżdżownice, ślimaki, widłogonki, skoczogonki, roztocze, równonogi i młodociane dwuparce oraz wielu innych. W przypadku tych grup zawartość izotopu ^{13}C w ciele świadczy o przewadze w ich diecie pokarmu pochodzenia korzeniowego. Zatem najnowsze badania zależności pokarmowych w środowisku ściółkowo-glebowym w sposób istotny zmieniają dotychczasowe poglądy na ten temat.

Krótki przegląd bezkręgowców ściółkowo-glebowych żerujących na grzybach

Collembola – skoczogonki

Skoczogonki uważane są za pokarmowych oportunistów, gdyż mogą czerpać pokarm z bardzo różnych zasobów, ale to grzyby stanowią najważniejszy składnik ich diety (Hopkin 1997, Scheu i Simmerling 2004, Jørgensen i Hedlund 2013). Przedstawiciele rodziny Hypogastruridae to szkodniki w pieczarkarniach, co potwierdza preferencje pokarmowe tej grupy. Jak wynika z badań laboratoryjnych skoczogonki zjadają bardzo różne gatunki grzybów a także detrytus, bakterie i glony (Hopkin 1997; Rusek 1998). Nieliczne gatunki polują na nicienie i wazonkowce (Hopkin 1997; Ruess i in. 2005, Chamberlain i in. 2006). Skoczogonki licznie zasiedlają zarówno powierzchnię ściółki i jej górną warstwę (epedaphic), głębiej położone poziomy organiczne (hemiedaphic) jak i warstwę gleby (euedaphic) (Hopkin 1997). Rodzaj pobieranego przez skoczogonki pokarmu zależy w dużym stopniu od miejsca w którym występują, gdyż zarówno skład gatunkowy ściółki jak i stosunek grzybów do bakterii w poszczególnych warstwach gleby jest zmienny (Hopkin 1997).

Badania stałych izotopów ^{15}N potwierdziły fakt pobierania przez skoczogonki pokarmu z różnych poziomów troficznych (Chahartaghi i in. 2005). Wykazały ponadto, że poszczególne gatunki zajmują ściśle określone nisze a to sugeruje specyficzną dietę konkretnych gatunków i podważa powszechnie akceptowany oportunizm. Metody izotopowe połączone z analizą kwasów tłuszczowych (FA) zastosowano celu zbadania nisz troficznych skoczogonków występujących w dwóch typach lasu: bukowym i świerkowym (Ferlian i in. 2015). W ich efekcie udokumentowano znaczne zróżnicowania nisz gatunków zasiedlających te same siedliska. Dieta badanych skoczogonków znacznie się różniła i z sześciu uwzględnionych w badaniach gatunków tylko trzy odżywiały się samą grzybnią. Były to *Folsomia quadrioculata*, *Parisotoma notabilis* i *Lepidocyrtus lanuginosus*. Dwa kolejne gatunki, *Ceratophysella denticulata* i *Protaporura armata*, swoją grzybową dietę wzbogacały w żywe lub padłe nicienie. Natomiast *Isotomiella minor* żerowała głównie na bakteriach i materiale roślinnym w niewielkim stopniu zjadając grzyby. Obserwacje te nie potwierdziły wcześniejszych laboratoryjnych badań preferencji pokarmowych, które wskazywały na grzyby jako główne źródło pokarmu tego gatunku (Rusek, 1998). Warto odnotować, że badane gatunki, z wyjątkiem *F. quadrioculata*, wykazywały zbliżone preferencje pokarmowe w obu typach lasu, mimo znacznych różnic w składzie ściółki i typie humusu w lesie bukowym i borze świerkowym. Wyniki eksperymentu sugerują zatem, że konkretne gatunki skoczogonków

eksploatują zasoby ze ściśle określonych mikrosiedlisk, które istnieją w różnych rodzajach lasu. Odnotowano natomiast zmienność geograficzną diety badanych gatunków, zwłaszcza w przypadku drzewostanów rosnących na różnym podłożu glebowym.

W przypadku skoczogonków jak i innych bezkręgowców zamieszkujących ściółkę i wierzchnie poziomy gleby mineralnej uważało się, że większość użytkowanych przez nie zasobów pochodzi z rozkładu opadającej na powierzchnię gleby materii organicznej (Hopkin 1997). Badania izotopowe i analizy kwasów tłuszczowych podważają ten pogląd i wskazują na zasoby pochodzenia korzeniowego jako główne źródło pokarmu wielu grup zwierząt glebowych (Larsen i in. 2007; Pollierer i in. 2007; Bonkowski i in. 2009). Również skoczogonki, przez żerowanie na grzybni mykoryzowej w większym stopniu niż dotychczas uważano, wykorzystują to źródło węgla (Pollierer i in. 2012). Z drugiej strony, w eksperymentach w których skoczogonki miały do dyspozycji zarówno grzyby mykoryzowe jak i saprotroficzne, ten drugi rodzaj grzybni był chętniej zjadany (Gormsen i in. 2004). Wykazano ponadto, że żerując na grzybach saprotroficznymi takich jak *Cladosporium herbarum* i *Epicoccum purpurascens* skoczogonek *Folsomia candida* wykazuje znacznie wyższą rozrodczość niż na ektomykoryzowym grzybie *Cenococcus geophilus* (Klironomos i Hart 2001).

