



SOCIETAT D'HISTÒRIA
NATURAL DE LES BALEARS

Editorial

On line

Un futur per a l'ecologia del sòl

Hi ha una àrea relativament inexplorada de l'ecologia que tindrà, amb seguretat, un futur molt brillant. Actualment es tracta quasi literalment d'una capsula negra: qualque cosa que no podem veure per de dins i que està, per tant, plena de misteri i de promeses. És l'ecologia del què ocorre dins d'un petit bocí de sòl. Nosaltres podem veure, amb els ulls nus, aucells, mamífers, rèptils, amfibis, una gran diversitat d'invertebrats, i plantes de tots els tipus i formes que aporten l'energia que és, en darrer cas, la font de tots ells. En comparació, el que trovam a un petit cub de sòl és un trencaclosques, donat que està amagat de la nostra vista. No obstant això, sabem que conté rotífers, cil·liats, nematodes, àcars i altres petits artròpodes, amebes, fongs i grans quantitats de bacteris que, igual com les plantes verdes, juguen el paper d'aliment dels herbívors i carnívors de major mida que els enrevolten.

Encara que l'ecologia del sòl ha estat estudiada des de distintes vessants (veure per exemple, Coleman i Crossley, 1995) encara resten molts de fascinants problemes per descobrir. Per tal d'afermar el meu argument de que el sòl conté molts de problemes fascinants, a continuació relataré tres històries a les que estan implicades amebes edàfiques – fongs mucilaginosos unicel·lulars (*Dictyosteliomycota*) – pels quals m'he interessat durant molts d'anys.

La primera història és un estudi d'Edward Horn (1971) qui es va centrar en la qüestió de perquè diferents espècies de fongs mucilaginosos poden coexistir en una petita superfície de sòl; perquè una espècie no competeix fins a eliminar a totes les altres. Aquest estudi va ser la seva tesi doctoral, la qual va realitzar sota la direcció d'en Robert MacArthur i de mi mateix. MacArthur (1958) havia fet alguns estudis, avui coneguts, sobre com diferents espècies de busquerets habitaven el mateix bosc de manera estable sense que una anul·là a totes les altres. Cada una d'elles tenia el seu nínxol alimentari especialitzat a diferents parts dels arbres, de manera que no violaven els dels altres. Horn va trobar que en una petita porció de sòl coexistien pacíficament quatre espècies de fongs mucilaginosos unicel·lulars. Va aïllar, partint d'una mateixa font, diferents soques de bacteris i els va fer créixer separatament en agar en plaques de cultiu. El que va trovar, és que diferents espècies de fongs mucilaginosos tenien distintes preferències alimentàries entre les vàries soques de bacteris. Amb altres paraules, el sòl alberga els seus nínxols alimentaris d'una manera similar a com ho fa el bosc amb les distintes espècies de busquerets.

El segon conte microecològic del sòl procedeix d'un treball sobre l'orientació dels fongs mucilaginosos unicel·lulars a la seva etapa multicel·lular segons el gradient de temperatura. Molts de milers d'amebes es junten per a formar un mucil·lag migrador que s'orienta cap a la llum i segons gradients de calor. La raó adaptativa d'aquestes orientacions sembla ser la recerca del lloc òptim per a formar un petit cos fructífer (una massa d'espores que s'eleva a l'aire a l'extrem d'un brot fi; Fig. 1) per tal de dispersar les espores. Si estan a prop de la superfície del sòl els hi serà més fàcil situar-se en el camí dels invertebrats que hi passen i als quals les espores s'adheriran, essent dutes a noves taques de bacteris. Es ben conegut que aquests

mucíl·lags migradors es dirigeixen cap a intensitats de llum extremadament baixes, i també que són extraordinàriament sensibles a petits gradients de temperatura – tan petits que poden detectar diferències de menys de 0,0005 °C entre un extrem del mucíl·lag i l'altre (Bonner *et al.*, 1950). Els nostres primers resultats no només van ser confirmats per en Kenneth Poff sinó que, juntament amb un dels seus estudiants, va mostrar que si el rang de temperatura del gradient estava per damunt de la temperatura a la que creixien, els bacteris anirien cap a l'extrem més calent (termotàxia positiva); mentre que si es trovaven dins un rang de temperatures més fredes que aquella de creixement, s'orientaven cap al costat més fred (termotàxia negativa) (Whitaker i Poff, 1980). Ells defensaven que durant el període del dia amb llum, temperat, l'aire estaria més calent que el sòl, de manera que el "l·limac" (nom que se li dóna a la colònia mucilaginosa) migrarien cap a la superfície; i que amb la frescor de la nit l'aire estaria més fred que el sòl, de manera que el "l·limac" també es desplaçaria cap amunt. Mitjançant aquest mecanisme tan intrigant de signe invers a la termotàxia, els bacteris anirien cap a la superfície tant de dia com de nit.

