

KINGA SZAFRAŃSKA^{1,2} , **KAROLINA CHOWANIEC¹** , **KAJA SKUBAŁA¹** 

Autor korespondencyjny: kinga.szafranska@doctoral.uj.edu.pl

¹ Instytut Botaniki, Wydział Biologii, Uniwersytet Jagielloński, ul. Gronostajowa 3, 30-387 Kraków, Polska
Institute of Botany, Faculty of Biology, Jagiellonian University, Gronostajowa 3, 30-387 Kraków, Poland

² Szkoła Doktorska Nauk Ścisłych i Przyrodniczych, Uniwersytet Jagielloński,
ul. prof. S. Łojasiewicza 11, 30-348 Kraków, Polska
Doctoral School of Exact and Natural Sciences, Jagiellonian University,
prof. S. Łojasiewicza 11, 30-348 Kraków, Poland

Biologiczne skorupy glebowe – niewidoczni inżynierowie ekosystemów

Biological soil crusts – the invisible ecosystems engineers

DOI: <https://doi.org/10.12775/KOSMOS.2025.010>

Abstrakt

Biologiczne skorupy glebowe (bioskorupy) to asocjacje sinic (cyjanobakterii), glonów, porostów, mszaków i mikroorganizmów heterotroficznych ściśle związanych z cząstkami gleby i tworzących miniaturowy ekosystem na jej powierzchni. Rozwijają się w szerokim spektrum warunków klimatycznych, ale najpowszechniej występują w klimatach suchych i półsuchych, pokrywając około 12% powierzchni lądowych Ziemi. Wraz z postępem sukcesji bioskorupy stają się bardziej złożone pod względem struktury i funkcji, co wiąże się ze wzrostem ich różnorodności biologicznej oraz zdolności do pełnienia kluczowych ról w ekosystemie. Bioskorupy stabilizują powierzchnię gleby, ograniczają erozję, wspomagają retencję wody, uczestniczą w obiegu kluczowych pierwiastków oraz tworzą warunki sprzyjające kolonizacji przez inne organizmy, wspierając w ten sposób regenerację i funkcjonowanie całych ekosystemów. Jednocześnie są one bardzo wrażliwe na zaburzenia środowiskowe, zarówno naturalne, jak i spowodowane działalnością człowieka.

W świetle rosnących zagrożeń związanych z pustynnieniem i degradacją gleb, dalsze badania nad bioskorupami oraz rozwój metod ich ochrony i wykorzystania w rekultywacji terenów zdegradowanych, zwłaszcza w suchych regionach, mogą znacząco przyczynić się do zrównoważonego zarządzania zasobami naturalnymi i tworzenia praktycznych rozwiązań wspierających ochronę środowiska.

Słowa kluczowe: biologiczne skorupy glebowe, obszary suche, gleba, sukcesja ekologiczna, wskaźniki funkcjonalne

Abstract

Biological soil crusts (biocrusts) are associations of cyanobacteria, algae, lichens, mosses and heterotrophic microorganisms closely associated with soil particles and creating a miniature ecosystem on the soil surface. They develop across a wide range of climatic conditions but are most prevalent in arid and semi-arid regions, where they cover approximately 12% of the Earth's land surface. As succession progresses, biocrusts become increasingly complex in both structure and function, accompanied by greater biodiversity and an enhanced capacity to perform key ecological roles. Biocrusts stabilize the soil surface, reduce erosion, enhance water retention, contribute to the cycling of key elements, and create conditions favorable for the colonization by other organisms, thereby supporting the regeneration and functioning of entire ecosystems. At the same time, they are very sensitive to environmental disturbances, both natural and caused by human activity. In light of the growing threats of desertification and soil degradation, further research on biocrusts as well as the development of methods for their conservation and use in restoring degraded lands, especially in arid regions, can make a significant contribution to the sustainable management of natural resources and the development of practical solutions for environmental protection.

Keywords: biological soil crust, arid areas, soil, ecological succession, functional indicators

WPROWADZENIE

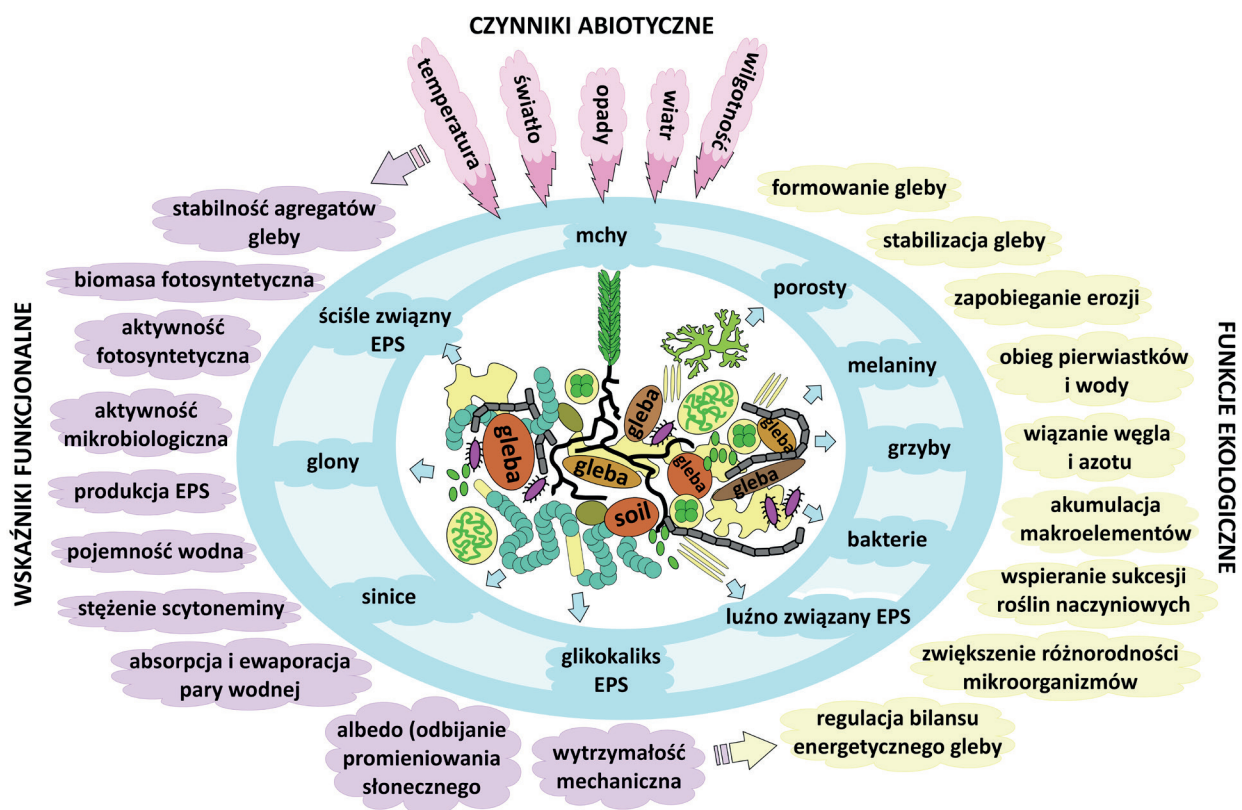
Na pierwszy rzut oka wyglądają jak niepozorna, ledwo widoczna gołym okiem warstwa na powierzchni suchej gleby. A jednak biologiczne skorupy glebowe (bioskorupy) to niezwykle ważne złożone mikroekosystemy, zbudowane z różnorodnych grup organizmów, które pełnią kluczowe funkcje ekologiczne w suchych i półsuchych środowiskach na całym świecie. Według ostatnich szacunków, bioskorupy pokrywają około 12% powierzchni lądowych Ziemi i około 30% gleb w rejonach suchych (Rodriguez-Caballero i in., 2018). Bioskorupy składają się z wysoce wyspecjalizowanych zespołów organizmów, wśród których znajdują się zarówno organizmy autotroficzne, takie jak sinice (cyjanobakterie), glony, porosty i mszaki, jak i heterotroficzne, m.in. grzyby oraz bakterie, które wchodzi z sobą w interakcje i są ściśle związane z częściami gleby (Weber i in., 2022). Jayne Belnap, ekspertka zajmująca się bioskorupami, nazywa