Liczne testy laboratoryjne wskazują, na wysoki stopień selektywności skoczogonków względem różnych gatunków grzybów (Hopkin 1997, Jørgensen i in. 2003). Głównym powodem jest możliwość wyboru pokarmu o wyższej wartości odżywczej, czyli o większej zawartości białka. Zarówno tempo rozwoju jak i płodność *F. candida* zależy od gatunku spożywanego grzyba (Booth i Anderson 1979). Ponadto, żerując wybiórczo, skoczogonki unikają grzybni o dużej zawartości toksyn, co udokumentowano w przypadku *Protaphorura armata* (Shaw 1985). Podsumowując wyniki licznych testów, można stwierdzić, że skoczogonki jako pokarm chętnie wybierają takie grzyby jak: *Fusarium oxysporum*, *Rhizoctonia* sp., *Phytium* sp., *Mucor* sp., *Absidia* sp. Unikają natomiast grzybów z rodzajów *Trichoderma*, *Penicillium*, *Aspergillus* oraz ektomykoryzowych przedstawicieli grzybów podstawkowych (Basidiomycota) takich jak: *Hebeloma*, *Paxillus*, *Rizopogon* (Wigging i Curl 1979, Curl i in. 1988, Hiol i in. 1994, Chen i in. 1995).

Acari – roztocze

Roztocze zasiedlają bardzo wiele środowisk z czym związana jest ich wybitna różnorodność strategii odżywiania. W niniejszym opracowaniu uwzględniono tylko Oribatida – mechowce, które w środowisku ściółkowo-glebowym stanowią zdecydowaną większość przedstawicieli Acari (Niedbała 1980).

W starszych opracowaniach wyróżniano trzy grupy troficzne mechowców: makrofitofagi, mikrofitofagi i panfitofagi (Luxton 1972). Makrofitofagi odżywiają się słabo rozłożonymi szczątkami roślinnymi w tym również drewnem, igłami, ogonkami liściowymi oraz zielonymi tkankami roślinnymi. Mikrofitofagi żywią się głównie grzybnią a także bakteriami, zarodnikami, pyłkiem, porostami, glonami i mchami. Panfitofagi to gatunki niewyspecjalizowane zjadające różne z wymienionych wyżej rodzajów pokarmu a także materiał roślinny o zaawansowanym stopniu rozkładu. Sporadyczne wśród mechowców są przypadki drapieżnictwa i nekrofilii a także zjadanie jaj różnych bezkręgowców (skoczogonków i drobnych owadów). Pewne gatunki są koprofagami odżywiającymi się odchodami drobnych bezkręgowców. Większość mechowców nie wykazuje wąskiej specjalizacji pokarmowej a ograniczenie do jednego typu pożywienia dotyczy tylko określonego stadium rozwojowego. Często młodociane osobniki pobierają inny pokarm niż postacie dorosłe (Niedbała 1980).

Hayes (1963) zbadał wybiórczość pokarmową trzech gatunków mechowców w stosunku do igieł sosny, świerka i jodły. W doświadczeniu uwzględniono 6 stadiów rozkładu tych igieł. Mechowce nie wykazują preferencji pokarmowych względem gatunku igieł lecz stopnia ich rozkładu, wybierając materiał organiczny silnie lub bardzo silnie rozłożony przez grzyby. Świeży pokarm roślinny stanowi dla większości mechowców mało atrakcyjne pożywienie i tylko nieliczne gatunki o większych rozmiarach ciała i silnych chelicercach pobierają twarde składniki ściółki (Niedbała 1980).