La tercera història és un recent treball de laboratori d'en Richard Kessin, (Kessin *et al.*, 1996). Ell i el seu equip va investigar les interaccions entre els nematodes – altres organismes molt comuns al sòl – i els fongs mucilaginosos unicel·lulars. Van mesclar els dos en plaques de cultiu i van trobar que els nematodes eren voraçs predadors d'amebes, a les quals engolien i digerien. Però, les espores travessaven tots els intestins dels nematodes sense patir cap mal i així eren transportades fins a una certa distància, és a dir, eren dispersades. Endemés, una vegada que les amebes s'havien agregat dins una massa, es mantenien protegides per una beina gelatinosa, de tal forma que els nematodes foren incapaçs de menjar-les. Doncs, aquí podem veure un predador vertader que també actua com a dispersor, mentre que les amebes de fongs reptants estan protegides tant quan són espores com quan passen a ser una massa multicel·lular. I encara hi ha més. Els nematodes compten amb el seu propi sistema de dispersió: tenen petits individus que mai no es nodreixen que suposen la fase dispersora del seu cicle vital. Per a millorar les seves possibilitats de dispersió, aquestes larves escalen el brot d'un cos fructífer de fongs mucilaginós i s'arribollen entorn de la massa esfèrica d'espores (igual com les serps del cap de Medusa) aprofitant el fet que els cosos fructífers estan a l'aire i suposen llocs millors per a la dispersió. Hi ha un estira i arronça entre aquests dos oponents.

Si es considera quants d'organismes diferents conviuen en un petit grapat de sòl, apart de bacteris, fongs mucilaginosos i nematodes, les possibilitats de riques i fascinants interaccions semblen enormes. Però, per tal d'arribar a compondre el trencaclosques, a més a més que la simple vista o un parell de binoculars, fa falta un microscopi i una certa feina de detectiu intel·ligent.

Agraïments

Voldria donar les gràcies al meu col·lega, Professor Henry Horn, per la seva ajuda i suggeriments a l'hora de realitzar les primeres notes d'aquest manuscrit.

A future for soil ecology

There is one relatively unexplored area of ecology that will certainly have a very bright future. At the moment it is almost literally a black box—something we cannot see within, and therefore full of mystery and promise. It is the ecology of what goes on within a small bit of soil. We can easily see with our unaided eyes birds, mammals, reptiles, amphibians, a great diversity of invertebrates, and plants of every variety and description that provide the energy, the ultimate fodder for them all. By comparison what we find in a small cube of soil is a puzzle, for it is shielded from our view. Yet we know that it contains rotifers, ciliates, nematodes, mites and other small arthropods, amoebae, fungi and vast amounts of bacteria that, just like green plants, play the role of fodder for the larger herbivores and carnivores that surround them.

Although much has been done on the ecology of the soil (see for example, Coleman and Crossley, 1995), there are many more fascinating problems. To make my point that the soil contains many fascinating problems, I shall relate three stories that involve soil amoebae—cellular slime molds—that have been my interest for many years.

The first is a study by Edward Horn (1971) who addressed the question of why different species of slime molds can exist together in a small patch of soil; why does one species not out compete all the others. This was his doctoral thesis which he did under the aegis of Robert MacArthur and myself. MacArthur (1958) had done some now famous studies on how different species of warblers lived in the same forest in a stable state without one swamping out all the others; they each had their specialized feeding niche in different parts of the trees that did not infringe upon those of others. Horn found that in a small portion of soil four species of cellular slime molds were peacefully co-existing. He isolated all the different strains of bacteria from the same source and grew them separately on agar in culture dishes. What he found was that different species of slime molds had distinct food preferences among the various strains of bacteria; in other words the soil harbors its food niches in a way that is parallel to the forest with its co-existing warblers.

The second micro-ecological tale in the soil comes from work on the orientation of the multicellular stage of cellular slime molds in temperature gradients. Many thousands of amoebae come together to form a migrating slug that orients towards light and in heat gradients. The adaptive reason for these orientations is presumably to find the optimal place to form a small fruiting body (a spore mass lifted up into the air on a slender stalk; Fig. 1) to disperse the spores. If they are near the surface of the soil they will be better able to be in the path of passing invertebrates to which the spores will adhere and carry them to new patches of bacteria. It is well known that that these migrating slugs will go towards light of extremely low intensities, but also they are extraordinarily sensitive to small temperature gradients—so small that they can detect a difference of less than $0.0005\text{ }^{\circ}\text{C}$ between one side of the slug and the other (Bonner *et al.*, 1950). Our early results were not only confirmed by Kenneth Poff, but with one of his students he showed that if the temperature range of the gradient was above the temperature at which they were grown, they would go towards the warmer side (positive thermotaxis); but if they were in a temperature range cooler than the growth temperature, they would orient towards the colder side (negative thermotaxis) (Whitaker and Poff, 1980). They argued that during the warm daytime the air would be warmer than the soil, which would mean that the slugs would migrate up towards the surface; and in the cool of the night the air would be colder than the soil, which would still mean that the slugs would move upwards. By this intriguing mechanism of a sign reversal of the thermotaxis, they will go towards the surface night and day.