je „żywą skórą” na powierzchni gleby i trudno o trafniejsze porównanie (Belnap i in., 2003). Występują w miejscach, gdzie wzrost roślin jest ograniczony przez czynniki środowiskowe, takie jak niedobór wody, temperaturę, krótki sezon wegetacyjny czy specyficzne właściwości chemiczne gleby (Antoninka i in., 2020). Choć są najbardziej charakterystyczne dla obszarów suchych, można je spotkać również w bardziej wilgotnych środowiskach, gdzie często stanowią wczesny etap sukcesji poprzedzający pojawienie się roślin naczyniowych (Corbin i Thiet, 2020). Organizmy tworzące bioskorupy, choć są różnorodne, mają kilka wspólnych cech, które umożliwiają im przetrwanie w wymagających warunkach środowiska. Wszystkie są poikilohydryczne, tzn. zawartość wody w ich komórkach ma tendencję do równoważenia się z zawartością wody w ich bezpośrednim otoczeniu. Pomimo zmniejszenia ilości wody w komórkach podczas suszy, nie dochodzi jednak do ich uszkodzeń, a po ponownym dostępie do wody są

w stanie powtórnie uruchomić wszystkie procesy metaboliczne. Co więcej, autotroficzne organizmy obecne w bioskorupach są zdolne do bardzo szybkiej reaktywacji fotosyntezy niemal natychmiast po nawodnieniu, dzięki czemu błyskawicznie rozpoczynają produkcję związków organicznych, dostarczających energii i budulca dla całej wspólnoty mikroorganizmów (Tamm i in., 2018). Dziś wiadomo, że bioskorupy mają realny wpływ na środowisko, w którym występują. Dlatego coraz częściej określa się je jako inżynierów ekosystemów, a zainteresowanie nimi znacząco wzrosło w ciągu ostatnich dwóch dekad.

WSKAŹNIKI FUNKCYJONALNE BIOLOGICZNYCH SKORUP GLEBOWYCH – KLUCZ DO ZROZUMIENIA ICH ROLI W EKOSYSTEMIE

Bioskorupy uznawane są za kluczowy element ekosystemów, ponieważ stabilizują powierzchnię gleby, ograniczają erozję, wspomagają retencję wody, uczestniczą w obiegu kluczowych pierwiastków (w tym azotu i węgla) oraz tworzą warunki sprzyjające kolonizacji przez inne organizmy, wspierając w ten sposób regenerację i funkcjonowanie całych ekosystemów (Belnap i in., 2016) (Ryc. 1). Organizmy



Ryc. 1. Schemat obrazujący model komponentów biologicznej skorupy glebowej, czynników abiotycznych wpływających na funkcjonowanie bioskorup, wskaźników funkcjonalnych oraz funkcji ekologicznych bioskorup i ich wzajemne powiązania. Opracowanie własne

autotroficzne obecne w bioskorupach biorą udział w obiegu węgla, wychwytyując dwutlenek węgla z powietrza i przekształcając go w związki organiczne w procesie fotosyntezy (Housman i in., 2006). Wchodzące w ich skład niektóre gatunki sinic (np. z rodzaju *Nostoc*) są w stanie wią-

zać azot atmosferyczny z powietrza i przekształcać go w formy użyteczne dla roślin (Yeager i in., 2007). W ten sposób przyczyniają się do poprawy żyzności gleby, tworząc korzystne warunki dla wzrostu roślin naczyniowych oraz wspierając bioróżnorodność mikroorganizmów glebowych.

Biologiczne skorupy glebowe to nie tylko różnorodne mikroorganizmy, ale przede wszystkim aktywne elementy ekosystemów, które wpływają na kluczowe procesy zachodzące w glebie. Aby lepiej zrozumieć ich ekologiczne znaczenie, coraz częściej analizuje się tzw. wskaźniki funkcjonalne (ang. *functional indicators*) (Ryc. 1). Dzięki tym wskaźnikom możemy ocenić, w jaki sposób bioskorupy chronią glebę, gromadzą składniki odżywcze, wpływają na produkcję biomasy, bilans energetyczny i właściwości hydrologiczne gleby (Mallen-Cooper i in., 2020).