Zainicjowana przez niemieckich badaczy na początku tego wieku metoda stałych izotopów w odniesieniu do glebowych Oribatida rzuciła nowe światło na zależności troficzne w tej grupie (Schneider i in. 2004). Przede wszystkim wykazano zaskakująco wysokie zróżnicowanie proporcji stałych izotopów w obrębie tego jednego taksonu glebowego. Wyniki wskazują, że mechowce, do niedawna uważane za względnie jednolitą grupę pod względem pobieranego pokarmu, użytkują zasoby aż z czterech poziomów troficznych. Wcześniejsze doniesienia, że oprócz grzybów mechowce zjadają również padlinę a czasem polują na mniejsze od siebie organizmy (Walter 1987), były traktowane z dużą nieufnością. Z pomocą metod izotopowych dokonano podziału roztoczy Oribatida na gildie pokarmowe (Pollierer i in. 2009). Wykazano też stałość i rozdzielność nisz pokarmowych wielu gatunków mechowców (Mauran i in. 2011), co podważa wyniki wcześniejszych eksperymentów laboratoryjnych. W badaniach izotopowych, w których uwzględniono ponad 30 gatunków Oribatida z terenu Niemiec i Austrii udokumentowano, że są to w większości gatunki odżywiające się grzybnią i porostami. Zdecydowanie mniej liczna jest grupa gatunków żerujących na samej ściółce a tylko pojedyncze gatunki pobierają głównie pokarm zwierzęcy. W doświadczeniu tym nie udało się określić jakie dokładnie grzyby zjadają Oribatida (saprotroficzne czy mykoryzowe) i rozstrzygnąć, czy w wśród grzybożernych roztoczy przeważają specjaliści czy oportuniści pokarmowi. Wiedza na temat sygnatur izotopowych różnych grzybów stale się powiększa (Hobbie i Högborg 2012; Hobbie i in. 2014) i zapewne w najbliższej przyszłości problem ten zostanie rozwiązany.

Lumbricidae – dżdżownice

Ze względu na zwyczaje pokarmowe i miejsce występowania dżdżownice dzielone są na dwie główne grupy ekologiczne: *detrivores* i *geophages*. Przedstawiciele pierwszej grupy żerują blisko powierzchni ziemi na ściółce i odchodach ssaków a wielu autorów wyróżnia dwie podgrupy: *epigeics* – ograniczone w występowaniu do warstwy ściółki i *anecics*, które żerują w ściółce i drążą korytarze w glebie mineralnej. *Geophages* żerują głębiej w ziemi, a ich zasobami pokarmowymi jest glebowa materia organiczna i martwe korzenie zjadane razem z dużą ilością cząstek mineralnych. Analiza treści układu pokarmowego ujawniła szerokie spektrum pobieranego pokarmu: fragmenty trawy i liści innych roślin, korzenie, glony, nasiona, grzyby, pierwotniaki, szczeciny dżdżownic, fragmenty kutykuli stawonogów oraz amorficzna materia organiczna (Curry i Schmidt, 2007). Liczne badania nad selektywnością pokarmową dokumentują wyraźne preferencje różnych gatunków względem różnych typów ściółki, przy czym *detrivores* żerują bardziej selektywnie niż *geophages*. Najbardziej pożądana jest ściółka o wysokiej zawartości łatwo rozpuszczalnych węglowodanów i wysokim stosunku C/N. Dżdżownice, mając do wyboru sterylną ściółkę lub dyski papierowe i te same materiały zainfekowane przez saprotroficzne mikroorganizmy, zdecydowanie wybierają ten drugi pokarm. Tego typu preferencje potwierdzają liczne obserwacje (Bonkowski i in. 2000). Ściółkowo-glebowe dżdżownice wciągają obumarłe liście do swoich nor ale zjadają je kil-

ka tygodni później, kiedy w efekcie rozkładu mikrobiologicznego tkanki liści są bardziej pożywne (Wright, 1972, Cortez i in. 1989). Inne gatunki gromadzą materię przy wyjściu korytarzy na powierzchnię i te tzw. „middens” (kupy gnoju) to miejsca koncentracji mikroorganizmów a także mezofauny (Hamilton, Sillman 1989). Dżdżownice żyją w ścisłym związku z mikroorganizmami, gdyż połknięta przez nie materia jest w jelicie kolonizowana przez mikroorganizmy a po wydaleniu dalej przez nie rozkładana. Z tego względu, polykanie własnych odchodów przez dżdżownice zwiększa przyswajalność materii organicznej. Laboratoryjnie wykazano, że dżdżownice hodowane na czystych kulturach różnych gatunków grzybów szybko zwiększają masę ciała (Edwards i Fletcher 1988).

