

BIOCHEMICKÉ VLASTNOSTI A VZTAHY LEŽÍCÍHO MRTVÉHO DŘEVA A NADLOŽNÍHO HUMUSU V PŘIROZENÝCH BUČINÁCH

BIOCHEMICAL PROPERTIES AND THEIR RELATIONS BETWEEN FALLEN DEAD WOOD AND SURFACE HUMUSLAYER IN NATURAL BEECH FORESTS

PAVEL SAMEC¹⁾, KAREL MAROSZ²⁾, ALEŠ KUČERA²⁾, KLEMENT REJŠEK²⁾

^{1)ÚHÚL, Frýdek-Místek;} ^{2)LDF MZLU Brno}

ABSTRACT

This study is focused on approach of formulation in respect to biochemistry relations between surface humus and fallen dead wood in natural beechwoods. Beechwoods are native Central European leading recent ecosystems but their present-time occurrences are restricted after long-term human disturbances. Sampling was situated to natural forests on characteristic sites of nutrient-rich, nutrient-medium and acidic trophic series from upland to mountain altitudes. Humus substances, oxidizable carbon, total nitrogen, activities of urease and acid phosphomonoesterase as well as microbial biomass were obtained. The methodology was separated to two ways: (1) Analysis of variance and Kruskal-Wallis' test were used for comparison of original data, transformed data and their balances. (2) Principal component analysis defined perspectives of correlations. Computed results of multiple comparisons were translated to binary code and evaluated like digital comparator principle. We concluded that obtained biochemistry feedbacks between surface humus and dead wood could be evaluated using mainly data about microbial biomass, total nitrogen, humus substances and urease activity. Parameters of C/N indicate differences among fallen dead wood and humus. But only nitrogen content provides normal distribution and thus roughly shows humus attributes due to site characteristics.

Klíčová slova: dekompozice, humus, tlející dřevo, mikrobiální biomasa, ureáza

Key words: decomposition, humus, rotting wood, microbial biomass, urease

ÚVOD

Dřevní hmota je jedním z determinačních znaků lesa. Zejména biologický rozklad dřeva je nenahraditelným procesem v dynamice lesních ekosystémů. Nicméně těsnost vazeb mrtvého dřeva a ostatních ekosystémových složek lesa je různá v různých lesích. Nejenže je charakteristická pro různé přírodní lesy a zcela změněná v lesních monokulturách, ale specificky se na ekosystémových tocích účastní v lesích temperátních, boreálních i tropických a specificky v lesích zonálních a horských (KORPEE 1989, JANČARIK 2000, SCHWARZ 2001, SANIGA, SCHÜTZ 2002). V předkládané práci byla hodnocena vazba ležícího mrtvého dřeva (LMD) a nadložního humusu v přirozených bučinách různých vegetačních stupňů. Posuzována byla hlavně blízkost chemismu tlejícího dřeva a nadložního humusu podle výsledků různých statistických testů.

Biologické a biochemické půdní vlastnosti v půdě indukují zpřístupňování živin pro rostliny a interakce mezi anorganickými fázemi, odumřelou organickou hmotou a biotou. Stanoveny byly vybrané půdní hydrolytické enzymy, katalyzující rozklad různých organických molekul, z nichž se do půdního roztoku mohou uvolnit minerální biogenní sloučeniny. Mechanismy mikrobiálního zpřístupňování, uchování a transferu živin pro rostliny jsou bezpodmínečně závislé na metabolismu fosforu. Biologická dostupnost fosforu je zpravidla limitním faktorem primární produkce. Pro lesní půdy je predispozice nedostatkem fosforu příznačná (REJŠEK 1991).