Odporność gleby na erozję można ocenić przez zbadanie stabilności agregatów bioskorupy (ang. *stability of biocrust aggregates*) oraz poprzez pomiar oporu przy nacisku (ang. *penetration resistance*). Agregaty powstają w wyniku scalenia cząstek gleby w procesach fizycznych, chemicznych oraz biologicznych. Ważną rolę w spajaniu cząstek gleby pełnią związki organiczne wydzielane przez organizmy tworzące bioskorupy. Wysoki stopień stabilności agregatów glebowych zwiększa ich odporność na destrukcyjne działanie czynników erozyjnych, takich jak wiatr i woda. Jednocześnie strukturalna integralność gleby sprzyja zdolności do retencji wody, co ma szczególne znaczenie w środowiskach charakteryzujących się niskimi opadami deszczu i ograniczoną wilgotnością gleby (Herrick i in., 2001). Opór przy nacisku stanowi istotny wskaźnik mechanicznej wytrzymałości bioskorup, pozwalający na ocenę ich zdolności do przenoszenia obciążeń bez naruszenia ciągłości strukturalnej. Wysokie wartości tego parametru wskazują na dobrze rozwiniętą, zwartą strukturę bioskorupy, co przekłada się na jej zwiększoną odporność mechaniczną i tym samym skuteczność w ochronie powierzchni gleby przed degradacją i erozją (Mallen-Cooper i in., 2020). Liczne badania pokazują, że wysokie wartości wymienionych powyżej parametrów fizykomechanicznych bioskorup przyczyniają się do skutecznego ograniczenia procesów erozyjnych oraz zachowania korzystnych właściwości gleby. Efekty te są obserwowane niezależnie od typu środowiska, co podkreśla uniwersalne znaczenie bioskorup w ochronie powierzchni glebowej i utrzymaniu jej funkcjo-

nalności w różnych warunkach siedliskowych (Riveras-Muñoz i in., 2022).

Zdolność do akumulowania składników odżywczych oraz wpływ na produkcję biomasy można ocenić przy użyciu kilku wskaźników funkcjonalnych. Pierwszym z nich jest zawartość chlorofilu w bioskorupach. Chlorofil jest barwnikiem występującym powszechnie w organizmach autotroficznych, który umożliwia organizmom wykorzystanie światła słonecznego jako energii do budowy węglowodanów z dwutlenku węgla i wody, przyczyniając się tym samym do wiązania węgla i przekształcania go w węgiel organiczny. Stężenie chlorofilu jest powszechnie stosowanym wskaźnikiem do ilościowej oceny biomasy organizmów autotroficznych w bioskorupie (Lange, 2003). Oprócz barwników fotosyntetycznych bioskorupy wytwarzają również inne pigmenty ochronne, które pochłaniają promieniowanie UV, umożliwiając przetrwanie w warunkach intensywnego promieniowania słonecznego (Lan i in., 2021). Jednym z przykładów takich pigmentów jest scytonemina, która silnie pochłania promieniowanie UV, tym samym pełniąc ważną funkcję fotoprotekcyjną (Garcia-Pichel i Castenholz, 1991). Scytonemina jest wytwarzana przez wiele gatunków sinic, zwłaszcza tych żyjących w warunkach intensywnego nasłonecznienia. Gromadzi się w pozakomórkowych śluzowatych osłonkach komórkowych i chroni je przed stresem oksydacyjnym wywołanym przez promieniowanie UV, bez jednoczesnego zakłócania procesów fotosyntezy (Rastogi i in., 2015). Określenie stężenia scytoneminy może służyć jako dobry wskaźnik do oszacowania względnej liczebności sinic produkujących ten pigment, a tym samym potencjału fotoprotekcyjnego bioskorupy oraz jej zdolności do funkcjonowania w warunkach silnego nasłonecznienia..

Aktywność enzymatyczna mikroorganizmów tworzących bioskorupy odgrywa kluczową rolę w cyklach biogeochemicznych, szczególnie poprzez udział w obiegu pierwiastków w środowisku glebowym. Jednym z istotnych wskaźników tej aktywności jest aktywność dehydrogenaz – enzymów odgrywających kluczową rolę w oddychaniu komórkowym mikroorganizmów (Wolińska i Stępniewska, 2012). Ich

działanie odzwierciedla ogólny poziom aktywności metabolicznej mikroorganizmów i stanowi podstawę wielu fundamentalnych przemian biochemicznych w glebie (Kaur i Kaur, 2021). Co istotne aktywność dehydrogenazy wskazuje zarówno na liczebność, jak i aktywność metaboliczną mikroorganizmów (Quilchano i Marañon, 2002), gdyż dehydrogenazy jako enzymy wewnątrzkomórkowe działają tylko w żywych, metabolicznie aktywnych komórkach (Furtak i Gajda, 2017). Wysoka aktywność dehydrogenaz w bioskorupach będzie zatem świadczyć o wysokiej aktywności mikroorganizmów i intensywnym rozkładzie materii organicznej, co ma bezpośredni wpływ na żyzność gleby oraz jej zdolność do wspierania procesów ekosystemowych. Bioskorupy pełnią istotną funkcję w stabilizacji powierzchni gleby, ograniczając jej podatność na erozję wodną i wietrzną. Kluczową rolę w fizycznej stabilizacji gleby pełnią nitkowate sinice oraz glony a także strzępki grzybów, które tworzą gęste, splecione sieci oplatające cząstki mineralne gleby, mechanicznie je wiążąc i tworząc zwartą, stabilną warstwę na powierzchni podłoża (Ryc. 2).

Kolejnym bardzo ważnym elementem odpowiedzialnym za właściwości bioskorup są egzopolisacharydy (EPS) – wielocukrowe polimery wydzielane głównie przez sinice i mikroskopijne glony. Substancje te tworzą lepką, ochronną matrycę, która spaja cząstki gleby, zwiększa jej kohezję i sprzyja tworzeniu trwałych agregatów glebowych, poprawiając tym samym strukturę gleby (Ryc. 3). Ponadto EPS mogą wchłaniać i zatrzymywać duże ilości wody, co sprzyja jej zatrzymaniu w wierzchniej warstwie gleby (Adessi i in., 2018). Dzięki swojej polianionowej naturze EPS wykazują zdolność do wiązania kationów, co nadaje im istotną funkcję magazynującą. Właściwość ta umożliwia akumulację niezbędnych makro- i mikroelementów w bezpośrednim otoczeniu mikroorganizmów (Rossi i De Philippis, 2015), sprzyjając ich dostępności biologicznej oraz wspierając procesy metaboliczne w obrębie bioskorupy. Dodatkowo EPS są ważnym źródłem węgla dla mikroorganizmów i roślin, co jest ważnym procesem fizjologicznym w czasie rozwoju bioskorup (Chowaniec



Ryc. 2. Nitkowate glony *Klebsormidium* sp. oplatające luźne ziarna piasku (fot. K. Skubała)

i in., 2025). Chociaż powszechnie wiadomo, że bioskorupy stanowią istotne źródło węgla organicznego w glebie w ekosystemach suchych (Beraldi-Campesi i in., 2009), szczegółowa wiedza dotycząca dominujących form jego akumulacji w strukturze bioskorup pozostaje ograniczona. W warunkach klimatu suchego to właśnie bioskorupy zdominowane przez sinice są uznawane za kluczowy komponent odpowiedzialny za akumulację węgla organicznego, głównie w postaci polimerów węglowodanowych. Badania Magera (2010) wykazały, że w bioskorupach sinicowych w południowo-zachodniej części Kalahari, polisacharydy mogą stanowić nawet 75% całkowitej zawartości węgla organicznego, co podkreśla ich fundamentalne znaczenie dla utrzymania żyzności gleby w tego typu ekosystemach. Podsumowując, wydzielanie EPS jest związane z najważniejszymi funkcjami ekologicznymi, takimi jak produktywność, gromadzenie składników odżywczych, odporność gleby na erozję i właściwości hydrologiczne gleb (Rossi i in., 2018).