Bardzo ciekawe wyniki uzyskano w eksperymencie dotyczącym preferencji dżdżownic względem różnych gatunków grzybów. Niezależnie od grupy ekologicznej, dżdżownice wybierały patogeny roślin takie jak: *Fusarium nivale*, *Rhizoctonia solani*, *Cladosporium cladosporioides* oraz szybko rosnące grzyby saprotroficzne (*Mucor* sp.). Zdecydowanie unikały natomiast *Coniophora puteana*, *Phlebia radiata* i innych grzybów podstawkowych rozkładających polimery roślinne, czyli substrat mało pożywny (Bonkowski i in. 2000). Preferowane przez dżdżownice patogeny roślin i gatunki grzybów wczesnych faz rozkładu materii organicznej mają wyższą wartość odżywczą, gdyż rozkładają materiał zasobny w składniki pokarmowe a ponadto nie wytwarzają antybiotyków. Preferencje dżdżownic względem wybranych grzybów mogą mieć wpływ na stosunki ilościowe w zespołach mikroorganizmów. Wykazano, że dżdżownice są w stanie znacznie ograniczyć występowanie ważnych patogenów takich jak *Rhizoctonia solani* (Stephens i Davoren 1997). Uważa się, że oprócz wartości odżywczej preferowane przez dżdżownice gatunki grzybów mają wartość wskaźnikową, gdyż świadczą o występowaniu świeżych i bogatych w składniki zasobów (Bonkowski i in. 2000). Wszystkie bezkręgowce żyjące w glebie, będącej mieszkanką cząstek mineralnych i martwej materii organicznej, szukają miejsc koncentracji tych lepszych jakościowo zasobów. Dotarcie do nich ma kluczowe znaczenia dla przeżycia, stąd grzyby sygnalizując tzw. „nutrient-rich hot spots” są dla dżdżownic niezwykle ważne, nie tylko jako pokarm.

Diptera – muchówki

Muchówki to jedna z głównych grup owadów, których larwy wykorzystują grzyby zarówno jako miejsce schronienia jak i źródło pożywienia. W Europie larwy 1098 gatunków muchówek należących do 40 rodzin żeruje na grzybach (Jakovlev 2012). W faunie mycetobiontycznej najliczniej reprezentowanych jest następujących pięć rodzin:

1. Bolitophilidae – Grzybolubkowate.
2. Diadocidiidae.
3. Ditomyiidae.
4. Keroplatidae – Płaskorożkowate.
5. Mycetophilidae – Bedliszkowate, Grzybiarkowate.

Larwy mycetofilnych muchówek można podzielić na pięć grup ekologicznych w zależności zajmowanych przez nie mikrosiedlisk (Jakovlev, 2012).

Grupa 1 – pierwsza i jednocześnie najliczniejsza grupa obejmuje całą rodzinę Bolitophilidae i większość członków podrodziny Mycetophilinae (Mycetophilidae). Wszystkie gatunki tej grupy jako larwy żyją wewnątrz owocników wyrastających ze ściółki grzybów wielkoowocnikowych takich jak Agaricales, Boletales i Russulales.

Gatunki zasiedlające Basidiomycota związane z drewnem należą w tej grupie do rzadkości.

Grupa 2 – obejmuje całą rodzinę Diadocidiidae i rodzaj *Ditomyia* z rodziny Ditomyiidae; plemię *Keroplatingi* z rodziny Keroplatidae; całe rodziny Mycomyinae, Sciophilinae and Le-iinae; i kilka rodzajów Mycetophilidae. Gatunki te związane są z grzybami rozkładającymi drewno lub porastającymi kore drzew. Larwy tych taksonów żyją na powierzchni owocników z hymenoforami rurkowymi, w których znajdują schronienie. Na podstawie budowy narządów gębowych i zawartości przewodów pokarmowych przedstawicieli tej grupy uznano, że odżywiają się one zarodnikami.

Grupa 3 – zawiera rodzaj *Symmerus* (Ditomyiidae) i kilka rodzajów należących do podrodzin Gnoristinae i Mycetophilinae (Mycetophilidae). Larwy tych taksonów bytują na powierzchni owocników ukryte pod odchodami i śluzem lub w korytarzach innych owadów. Biologia należących do tej grupy gatunków jest słabo poznana ale prawdopodobnie żywią się one grzybnia.

Grupa 4 – mała grupa składa się przedstawicieli rodzin Keroplatidae i Mycomyinae, których larwy żyją w rozkładającym się drewnie lub ściółce.

Grupa 5 – składa się z przedstawicieli Mycetophilidae, których larwy żyją w norach małych ssaków, gniazdach ptasich, w mchach i wątrobowcach.

Zwyczaje żywieniowe dwóch ostatnich grup są słabo poznane, larwy prawdopodobnie są polifagami i oprócz grzybów zjadają materię organiczną i polują na inne bezkręgowce.

Poza omówionymi grupami do muchówek silnie związanych z grzybami zaliczyć można również przedstawicieli wielu innych taksonów np. kilka gatunków z rodziny Sciaridae – Ziemórkowate, których larwy można znaleźć w rozkładającym się drewnie oraz podłożu do hodowli grzybów. Generalnie, mycetobiontyczne muchówki nie wykazują preferencji względem konkretnych grup taksonomicznych grzybów a wybór gospodarza lub pokarmu bazuje raczej na strukturze grzywni i konsystencji owocników (Jakovlev 2012). Tylko w przypadku kilku gatunków muchówek stwierdzono ściśle przywiązanie do konkretnego rodzaju lub gatunku grzyba, ale trzeba mieć na uwadze, że stan poznania biologii większości mycetobiontycznych muchówek jest bardzo słaby.