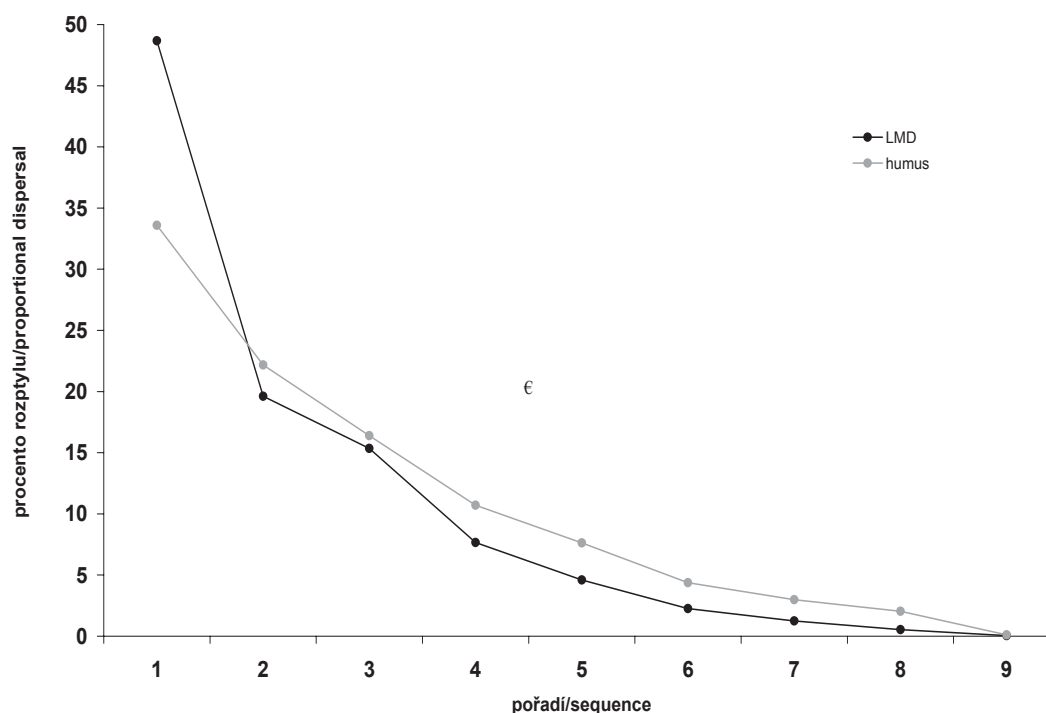
Estery kyseliny ortofosforečné vstupující do půdy ve formě odumřelých organických látek zpravidla bývají jedinečným zdrojem fosforu pro výživu rostlin. I když získat dostupný fosfor ze zvětralín hornin s obsahem apatitu je možné (BLUM et al. 2002), rychlost tohoto procesu zpravidla nedostačuje jeho aktuální biologické potřebě. Nezbytná je naopak enzymatická aktivita při rozkladu organických sloučenin, obsahujících přístupný fosfor, která může zajistit dostatek fosforu pro biosyntézu. Jako činitel procesu transformace sloučenin fosforu při dekompozici byla stanovena aktivita kyselých fosfomonoesterázy (KFME) (HÝSEK, ŠARAPATKA 1998, FLEGEL, SCHRADER 2000).

Alternativně byly sledovány vybrané aspekty v procesu amonifikace. Amonifikace představuje významnou část ekosystémového toku dusíku. Souvisí s fyziologickým zpřístupňováním NH_4^+ pro rostliny. Jedním z enzymů, který se jej účastní, je ureáza. Ureáza hydrolyzuje močovinu vznikající proteolytickým rozkladem aminokyselin na CO_2 a NH_3 .

TEORETICKÉ PŘEDPOKLADY

Význam mrtvého dřeva

Syntéza i rozklad dřeva patří mezi procesy s jedinečnou vazbou na lesní ekosystémy. Je to právě přítomnost dřeva, která odlišuje les od ostatních suchozemských biomů. Dřevní hmota spolu s opadem představuje základní vstupní surovinu detritových řetězců (JANKOVSKÝ 2001). Ekologický význam mrtvého dřeva v lese byl pozorován v mnoha aspektech (CHRISTENSEN et al. 2005):



Graf 1.