Ryc. 3. Biologiczna skorupa glebowa z dominacją sinic występująca na zboczach byłej kopalni piasku Szczakowa w Bukownie. Bioskorupa ta wytwarza duże ilości egzopolisacharydów (EPS), które łączą cząstki mineralne gleby z komórkami sinic, prowadząc do powstania zwartej i stabilnej warstwy na powierzchni podłoża (fot. K. Skubała)

Bilans energetyczny można ocenić przez pomiar albedo oraz oszacowanie stopnia rozwoju bioskorupy (ang. *level of development index*). Albedo to miara zdolności powierzchni do odbijania światła, w przypadku bioskorup jest to światło słoneczne (Hansen i Nazarenko, 2004). Zmiany w składzie gatunkowym bioskorup mogą modyfikować albedo powierzchni, ponieważ różne organizmy i stadia sukcesyjne różnią się kolorem, szorstkością oraz strukturą, wpływając w ten sposób na współczynnik odbicia światła (Xiao i Bowker, 2020). Metoda opracowana przez Belnap i in. (2008), umożliwia łatwą, wizualną ocenę stopnia zaawansowania rozwoju bioskorup i jednocześnie stanowi prosty wskaźnik albedo. Stopień rozwoju bioskorup dobrze koreluje z biomasą fotosyntetyczną oraz stabilnością agregatów glebowych, i w związku z tym metoda pomiaru albedo może być stosowana również jako sposób oceny wielofunkcyjności bioskorup (Belnap i in., 2008).

Właściwości hydrologiczne bioskorup stanowią istotny element badań nad ich funkcją ekosystemową, szczególnie w środowiskach suchych i półsuchych. Można je oceniać za pomocą różnych metod, które pozwalają określić wpływ bioskorup na cyrkulację wody w ekosystemie.

Bioskorupy wpływają na obieg wody w glebie, m.in. poprzez modyfikację infiltracji, retencji czy parowania wody. Jednym z podstawowych parametrów służących do oceny właściwości hydrologicznych jest tempo infiltracji wody do gleby. Pozwala ono określić jak szybko woda opadowa przenika przez powierzchnię gleby pokrytą bioskorupą w porównaniu do gleby jej pozbawionej (Mallen-Cooper i in., 2020). Ponadto ważne jest określenie zdolności bioskorup do magazynowania wody – tzw. pojemności wodnej. Można ją określić poprzez obliczenie różnicy wagi między całkowicie uwodnioną oraz całkowicie wysuszoną próbką bioskorupy. Tym samym otrzymujemy informacje o tym, ile wody dana skorupa jest w stanie zatrzymać. Większa pojemność wodna bioskorup skutkuje tym, że mniejsza ilość wody będzie mogła spływać lub wsiąkać w głębsze warstwy gleby (Qiu i in., 2023). Zatrzymanie wody opadowej na powierzchni gleby i opóźnienie jej spływu powoduje, że mikroorganizmy oraz rośliny o płytkim systemie korzeniowym mogą skutecznie z niej korzystać. Wszystko to przekłada się na większą retencję wody w ekosystemie oraz wspiera stabilność biologiczną i odporność na ekstremalne warunki pogodowe. Oprócz zdolności do retencji i przepuszczania wody, istotne jest także określenie tempa jej utraty poprzez parowanie (Sun i in., 2024). Pomiaru takie przeprowadza się poprzez śledzenie masy próbki bioskorupy w czasie jej wysychania, co pozwala ocenić, w jakim stopniu bioskorupa ogranicza utratę wody i wpływa na mikroklimat glebowy.

PIONIERZY ŻYCIA GLEBOWEGO: SUKCESJA BIOLOGICZNYCH SKORUP JAKO FUNDAMENT EKOSYSTEMÓW

Biologiczne skorupy glebowe podlegają procesom sukcesji ekologicznej, czyli uporządkowanym zmianom w ich składzie gatunkowym oraz strukturze w czasie, prowadzącym do coraz bardziej złożonych i stabilnych form (Ryc. 4). Przebieg sukcesji ekologicznej w siedliskach, gdzie dominują bioskorupy, zależy od warunków klimatycznych w danym regionie i zazwyczaj przebiega w czterech głównych etapach, które są związane

z poszczególnymi typami bioskorup (Belnap i Eldridge, 2001). Rodzaje bioskorup wyróżnia się na podstawie przeważającej grupy autotrofów – sinic, glonów, porostów lub mszaków – które determinują ich morfologię i właściwości ekologiczne (Garcia-Pichel, 2023). Kolejne stadia sukcesji prowadzą do wzrostu zarówno różnorodności biologicznej, jak i funkcjonalnej bioskorup, co przekłada się na coraz większe znaczenie ich roli w funkcjonowaniu ekosystemu.



Ryc. 4. Początkowe stadia rozwoju biologicznych skorup glebowych na terenie Pustyni Błędowskiej (fot. K. Skubała)

W początkowych stadiach sukcesji dominującą grupą organizmów autotroficznych są sinice (Ryc. 5). Bioskorupy te charakteryzują się niską biomasą, niewielką zdolnością ograniczania erozji oraz zatrzymywania wody i składników odżywczych (Lan i in., 2012). Składają się głównie z ruchliwych, nitkowatych sinic (Garcia-Pichel, 2023), które stabilizują luźną glebę poprzez samoagregację i wiązanie cząstek mineralnych z EPS (Garcia-Pichel i Wojciechowski, 2009), inicjując proces formowania bioskorupy.

W miarę stabilizacji podłoża bioskorupa zostaje skolonizowana przez nieruchome sinice, które wytwarzają ciemne pigmenty ekranujące promieniowanie UV, tworząc ciemną powierzchnię (Garcia-Pichel, 2023). W wilgotniejszych regionach klimatu umiarkowanego, gdzie gleby są kwaśne, w procesie sukcesji zamiast dominacji sinic obserwuje się kolonizację gleby głównie przez glony (Belnap i in., 2003) (Ryc. 6, Ryc. 7).