Mikrofauna glebowo-ściółkowa

Do mikrofauny glebowej należą takie organizmy jak: pierwotniaki (Protozoa), wrotki (Tardigrada), nicienie (Nematoda) i wazonkowce (Enchytraeidae) (Lavelle i Spain 2001).

Wazonkowce to pierścienice o długości ciała 10-20 mm szczególnie licznie występujące w lasach iglastych strefy borealnej. Ich pokarmem są resztki roślinne, grzyby, krzemionka oraz bakterie i pierwotniaki pochłonięte razem z materiałem roślinnym. Preferencje wazonkowców względem grzybów są bardzo podobne do dżdżownic (Dash i Cragg 1972).

Nicienie to organizmy powszechnie występujące w różnych typach gleb. Generalnie żyją w pobliżu korzeni, w strefie 1-2 mm od ich powierzchni i poruszają się również wzdłuż korzeni. Pod względem troficznym jest to grupa bardzo zróżnicowana, gdyż oprócz pasożytów roślin i zwierząt obejmuje taksony odżywiające się grzybami i bakteriami. Grzybożerne nicienie wybierają pokarm z szerokiego spektrum gatunków łącznie z grzybami mykoryzowymi i drożdżami ale mają swoje preferencje pokarmowe (Mankau i Mankau 1963). Mniejsze mikroorganizmy glebowe takie jak wrotki i pierwotniaki zjadają bakterie i drobne cząstki

organiczne pływające w wodzie glebowej. W tej wodnej zawieszynie obecne są również różne mikroskopijne grzyby lub części większych taksonów. Pelzaki, najliczniejsze w glebie pierwotniaki konsumują głównie bakterie ale również i drożdże (Lavelle i Spain 2001).

Drapieżne grzyby

W glebowej sieci troficznej grzyby to przede wszystkim zasoby pokarmowe o znacznie wyższej wartości odżywczej niż materia, którą rozkładają. Bogaty zestaw enzymów celuloitycznych i ligno-celuloitycznych umożliwia grzybom wykorzystywanie substratu o złożonej budowie chemicznej, czyli zdrewniałych części roślin. Niestety drewno jest substratem ubogim w azot, który jest pierwiastkiem kluczowym dla rozwoju grzybni. Również w glebie pierwiastek ten jest zwykle w niedoborze, ponieważ duża pula azotu związana jest w tkankach żywych organizmów (Lavelle i Spain 2001). Aby zaspokoić zapotrzebowanie na ten biogeny pierwiastek niektóre gatunki grzybów „polują na azot”, czyli chwytają, zabijają i trawią inne mikroorganizmy takie jak nicienie, pierwotniaki i bakterie (Barron 2003). Grzyby rozkładając drewno funkcjonują jako organizmy saprotroficzne a jednocześnie są fakultatywnymi drapieżcami skutecznie zapewniając sobie w ten sposób dostęp do bogatych w azot zasobów. Barron (2003) przedstawia szereg zadziwiających metod polowania, które rozwinęły nadrewnowe grzyby drapieżne, niektóre z nich opisane są poniżej.

Grzyb *Arthrobotrys oligospora* chwytą nicienie przy pomocy lepkiej rozgałęzionej sieci, którą buduje w glebie, kompoście lub martwym drzewnie. Nicienie po zetknięciu się z siecią zaplątują się i zostają unieruchomione w wyniku działania toksyn wydzielanych przez grzyb. Następnie grzyb tworzy w ciele ofiary strzępki wydzielające enzymy, które trawią tkanki. U innych gatunków grzybów z tego samego rodzaju pułapki mogą mieć różne formy. Najczęściej spotykane są lepkie węzły lub sieci oraz pierścienie zaciskowe. Niektóre pułapki wydzielają chemiczne atraktanty i działają na nicienie jako przynęty.

Należące do Basidiomycota grzyby z rodzaju *Hohenbuehelia* w celu chwytania nicieni stosują inną technikę. Produkowane przez te gatunki basidiospory w obecności nicieni kiełkują produkując lepiące wypustki w kształcie klepsydry, którymi grzyb przytwierdza się do ciała ofiary, a następnie penetruje jej wnętrze i zabija. W przypadku tych gatunków grzybów, głównym źródłem pożywienia są zasoby uzyskiwane z rozkładu drewna, natomiast chwytanie nicieni stanowi uzupełnienie diety w cenne składniki pokarmowe. Z 25 gatunków z rodzaju *Hohenbuehelia* ten sposób odżywiania został potwierdzony u pięciu gatunków ale jest bardzo prawdopodobne, że inni przedstawiciele tego rodzaju również polują na nicienie.