Procento vyjádřeného rozptylu vlastními čísly
Percentage of detected variance by factor scores

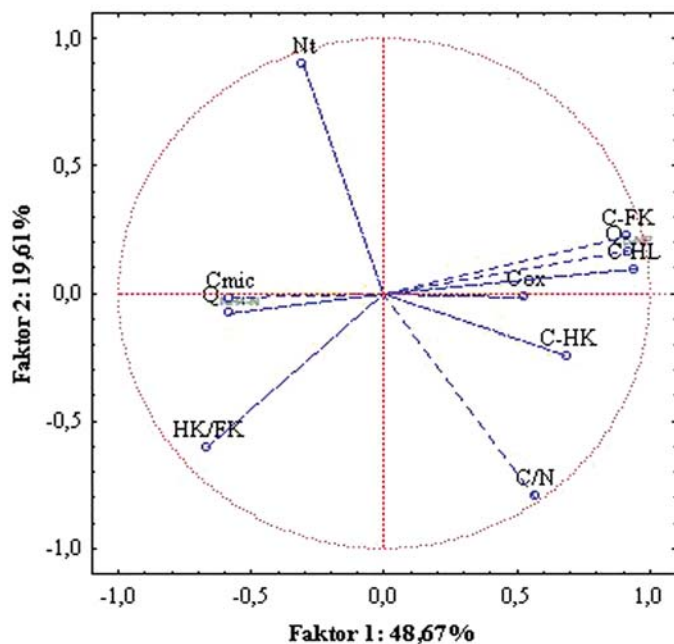
- 1) LMD a pařezy poskytují substrát pro obnovu lesa v chladných temperátních, boreálních i horských lesích. Od jedlo-bukového lesního vegetačního stupně (LVS) roste míra závislosti bioty na mrtvé organické hmotě (JANČAŘÍK 2000). Charakteristicky je LMD nezbytné pro obnovu lesa v podmínkách smrkového LVS (JANKOVSKÝ, APLTAUER 2001, SCHWARZ 1997, VAVŘÍČEK, ŠIMKOVÁ 2005).
- 2) Mrtvé dřevo je důležité pro biodiverzitu lesa, protože poskytuje jedinečné niky pro řadu organismů (MÍCHAL 1999). Nedostatek mrtvého dřeva se projeví poklesem biodiverzity a aktivity půdní bioty, ohrozí ekosystémový tok živin a genezi nadložního humusu (FABISZEWSKI, WOJTUN 2000).
- 3) Mrtvé dřevo ovlivňuje porostní mikroklima a funguje jako důležitý rezervoár vody pro přečkání epizod sucha a přísušků.
- 4) Mrtvé dřevo je dlouhodobým zdrojem přístupných živin pro les. Kvalitativně je ale odlišné chemické složení opadu a tenkých větví od dřeva kmene (BUBLINEC 1983). Většina zásob živin je soustředěna v kůře nebo nedřevnatém opadu, vlastní dřevo tvoří jen ligno-celulósový sloučeniny.
- 5) Obsah uhlíku v mrtvém dřevě je natolik vysoký, že se významně projevuje v uhlíkovém sinku lesa (PODRÁZSKÝ 1996). Zároveň ale je příčinou, že při dekompozici je dřevní hmota často úplně mineralizována na H_2O a CO_2 a jen relativně malá část je trvale zadržena v půdním humusu.
- 6) Humifikace mrtvého dřeva navzdory značné mineralizaci významně přispívá ke kontinuálnímu přísunu organické hmoty do půdy.