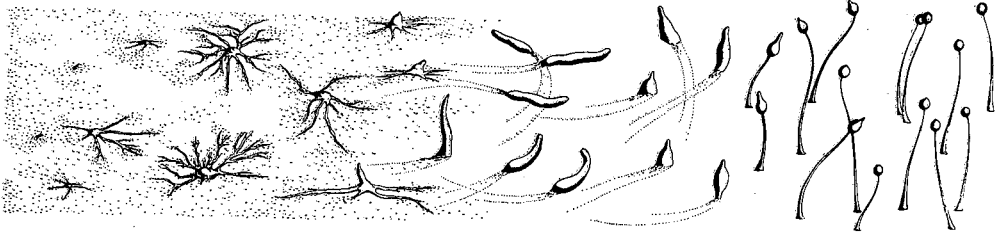


Fig. 1. Cicle vital d'un fong mucilaginos unicel·lular. L'etapa social comença quan les amebes individuals (al fons a l'esquerra) es comencen a agregar en un conjunt central de punts i es distribueixen en llimacs migradors. Després d'un període de migració, el mucil·lag es redreça i les cèl·lules anteriors donen lloc a un brot que s'alça cap amunt, elevant així a les cèl·lules posteriors que es converteixen en espores. (Dibuix de Patricia Collins, en Bonner, *Scientific American*, juny 1969).

*Fig. 1. The life cycle of a cellular slime mold. The social phase begins when individual amoebae (far left) begin to aggregate into central collection points and gather into migrating slugs. After a period of migration, the slug rights itself and the anterior cells form a stalk that rises up into the air, lifting the posterior cells which turn into spores. (Drawing by Patricia Collins from Bonner, *Scientific American*, June 1969).*

The third story is the recent work from the laboratory of Richard Kessin (Kessin *et al.*, 1996). He and his associates investigated the interactions between nematodes—another common soil organism—and cellular slime molds. They mixed the two in culture dishes and found that nematodes were voracious predators of amoebae, gobbling them up and digesting them. However the spores went right through the nematode gut unharmed and in this way were carried some distance away—they were dispersed. Furthermore, once the amoebae had aggregated into a mass they become protected by a slime sheath and the nematodes were unable to eat them. So here we see a true predator that also acts as a disperser, but the slime mold amoebae are protected both as spores and once they become multicellular. But there is more. Nematodes have their own dispersal system: they have small, non-feeding individuals that serve as a dispersal stage in their life cycle. To improve their chances of dispersal these larvae will climb up the stalk of a slime mold fruiting body and mill around the spherical spore mass (rather like the snakes of Medusa's hair), taking advantage of the fact that the fruiting bodies stick up into the air and provide more effective sites for dispersal. There is give and take between these two opponents.

When one considers how many different kinds of organisms there are in a small lump of soil, besides bacteria, slime molds and nematodes, the possibility for rich and fascinating ecological interactions seem enormous. But instead of piecing together the puzzle with the naked eye, or with a pair of binoculars, it requires a microscope and some clever detective work.

Referències/References

- Bonner, J.T., W.W. Clarke jr, C.L. Neely jr and M. K. Slifkin. 1950. The orientation to light and the extremely sensitive orientation to temperature gradients in the slime mold *Dictyostelium discoideum*. *J. Cell. Compar. Physiol.* 36: 149-158.
- Coleman, D.C. and D.A. Crossley, Jr. 1955. *Fundamentals of soil Ecology*. Academic Press.
- Horn, E. G. 1971. Food competition among the cellular slime molds (Acrasidae). *Ecology*, 52: 475-484.
- Kessin, R.H., G.G. Gundersen, V. Zaydfudim, M. Grimson, and R.L. Blanton. 1996. How cellular slime molds evade nematodes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 93: 4857-4861.
- MacArthur, R.H. 1958. Population ecology of some warblers of Northeastern coniferous forest. *Ecology*, 39: 599-619.
- Whitaker, B.D. and K.L. Poff. 1980. Thermal adaptation of thermosensing and negative thermotaxis in *Dictyostelium*. *Exp. Cell Res.*, 128: 87-93.

(I would like to thank my colleague, Professor Henry Horn, for his helpful suggestions on an earlier draft.)

J. T. Bonner
Professor Emeritus
Department of Ecology and Evolutionary Biology
Princeton University
Princeton, New Jersey 08544 USA