Kolejnym przykładem grzybów rozkładających drewno, które uzupełniają swoją dietę w pokarm pochodzenia zwierzęcego są gatunki z rodzaju *Pleurotus*. W tym celu stosują zupełnie inną technikę, która polega na produkcji na grzybni wegetatywnej niewielkich wyrostków wydzielających krople toksycznej cieczy. Toksyna paraliżuje nicienie ale ich nie zabija. Ofiara zostaje namierzona przez specjalną grzybnię, która penetruje oskórek i trawi zawartość ciała. Wszystkie badane gatunki *Pleurotus* chwytają nicienie w ten sam sposób. Toksyna zwana „ostearyną” jest zabójcza również dla innych drobnych pierścienic i roztozczy. Zatem w przeciwieństwie do grzybów z rodzaju *Hohenbuehelia* wyspecjalizowanych w zabijaniu nicieni, spektrum ofiar *Pleurotus* sp. może być szersze.

Przykłady drapieżnictwa można znaleźć również wśród gatunków grzybów symbiotycznych, przy czym ofiarami są znacznie większe bezkręgowce. *Laccaria bicolor*, pospolity w lasach strefy umiarkowanej grzyb tworzący ektomykoryzę np. z sosną, atakuje skoczno-

gonki. W badaniach laboratoryjnych wykazano, że robi to bardzo skutecznie, gdyż potrafi unieruchomić i strawić 95% znajdujących się w zamkniętym pojemniku osobników *Folsomia candida* (Klironomos i Hart 2001). Warto wspomnieć, że są to skoczogonki o rozmiarach ciała około 1 mm, co sugeruje że produkowana przez grzyb toksyna ma silne działanie paraliżujące. Przedstawione przykłady drapieżnictwa sugerują, że w świecie grzybów jest to częsty sposób na zapewnienie sobie zbilansowanej diety.

Podsumowanie

Przedstawiony w pracy krótki przegląd organizmów odżywiających się różnymi częściami grzybów oraz zwyczajów pokarmowych niektórych grzybów to zaledwie przyczynek do poznania skomplikowanych zależności troficznych w środowisku ściółkowo-glebowym. Trzeba mieć na uwadze, że biologia i ekologia gleb stale dostarczają nowych faktów na ten temat. Różnorodność biologiczna gleb jest również obiektem intensywnych badań, efektem których są opisy wielu nowych gatunków. Nie mniej jednak przy obecnym stanie wiedzy, można postawić tezę, że grzyby mają fundamentalne znaczenie dla procesów zachodzących w glebach a tym samym dla funkcjonowania wielu ekosystemów lądowych.

Najlepszym podsumowaniem znaczenia grzybów w glebowej sieci troficznej wydaje się być cytata: „Glebową sieć troficzną to może najbardziej skomplikowana sieć pokarmowa na Ziemi a grzyby odgrywają w niej centralną rolę zarówno jako konsument jak i pożywienie” (Taylor i Sinsabaugh 2014).

Podziękowania

Recenzentowi pracy składam serdeczne podziękowania za wnikliwą recenzję oraz cenne uwagi i wskazówki.

Literatura

- Albers, D., Schaefer, M., Scheu, S. 2006. Incorporation of plant carbon into the soil animal food web of an arable system. *Ecology*, 87(1), 235-245.
- Barron, G. L. 2003. Predatory fungi, wood decay, and the carbon cycle. *Biodiversity*, 4(1), 3-9.
- Bonkowski, M., Griffiths, B. S., Ritz, K. 2000. Food preferences of earthworms for soil fungi. *Pedobiologia*, 44(6), 666-676.
- Bonkowski, M., Villenave, C., Griffiths, B. 2009. Rhizosphere fauna: the functional and structural diversity of intimate interactions of soil fauna with plant roots. *Plant and Soil*, 321(1-2), 213-233.
- Booth, R. G., Anderson, J. M. 1979. The influence of fungal food quality on the growth and fecundity of *Folsomia candida* (Collembola: Isotomidae). *Oecologia*, 38(3), 317-323.
- Brose, U., Scheu, S. 2014. Into darkness: unravelling the structure of soil food webs. *Oikos*, 123(10), 1153-1156.