Ryc. 5. Biologiczna skorupa glebowa tworząca formy z wyraźnymi pionowymi strukturami przypominającymi kolumnienki występująca na zboczach byłej kopalni piasku Szczakowa w Bukownie (fot. K. Skubała)



Ryc. 6. Biologiczna skorupa glebowa z dominacją nitkowatych glonów *Zygoogonium* sp., występująca na płaskim terenie dawnej kopalni piasku Szczakowa w Bukownie (fot. K. Skubała)

Po ustabilizowaniu się podłoża bioskorupy mogą szybko się rozwijać, co wynika z poprawy warunków glebowych, w tym zwiększonej dostępności składników odżywczych oraz korzystniejszych parametrów fizykochemicznych gleby (Li i in., 2007). W miarę postępu sukcesji bioskorupy przekształcają się w zbiorowiska zdominowane przez porosty i mchy, stają się grubsze oraz wykazują większą wydajność metaboliczną (Lan i in., 2012).



Ryc. 7. Biologiczne skorupy glebowe o dużej biomacie fotosyntetycznej i aktywności mikrobiologicznej rozwijające się w misach deflacyjnych na obszarach wydm śródlądowych (ang. *dune blowouts*) (fot. K. Skubała)

W późniejszych stadiach sukcesji bioskorupy są zwykle bardziej zwarte i odporne na czynniki zewnętrzne, takie jak erozja czy zmiany temperatury. Sukcesja bioskorup może trwać od kilku do kilkudziesięciu lat, w zależności od warunków klimatycznych, dostępności składników odżywczych oraz skali zaburzeń środowiskowych (Thomas i Dougill, 2006). Bioskorupy mają niezwykle istotne znaczenie w kontekście przeciwdziałania pustynnieniu – jednemu z najpoważniejszych globalnych problemów środowiskowych. W suchych i półsuchych regionach, gdzie gleby są szczególnie narażone na erozję pod wpływem wiatru i wody, rozwój bioskorup wspiera stabilizację powierzchni gleby, akumulację materii organicznej oraz makro- i mikroelementów, jak również znacząco poprawia retencję wody. Dzięki temu bioskorupy przyspieszają regenerację zdegradowanych ekosystemów i zwiększają ich odporność na kolejne zaburzenia. W ten sposób rozwój bioskorup przyczynia się do odbudowy podstawowych funkcji ekosystemowych i pełni kluczową rolę w przeciwdziałaniu pustynnieniu, zwłaszcza w rejonach zagrożonych klimatycznie i antropogenicznie.

BIOSKORUPY POD PRESJĄ – REAKCJE WOBEC WYZWAŃ ŚRODOWISKA

Bioskorupy, mimo istotnej roli, jaką pełnią w ekosystemie, są wyjątkowo wrażliwe na zaburzenia zarówno te naturalne, jak i wynikające z działalności człowieka. Przykładami zaburzeń pochodzenia naturalnego są pożary, silny wiatr czy też zasypywanie przez piasek. Z kolei ingerencje człowieka obejmują m.in. zabiegi rolnicze, przekształcanie terenów pod zabudowę, odprowadzanie zanieczyszczeń komunalnych i przemysłowych, użytkowanie niszczących zbiorowiska naturalne pojazdów, a także działania militarne (Zaady i in., 2016). Zaburzenia te mogą wpłynąć na bioskorupy na wiele sposobów, od zmiany ich struktury oraz składu gatunkowego organizmów je tworzących, aż po efektywność ich funkcji, które pełnią w ekosystemie np. tempa wiązania węgla i azotu (Jech i in., 2023). To, jak silnie zaburzenia wpływają na bioskorupy, zależy od ich rodzaju, intensywności, częstotliwości, momentu wystąpienia, jak również warunków klimatycznych panujących w czasie i po zaburzeniu (Belnap i Eldridge, 2001). Warto podkreślić, że bioskorupy nie są narażone na wszystkie możliwe rodzaje zaburzeń w każdym środowisku. Na przykład w strefie klimatu umiarkowanego rzadko obserwuje się stosowanie herbicydów w miejscach występowania bioskorup, podobnie wypas zwierząt gospodarskich jest tam zjawiskiem marginalnym lub nieobecnym. Z tego względu ważne jest, by analizując wpływ zaburzeń, brać pod uwagę warunki panujące w danym regionie. Regeneracja po zaburzeniach przebiega naturalnie najczęściej z typowym schematem sukcesji bioskorup od dominacji sinic do pojawienia się mszaków i porostów (Langhans i in., 2009). Sukcesja może przebiegać w bardzo różnym tempie, trwając od kilku do setek lat, a jej dynamika uzależniona jest od właściwości gleby, warunków klimatycznych oraz charakteru wcześniejszych zaburzeń (Belnap i Eldridge, 2001).

JAKIE ZABURZENIA NAJCZĘŚCIEJ STANOWIĄ ZAGROŻENIA DLA BIOSKORUP?

Niezwykle niszczącym zaburzeniem dla bioskorup są pożary, które mogą oddziaływać na wiele sposobów, często niszcząc je bezpośrednio przez spalenie lub wysoką temperaturę. Intensywne pożary mogą znacznie zmniejszyć powierzchnię pokrycia przez bioskorupy i doprowadzić do zamiany składu gatunkowego tworzących je organizmów po zakończeniu zaburzenia (Zaady i in., 2016). Pożar wpływa również na funkcje, jakie bioskorupy pełnią w ekosystemie, m.in. zmniejszając stabilność gleby wynikającą ze spadku liczebności produkujących EPS nitkowatych sinic (Root i in., 2017). Dodatkowo pożar, eliminując określone gatunki organizmów, upośledza proces obiegu azotu oraz węgla poprzez zmniejszenie zawartości enzymów wiążących azot cząsteczkowy i produktów fotosyntezy w bioskorupach (Bowker i in., 2004). Innym zaburzeniem, które może upośledzać funkcjonowanie bioskorup, jest akumulacja piasku przenoszonego przez wiatr lub wodę bezpośrednio na powierzchnię bioskorup, co ma miejsce w siedliskach z aktywnymi procesami eolicznymi. Badania terenowe przeprowadzone przez Rao i in. (2012) w chińskiej części pustyni Hopq pokazały, że nawet stosunkowo niewielka ilość piasku, która przykrywa bioskorupę, może wywołać silny stres u organizmów ją tworzących. W skorupach zdominowanych przez sinice zaobserwowano spadek ilości chlorofilu, zaburzenia w funkcjonowaniu aparatu fotosyntetycznego, ograniczenie produkcji scytoneminy oraz EPS.