Dekompozice mrtvého dřeva

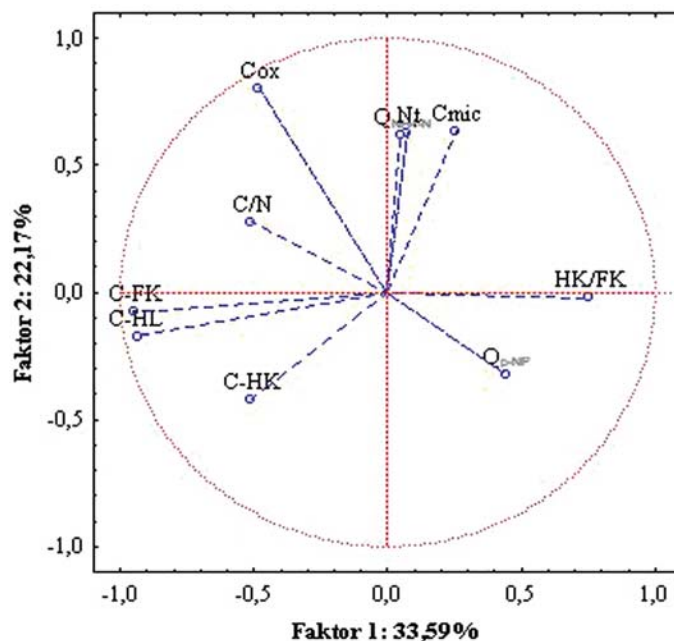
Mrtvé dřevo rozkládají především houby, protože jsou schopny rozkládat jinak toxický lignin. Druhové spektrum hub na dřevinách jejich ekologie jsou dobře známy (ČERNÝ 1976, JANKOVSKÝ 1999). Druhová diverzita dřevních hub je různá v lesích smrkových (JANKOVSKÝ et al. 2002), jedlo-bukových nebo bukových (JANKOVSKÝ et al. 2004, JANKOVSKÝ, VÁGNER 1999) nebo lužních (JANKOVSKÝ et al. 1999, JANČOVIČOVÁ 2001). Působení dřevních hub na dekompozici nebo humifikaci bývá často zjednodušeně popisováno formou výčtu druhového spektra se specifikací místa výskytu, stanovením procenta rozkládaného dřeva a typu tlení. K této charakteristice slouží rovněž i poznatky ekologie dřevních hub.

Analytické vyhodnocení působení dřevních hub na dekompozici se opírá o stanovení enzymatické aktivity, která je determinací i při určení typu tlení. Dřevní houby, které produkují lignolytické enzymy, působí tzv. bílé tlení. Při bílém tlení je rychle rozložen lignin, zatímco celulóza a další polysacharidy jsou rozkládány jen pomalu. Lignin primárně rozkládají lakázy a peroxidázy. Jejich aktivita je substrátově specifická. I když bývá považována i za druhově specifickou, protože u různých trofických skupin dřevních hub je závislá na mnoha vnějších faktorech a je proto velmi proměnlivá (HOMOLKA et al. 1995), determinace hub podle enzymatické aktivity je metodicky velmi obtížná (KOLÁČKOVÁ, LEŠOVÁ 1999).

Bílé tlení je provázáno intenzivnější mineralizací. Ze substrátu se uvolňuje většina vázaných minerálních živin, které jednak mohou být rozpuštěny v půdním roztoku, jednak ale podporují řetězení zbytkových sloučenin dřeva do řetězců humusových látek. Tvorba humusových sloučenin se při bílém tlení uskutečňuje až po rozkladu ligninu i polysacharidů. Úbytek ligninu v tlejícím dřevě umožňuje další kolonizaci. V dalším rozkladu dřeva se mohou uplatňovat



Graf 2.
 Projekce proměnných vlastností LMD do faktorové roviny
 Projection of variable properties of the fallen dead wood into factor level



Graf 3.
 Projekce proměnných vlastností nadložního humusu do faktorové roviny
 Projection of variable properties of the surface humus into factor level

Tab. 1.

Přehled zkoumaných lokalit. SLT - soubor lesních typů, a - nadmořská výška (m n. m.), P - průměrný roční úhrn srážek (mm), T - průměrná roční teplota (°C), D - Langův dešťový faktor
 Overview of the observed localities. FTG - forest type group, a - altitude (m a. s. l.), P - annual precipitation (mm), T - average temperature (°C), D - Langs' climatic index

Plocha/Plot	Název/Name	GPS localization		SLT/FTG	α	P	T	D
1	Vývěry Punkvy	49°21,7N	16°41,7E	3W	450	646	7,3	88
2	Habrůvecká bučina	49°19,5N	16°42,2E	4S	543	589	8,1	73
3	Sidonie	49°03,1N	18°04,4E	4B	490	760	7,2	106
4	Mrhatina	49°12,9N	15°22,0E	5K	600	571	5,8	98
5	Razula	49°21,7N	18°22,6E	5A	720	1081	6,3	172
6	Skalka	49°33,6N	18°17,7E	5S	790	1008	5,7	177
7	Jelení bučina	50°06,6N	17°17,9E	5A	920	1100	3,8	289
8	Žákova hora	49°39,5N	15°59,8E	6S	790	900	4,7	191
9	Čerňavina	49°36,0N	18°39,5E	6Z	1040	1135	3,5	324
10	Bučina pod Fr. myslivnou	50°03,5N	17°11,8E	6S	1130	1150	3,0	383

Tab. 2.