- Chahartaghi, M., Langel, R., Scheu, S., Ruess, L. 2005. Feeding guilds in Collembola based on nitrogen stable isotope ratios. *Soil Biology and Biochemistry*, 37(9), 1718-1725.
- Chamberlain, P. M., Bull, I. D., Black, H. I. J., Ineson, P., Evershed, R. P. 2006. Collembolan trophic preferences determined using fatty acid distributions and compound-specific stable carbon isotope values. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(6), 1275-1281.
- Chen B., Snider R.J., Snider R.M. 1995. Food preference and effects of food type on the life history of some soil Collembola. *Pedobiologia* 39: 496-505.
- Cortez, J., Hameed, R., Bouché, M. B. 1989. C and N transfer in soil with or without earthworms fed with 14 C-and 15 N-labelled wheat straw. *Soil Biology and Biochemistry*, 21(4), 491-497.
- Curl, E. A., Lartey, R., Peterson, C. M. 1988. Interactions between root pathogens and soil microarthropods. *Agriculture, ecosystems & environment*, 24(1), 249-261.
- Curry, J. P., Schmidt, O. 2007. The feeding ecology of earthworms—a review. *Pedobiologia*, 50(6), 463-477.
- Dash, M. C., Cragg, J. B. 1972. Selection of microfungi by Enchytraeidae (Oligochaeta) and other members of the soil fauna. *Pedobiologia*. 12: 282-286
- Edwards, C. A., Fletcher, K. E. 1988. Interactions between earthworms and microorganisms in organic-matter breakdown. *Agriculture, ecosystems and environment*, 24(1), 235-247.
- Ferlian, O., Klärner, B., Langeneckert, A. E., Scheu, S. 2015. Trophic niche differentiation and utilisation of food resources in collembolans based on complementary analyses of fatty acids and stable isotopes. *Soil Biology and Biochemistry*, 82, 28-35.
- Ferlian, O., Scheu, S. 2014. Shifts in trophic interactions with forest type in soil generalist predators as indicated by complementary analyses of fatty acids and stable isotopes. *Oikos*, 123(10), 1182-1191.
- Gormsen, D., Olsson, P. A., Hedlund, K. 2004. The influence of collembolans and earthworms on AM fungal mycelium. *Applied Soil Ecology*, 27(3), 211-220.
- Hamilton, W. E., Sillman, D. Y. 1989. Influence of earthworm middens on the distribution of soil microarthropods. *Biology and Fertility of Soils*, 8(3), 279-284.
- Hayes, A. J. 1963. Studies on the feeding preferences of some phthiracarid mites (Acari: Oribatidae). *Entomologia experimentalis et applicata*, 6(4), 241-256.
- Hiol, F. H., Dixon, R. K., Curl, E. A. 1994. The feeding preference of mycophagous Collembola varies with the ectomycorrhizal symbiont. *Mycorrhiza*, 5(2), 99-103.
- Hobbie, E. A., Högborg, P. 2012. Nitrogen isotopes link mycorrhizal fungi and plants to nitrogen dynamics. *New Phytologist*, 196(2), 367-382.
- Hobbie, E. A., Hofmockel, K. S., Van Diepen, L. T., Lilleskov, E. A., Ouimette, A. P., Finzi, A. C. 2014. Fungal carbon sources in a pine forest: evidence from a 13 C-labeled global change experiment. *Fungal Ecology*, 10, 91-100.
- Hopkin, S. P. 1997. *Biology of the Springtails: (Insecta: Collembola)*. Oxford University Press. 330pp.
- Högborg, M. N., Högborg, P. 2002. Extramatrical ectomycorrhizal mycelium contributes one-third of microbial biomass and produces, together with associated roots, half the dissolved organic carbon in a forest soil. *New Phytologist*, 154(3), 791-795.
- Hopkin S.P. 1997. *Biology of the Springtails (Insecta: Collembola)*. Oxford University Press. 330pp.
- Jakovlev J. 2012. Fungal hosts of mycetophilids (Diptera: Sciaroidea excluding Sciaridae): a review. *Mycology: An International Journal on Fungal Biology* 3 (1): 11-23.