Oprócz naturalnych zjawisk negatywnie wpływających na bioskorupy są one narażone na szereg zaburzeń związanych z działalnością człowieka. Chociaż ich natężenie zależy od regionu, do najczęściej opisywanych w literaturze należą te powodujące wielokrotnie powtarzany skoncentrowany nacisk wynikający m.in. z wypasu zwierząt, ruchu pojazdów oraz intensywnego wydeptywania (Ryc. 8). Prowadzi to do uszkodzenia struktury bioskorupy i tym samym pozbawienia gleby „tarczy”, która chroni ją przed erozją wietrzną lub wodną (Gall i in.,

2022). Dochodzi również do powstawania zagłębień utrudniających wsiąkanie wody w glebę. Dochodzi wówczas do powierzchniowego spływu, skutkującego erozją (Eldridge i in., 2010). Efekty oddziaływania uszkodzeń mechanicznych bioskorup są tożsame z tymi, opisywanymi np. dla zaburzeń wynikających z wpływu wysokiej temperatury (Zaady i in., 2016).

Coraz więcej badań pokazuje, że bioskorupy są wyjątkowo wrażliwe na czynniki abiotyczne, co budzi uzasadniony niepokój w kontekście postępujących zmian klimatycznych, charakteryzujących się wzrostem temperatur i aberracjami w rozkładzie opadów (IPCC, 2023). Wykazano, że podwyższone temperatury zmniejszają pokrycie porostów (Maestre i in., 2013), a zmienione wzorce opadów sprzyjają obumieraniu mchów (Reed i in., 2012) i zmniejszeniu liczebności sinic (Johnson i in., 2012). Wyniki badań sugerują, że skutki zmian klimatycznych mogą być dla tych zbiorowisk równie destrukcyjne jak zaburzenia mechaniczne (Ferrenerg i in., 2015). Pomimo różnej wrażliwości mchów i porostów na wzrost temperatury, często obserwuje się spadek ich biomasy i krótszy czas aktywności metabolicznej, co prowadzi do obniżenia zdolności bioskorup do asymilacji pierwiastków biogennych, aktywności enzymatycznej oraz retencji wody w glebie (Belnap i in., 2004). Intensywne zmiany parametrów abiotycznych oddziałujących na bioskorupy powodują zaburzenie bilansu wodnego, skutkującego ograniczeniem ich funkcji hydrologicznych i biogeochemicznych (Li i in., 2021).

PODSUMOWANIE

W ostatnich latach bioskorupy ze względu na pełnione kluczowe funkcje dla ekosystemów, stanowią obiekt zainteresowania wielu grup badawczych. Ich funkcje wynikają ze złożonego składu organizmów autotroficznych i heterotroficznych, które je tworzą. Bioskorupy przyczyniają się do stabilizacji i ograniczenia erozji gleby, wspomagania retencji wody, obiegu kluczowych pierwiastków oraz tworzenia warunków sprzyjających kolonizacji przez inne organizmy. Funkcje, jakie w ekosystemach pełnią



Ryc. 8. Różne typy bioskorup w dawnej kopalni piasku Szczakowa w Bukowni oraz ślady działalności pojazdów mechanicznych. Sinice i glony mogą szybko kolonizować świeżo odsłoniętą glebę mineralną wzdłuż śladów pozostawionych przez opony pojazdów (fot. K. Skubała)

bioskorupy można skutecznie oceniać za pomocą wskaźników funkcjonalnych, które obejmują mierzalne parametry fizyczne, biochemiczne i fizjologiczne. Bioskorupy podlegają procesowi sukcesji ekologicznej, który wpływa na ich rozwój oraz różnorodność. W miarę postępowania sukcesji funkcje ekologiczne bioskorup stają się coraz bardziej złożone. Choć bioskorupy są niezwykle istotne dla zachowania stabilności ekosystemów, ich struktura jest bardzo podatna na zaburzenia spowodowane przez człowieka i/lub czynniki naturalne.

Z praktycznego punktu widzenia wiedza o bioskorupach może zostać wykorzystana w rekultywacji terenów zdegradowanych, szczególnie w regionach suchych, gdzie odtworzenie pokrywy glebowej i zahamowanie erozji jest kluczowe dla przywrócenia funkcji ekosystemu. Mikroorganizmy wyizolowane z bioskorup lub *inokulum* z całych bioskorup

pobranych ze środowiska mogą być stosowane w celu przyspieszenia naturalnych procesów sukcesji i stabilizacji gleby. W rolnictwie, zwłaszcza w rejonach o ograniczonych zasobach wodnych, właściwości bioskorup, takie jak zdolność do magazynowania wody i poprawy struktury gleby, mogą stanowić cenny element strategii zrównoważonego zarządzania glebami. W kontekście narastających zagrożeń związanych z pustynnieniem, rozwój metod wspierających formowanie się bioskorup lub ich ochrona, może stanowić skuteczne narzędzie walki z degradacją siedlisk. W świetle tych możliwości dalsze badania nad bioskorupami mają ogromny potencjał nie tylko dla lepszego zrozumienia funkcjonowania ekosystemów suchych, ale także dla tworzenia praktycznych rozwiązań wspierających ochronę środowiska, inżynierię ekologiczną i zrównoważone gospodarowanie zasobami naturalnymi.

BIBLIOGRAFIA

- Adessi A., Cruz de Carvalho R., De Philip-
pis R., Branquinho C., Marques da Silva J.,
2018. Microbial extracellular polymeric
substances improve water retention in
dryland biological soil crusts. *Soil Biology
and Biochemistry* 116, 67–69. [https://doi.
org/10.1016/j.soilbio.2017.10.002](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.10.002)
- Antoninka A., Faist A., Rodriguez-Caballero E.,
Young K. E., Chaudhary V. B., i in., 2020.
Biological soil crusts in ecological restora-
tion: emerging research and perspectives.
Restoration Ecology 28(S1), S3–S8. [https://
doi.org/10.1111/rec.13201](https://doi.org/10.1111/rec.13201)
- Belnap J., Eldridge D., 2001. Disturbance and
recovery of Biological Soil crusts, w: Bel-
nap J., Lange O. L. (Red.), *Biological Soil
crusts: structure, function, and manage-
ment*. Ecological Studies, vol. 150. Spring-
er, Berlin, Heidelberg, s. 363–383. [http://
dx.doi.org/10.1007/978-3-642-56475-8_27](http://dx.doi.org/10.1007/978-3-642-56475-8_27)
- Belnap J., Büdel B., Lange O. L., 2003. Biologi-
cal soil crusts: characteristics and distribu-
tion, w: Belnap J., Lange O. L. (Red.), *Biolog-
ical soil crusts: structure, function and man-
agement*. Ecological Studies 150, Springer,
Berlin, 3–30. [https://doi.org/10.1007/978-
3-642-56475-8_1](https://doi.org/10.1007/978-3-642-56475-8_1)
- Belnap J., Phillips S. L., Miller M. E., 2004. Re-
sponse of desert biological soil crusts to al-
terations in precipitation frequency. *Oecolo-
gia* 141, 306–316. [https://doi.org/10.1007/
s00442-003-1438-6](https://doi.org/10.1007/s00442-003-1438-6)
- Belnap J., Phillips S. L., Witwicki D. L., Mill-
er M. E., 2008. Visually assessing the level of
development and soil surface stability of cyano-
bacterially dominated biological soil crusts.
Journal of Arid Environments 72(7), 1257–
1264. [https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2008.
02.019](https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2008.02.019)
- Belnap J., Weber B., Büdel B., 2016. Biologi-
cal soil crusts as an organizing principle in
drylands, w: Weber B., Büdel B., Belnap J.
(Red.), *Biological soil crusts: an organiz-
ing principle in drylands*. Springer, Cham,
3–13. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-
30214-0_1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-30214-0_1)
- Beraldi-Campesi H., Hartnett H. E., Anbar A.,
Gordon G. W., Garcia-Pichel F., 2009. Effect
of biological soil crusts on soil elemental con-
centrations: implications for biogeochemistry
and as traceable biosignatures of ancient life
on land. *Geobiology* 7(3), 348–359. [https://
doi.org/10.1111/j.1472-4669.2009.00204.x](https://doi.org/10.1111/j.1472-4669.2009.00204.x)
- Bowker M. A., Belnap J., Rosentreter R., Gra-
ham B., 2004. Wildfire-resistant biologi-
cal soil crusts and fire-induced loss of soil
stability in Palouse prairies, USA. *Applied
Soil Ecology* 26(1), 41–52. [https://doi.
org/10.1016/j.apsoil.2003.10.005](https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2003.10.005)
- Chowaniec K., Zubek S., Skubala K., 2025. Ex-
opolysaccharides in biological soil crusts are
important contributors to carbon and nutri-
ent storage after the restoration of inland
sand dunes. *Plant and Soil* 513, 1349–1362.
<https://doi.org/10.1007/s11104-025-07258-0>
- Corbin J. D., Thiet R. K., 2020. Temperate bi-
ocrusts: Mesic counterparts to their better-
known dryland cousins. *Frontiers in Ecol-
ogy and the Environment* 18, 456–464.
<https://doi.org/10.1002/fee.2234>
- Eldridge D. J., Bowker M. A., Maestre F. T., Alon-
so P., Mau R. L., Papadopoulos J., Escude-
ro A., 2010. Interactive effects of three eco-
system engineers on infiltration in a semi-
arid Mediterranean grassland. *Ecosystems*
13, 495–510. [https://doi.org/10.1007/
s10021-010-9335-4](https://doi.org/10.1007/s10021-010-9335-4)
- Ferrenberg S., Reed S. C., Belnap J., 2015. Cli-
mate change and physical disturbance cause
similar community shifts in biological soil
crusts. *Proceedings of the National Acad-
emy of Sciences* 112(39), 12116–12121.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1509150112>
- Furtak K., Gajda A. M., 2017. Activity of dehy-
drogenases as an indicator of soil environ-
ment quality. *Polish Journal of Soil Science*
50(1), 33–40. [http://dx.doi.org/10.17951/
pjss.2017.50.1.33](http://dx.doi.org/10.17951/pjss.2017.50.1.33)
- Gall C., Nebel M., Quandt D., Scholten T.,
Seitz S., 2022. Pioneer biocrust communi-
ties prevent soil erosion in temperate forests
after disturbances. *Biogeosciences* 19(13),
3225–3245. [https://doi.org/10.5194/bg-19-
3225-2022](https://doi.org/10.5194/bg-19-3225-2022)

- Garcia-Pichel F., Castenholz R. W., 1991. Characterization and biological implications of scytonemin, a cyanobacterial sheath pigment. *Journal of Phycology* 27(3), 395–409. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1991.00395.x>
- Garcia-Pichel F., Wojciechowski M. F., 2009. The evolution of a capacity to build supra-cellular ropes enabled filamentous cyanobacteria to colonize highly erodible substrates. *PLoS One* 4(11), e7801. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0007801>
- Garcia-Pichel F., 2023. The microbiology of biological soil crusts. *Annual Review of Microbiology* 77(1), 149–171. <https://doi.org/10.1146/annurev-micro-032521-015202>
- Hansen J., Nazarenko L., 2004. Soot climate forcing via snow and ice albedos. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101(2), 423–428. <https://doi.org/10.1073/pnas.2237157100>
- Herrick J. E., Whitford W. G., De Soyza A. G., Van Zee J. W., Havstad K. M., i in., 2001. Field soil aggregate stability kit for soil quality and rangeland health evaluations. *Catena* 44(1), 27–35. [https://doi.org/10.1016/S0341-8162\(00\)00173-9](https://doi.org/10.1016/S0341-8162(00)00173-9)
- Housman D. C., Powers H. H., Collins A. D., Belnap J., 2006. Carbon and nitrogen fixation differ between successional stages of biological soil crusts in the Colorado Plateau and Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments* 66(4), 620–634. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2005.11.014>
- IPCC, 2023. *Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. IPCC, Geneva, Switzerland. <https://doi.org/10.59327/IPCC/AR6-9789291691647.001>
- Jech S. D., Havrilla C. A., Barger N. N., 2023. The influence of disturbance scale on the natural recovery of biological soil crusts on the Colorado Plateau. *Frontiers in Microbiology* 14, 1176760. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1176760>
- Johnson S. L., i in., 2012. *Increased temperature and altered summer precipitation have differential effects on biological soil crusts in a dryland ecosystem*. *Glob Change Biol* 18(8), 2583–2593. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02709.x>
- Kaur J., Kaur G., 2021. *Dehydrogenase activity as a biological indicator of soil health*. *Chemical Science Review and Letters* 10(39), 326–329. DOI:10.37273/chesci.cs205205338
- Lan S., Wu L., Zhang D., Hu C., 2012. Successional stages of biological soil crusts and their microstructure variability in Shapotou region (China). *Environmental Earth Sciences* 65, 77–88. <https://doi.org/10.1007/s12665-011-1066-0>
- Lan S., Thomas A. D., Rakes J. B., Garcia-Pichel F., Wu L., Hu C., 2021. Cyanobacterial community composition and their functional shifts associated with biocrust succession in the Gurbantunggut Desert. *Environmental Microbiology Reports* 13, 884–898. <https://doi.org/10.1111/1758-2229.13011>
- Lange O. L., 2003. Photosynthesis of soil-crust biota as dependent on environmental factors, w: Belnap J., Lange O. L. (Red.), *Biological soil crusts: structure, function, and management*. Springer, Berlin, Heidelberg, 217–240. http://dx.doi.org/10.1007/978-3-642-56475-8_18
- Langhans T. M., Storm C., Schwabe A., 2009. Community assembly of biological soil crusts of different successional stages in a temperate sand ecosystem, as assessed by direct determination and enrichment techniques. *Microbial Ecology* 58(2), 394–407. <https://doi.org/10.1007/s00248-009-9532-x>
- Li X., He M., Duan Z., Xiao H., Jia X., 2007. Recovery of topsoil physicochemical properties in revegetated sites in the sand-burial ecosystems of the Tengger Desert, Northern China. *Geomorphology* 88, 254–265. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2006.11.009>
- Li S. L., Xiao B., Sun F. H., Kidron G. J., 2021. Moss-dominated biocrusts enhance water vapor sorption capacity of surface soil and increase non-rainfall water deposition in