- Jørgensen, H. B., Hedlund, K. 2013. Organic amendment and fungal species in combination can alter collembolan fitness. *Soil Biology and Biochemistry*, 65, 316-321.
- Jørgensen H. B., Elmholt S., Petersen H. 2003. Collembolan dietary specialisation on soil grown fungi. *Biology and Fertility of Soils* 39.1: 9-15.
- Kimmins, J. P. 1987. *Forest ecology*. Macmillan Publishing Company.
- Klironomos, J. N., Hart, M. M. 2001. Food-web dynamics: Animal nitrogen swap for plant carbon. *Nature*, 410(6829), 651-652.
- Larsen, T., Gorissen, A., Krogh, P. H., Ventura, M., Magid, J. 2007. Assimilation dynamics of soil carbon and nitrogen by wheat roots and Collembola. *Plant and soil*, 295(1-2), 253-264.
- Lavelle, P., Spain, A. V. 2001. *Soil ecology*. Kluwer Academic Publishers.
- Luxton, M. 1972. Studies of the oribatid mites of a Danish beech wood soil. I. Nutritional biology. *Pedobiologia*. 12: 434-463.
- Mankau, R., Mankau, S. K. 1963. The role of mycophagous nematodes in the soil. I. The relationships of *Aphelenchus avenae* to phytopathogenic soil fungi. *Soil organisms*, 271-280.
- Maraun, M., Erdmann, G., Fischer, B. M., Pollierer, M. M., Norton, R. A., Schneider, K., & Scheu, S. 2011. Stable isotopes revisited: their use and limits for oribatid mite trophic ecology. *Soil Biology and Biochemistry*, 43(5), 877-882.
- Moore, J. C., McCann, K., de Ruiter, P. C. 2005. Modeling trophic pathways, nutrient cycling, and dynamic stability in soils. *Pedobiologia*, 49(6), 499-451
- Niedbała W. 1980. *Mechowce – roztocze ekosystemów lądowych*. PWN. Warszawa.
- Pollierer, M. M., Langel, R., Körner, C., Maraun, M., Scheu, S. 2007. The underestimated importance of belowground carbon input for forest soil animal food webs. *Ecology Letters*, 10(8), 729-736.
- Pollierer, M. M., Langel, R., Scheu, S., Maraun, M. 2009. Compartmentalization of the soil animal food web as indicated by dual analysis of stable isotope ratios ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$). *Soil Biology and Biochemistry*, 41(6), 1221-1226.
- Pollierer, M. M., Dyckmans, J., Scheu, S., Haubert, D. 2012. Carbon flux through fungi and bacteria into the forest soil animal food web as indicated by compound-specific ^{13}C fatty acid analysis. *Functional Ecology*, 26(4), 978-990.
- Ruess, L., & Chamberlain, P. M. 2010. The fat that matters: soil food web analysis using fatty acids and their carbon stable isotope signature. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(11), 1898-1910.
- Ruess, L., Schütz, K., Haubert, D., Häggblom, M. M., Kandeler, E., Scheu, S. 2005. Application of lipid analysis to understand trophic interactions in soil. *Ecology*, 86(8), 2075-2082.
- Ruf, A., Kuzyakov, Y., Lopatovskaya, O. 2006. Carbon fluxes in soil food webs of increasing complexity revealed by ^{14}C labelling and ^{13}C natural abundance. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(8), 2390-2400.
- Rusek, J. 1998. Biodiversity of Collembola and their functional role in the ecosystem. *Biodiversity & Conservation*, 7(9), 1207-1219.
- Scheu, S., Falca, M. 2000. The soil food web of two beech forests (*Fagus sylvatica*) of contrasting humus type: stable isotope analysis of a macro-and a mesofauna-dominated community. *Oecologia*, 123(2), 285-296.

- Scheu, S., Simmerling, F. 2004. Growth and reproduction of fungal feeding Collembola as affected by fungal species, melanin and mixed diets. *Oecologia*, 139(3), 347-353.
- Schneider, K., Migge, S., Norton, R. A., Scheu, S., Langel, R., Reineking, A., Maraun, M. 2004. Trophic niche differentiation in soil microarthropods (Oribatida, Acari): evidence from stable isotope ratios ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$). *Soil Biology and Biochemistry*, 36(11), 1769-1774.
- Shaw, P. J. A. 1985. Grazing preferences of *Onychiurus armatus* (Insecta: Collembola) for mycorrhizal and saprophytic fungi of pine plantations. Special publication of the British Ecological Society, (4), 333-337.
- Stephens, P. M., Davoren, C. W. 1997. Influence of the earthworms *Aporrectodea trapezoides* and *A. rosea* on the disease severity of *Rhizoctonia solani* on subterranean clover and ryegrass. *Soil Biology and Biochemistry*, 29(3), 511-516.
- Taylor L. D., Sinsabaugh R. L. 2014. Chapter 4, The Soil Fungi: Occurrence, Phylogeny, and Ecology. W: Paul E. A. (ed.) *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry*. Academic Press: 77-100.
- Walter, D. E. 1987. Trophic behavior of "mycophagous" microarthropods. *Ecology*, 226-229.
- Wiggins, E. A., Curl, E. A. 1979. Interactions of Collembola and microflora of cotton rhizosphere. *Phytopathology*, 69(3), 244-249.
- Wright, M. A. 1972. Factors governing ingestion by the earthworm *Lumbricus terrestris* (L.), with special reference to apple leaves. *Annals of Applied Biology*, 70(2), 175-188.

Małgorzata Sławska
Wydział Leśny SGGW
slawska@poczta.onet.pl