- drylands. *Geoderma* 388, 114930. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2021.114930>
- Maestre F. T., Escolar C., de Guevara M. L., Quero J. L., Lázaro R., Delgado-Baquerizo M., i in., 2013. Changes in biocrust cover drive carbon cycle responses to climate change in drylands. *Glob Change Biol* 19(12), 3835–3847. <https://doi.org/10.1111/gcb.12306>
- Mager D., 2010. Carbohydrates in cyanobacterial soil crusts as a source of carbon in the southwest Kalahari, Botswana. *Soil Biology and Biochemistry* 42, 313–318. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.11.009>
- Mallen-Cooper M., Bowker M. A., Antoninka A. J., Eldridge D. J., 2020. A practical guide to measuring functional indicators and traits in biocrusts. *Restoration Ecology* 28(S1), S56–S66. <https://doi.org/10.1111/rec.12974>
- Qiu D., Xiao B., Kidron G. J., 2023. Ecohydrological influences of biocrusts and their pathways in a desert steppe ecosystem. *Ecohydrology* 16(8), e2581. <https://doi.org/10.1002/eco.2581>
- Quilchano C., Marañón T., 2002. Dehydrogenase activity in Mediterranean forest soils. *Biology and Fertility of Soils* 35, 102–107. <https://doi.org/10.1007/s00374-002-0446-8>
- Rao B., Liu Y., Lan S., Wu P., Wang W., Li D., 2012. Effects of sand burial stress on the early developments of cyanobacterial crusts in the field. *European Journal of Soil Biology* 48, 48–55. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2011.07.009>
- Rastogi R. P., Sonani R. R., Madamwar D., 2015. Cyanobacterial sunscreen scytonemin: role in photoprotection and biomedical research. *Applied Biochemistry and Biotechnology* 176, 1551–1563. <https://doi.org/10.1007/s12010-015-1676-1>
- Reed S. C., i in., 2012. Changes to dryland rainfall result in rapid moss mortality and altered soil fertility. *Nat Clim Chang* 2(10), 752–755. <https://doi.org/10.1038/nclimate1596>
- Riveras-Muñoz N., Seitz S., Witzgall K., Rodríguez V., Kühn P., i in., 2022. Biocrust-linked changes in soil aggregate stability along a climatic gradient in the Chilean Coastal Range. *Soil Discussions* 2022, 1–28. <https://doi.org/10.5194/soil-8-717-2022>
- Rodriguez-Caballero E., Belnap J., Büdel B., Crutzen P. J., Andreae M. O., i in., 2018. Dryland photoautotrophic soil surface communities endangered by global change. *Nature Geoscience* 11, 185–189. <https://doi.org/10.1038/s41561-018-0072-1>
- Root H. T., Brinda J. C., Dodson E. K., 2017. Recovery of biological soil crust richness and cover 12–16 years after wildfires in Idaho, USA. *Biogeosciences* 14(17), 3957–3969. <https://doi.org/10.5194/bg-14-3957-2017>
- Rossi F., De Philippis R., 2015. Role of cyanobacterial exopolysaccharides in phototrophic biofilms and in complex microbial mats. *Life* 5(2), 1218–1238. <https://doi.org/10.3390/life5021218>
- Rossi F., Mugnai G., De Philippis R., 2018. Complex role of the polymeric matrix in biological soil crust. *Plant and Soil* 429(1), 19–34. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3441-4>
- Sun F., Xiao B., Kidron G. J., Heitman J., 2024. Biocrusts critical regulation of soil water vapor transport (diffusion, sorption, and late-stage evaporation) in drylands. *Water Resources Research* 60(7), e2023WR036520. <https://doi.org/10.1029/2023WR036520>
- Tamm A., Caesar J., Kunz N., Colesie C., Reichenberger H., i in., 2018. Ecophysiological properties of three biological soil crust types and their photoautotrophs from the Succulent Karoo, South Africa. *Plant and Soil* 429, 127–146. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3635-4>
- Thomas A. D., Dougill A. J., 2006. Distribution and characteristics of cyanobacterial soil crusts in the Molopo Basin, South Africa. *Journal of Arid Environments* 64(2), 270–283. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2005.04.011>
- Weber B., Belnap J., Büdel B., Antoninka A. J., Barger N. N., i in., 2022. What is a biocrust? A refined, contemporary definition for a broadening research community. *Biological Reviews* 97, 1768–1785. <https://doi.org/10.1111/brev.12862>

- Wolińska A., Stępniewska Z., Canuto R. A., 2012. Dehydrogenase activity in the soil environment, w: *Dehydrogenases*. InTech Publishers, London, UK, 183–210.
- Xiao B., Bowker M. A., 2020. Moss-biocrusts strongly decrease soil surface albedo, altering land-surface energy balance in a dryland ecosystem. *Science of the Total Environment* 741, 140425. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140425>
- Yeager C. M., Kornosky J. L., Morgan R. E., Cain E. C., Garcia-Pichel F., i in., 2007. Three distinct clades of cultured heterocystous cyanobacteria constitute the dominant N₂-fixing members of biological soil crusts of the Colorado Plateau, USA. *FEMS Microbiology Ecology* 60(1), 85–97. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2006.00265.x>
- Zaady E., Eldridge D. J., Bowker M. A., 2016. Effects of local-scale disturbance on biocrusts, w: Weber B., Büdel B., Belnap J. (Red.), *Biological soil crusts: an organizing principle in drylands*. Springer, Cham, 429–449. https://doi.org/10.1007/978-3-319-30214-0_21