Základní taxační charakteristiky vybraných lokalit (dendrometrické údaje podle SIMONA 2001, SIMONA et al. 2004). ZH - zásoba humusu (t/ha); ZLMD - zásoba ležícího mrtvého dřeva (m³/ha); V - porostní zásoba (m³/ha); ρ - zakmenění.
Basic forest mensurational characteristics of the localities (dendrometric data according to SIMON 2001, SIMON et al. 2004). HV - humus volume (t/ha); VFDW - volume of fallen dead wood (m³/ha); SV - standing volume (m³/ha); ρ - stand density

Plocha/Plot	Humusová forma/Humus form	ZH/HV	ZSMD/VFDW	V/SV	ρ
1	mulový moder	95,1	36,4	443,9	0,8
2	mulový moder	-	-		
3	mulový moder	23,2	6,8	579,8	0,7
4	morový moder	-	-	455,6	
5	mulový moder	-	-	831,0	
6	mulový moder	46,1	3,1	552,5	1,0
7	typický moder	13,3	79,7	260,0	0,6
8	morový moder	-	-		1,0
9	morový moder	-	-	239,2	0,7
10	drnový moder	44,0	49,3	270,8	0,8

Tab. 3.

Výsledky lineárních jednorozměrných testů dat při $P < 0,05$ (tučně). LMD - ležící mrtvé dřevo, PD - přirozená data, TD - transformovaná data, DV - datové váhy, C_{ox} - celkový uhlík (%), N_t - celkový dusík (%), C-HK - uhlík huminových kyselin (%), C-FK - uhlík fulvokyselin (%), C-HL - uhlík humusových látek, Q_{p-NP} - aktivita kyselých fosfatázy (mg/h), Q_{N-NH₄} - aktivita ureázy (mg/h), C_{mic} - uhlík mikrobiální biomasy (mg/g)

Results of linear simple-dimensional tests of the data at $P < 0.05$ (bold). FDW - fallen dead wood, OD - original data, TD - transformed data, DB - data balances, C_{ox} - oxidizable carbon (%), N_t - total nitrogen (%), C-HK - humic acids carbon (%), C-FK - fulvic acids carbon (%), C-HL - humus substances carbon, Q_{p-NP} - acid phosphatase activity (mg/h), Q_{N-NH₄} - urease activity (mg/h), C_{mic} - microbial biomass carbon (mg/g)

Veličina/ Quantity	Data		ANOVA			K-W test
	LMD/FDW	Humus	PD/OD	TD	DV/DB	
C _{ox}	48.96±4.43	36.69±9.17	19,68	19,68	16,85	21,47
N _t	0.41±0.18	1.17±0.26	38,76	-	38,76	27,89
C/N	142.52±62.27	32.11±8.83	67,46	67,46	33,36	22,09
C-HK	2.69±1.43	2.45±1.05	0,22	-	0,22	0,53
C-FK	4.29±3.36	3.69±3.36	0,54	0,54	0,52	2,14
C-HL	6.89±4.30	6.14±3.99	0,41	0,64	0,52	1,34
HK/FK	0.87±0.97	1.03±1.01	0,29	-	0,29	24,25
Q _{p-NP}	144.73±101.92	164.58±64.04	0,13	-	0,24	0,99
Q _{N-NH₄}	159.05±214.63	183.19±116.12	2,39	2,39	0,73	5,33
C _{mic}	3117.70±3402.96	2994.79±2218.80	0,02	0,02	0,45	0,33

Tab. 4.

Mnohonásobné porovnání hodnot N_t z jednotlivých ploch. ++ velmi významné rozdíly při $P < 0,01$ + významné rozdíly při $P < 0,05$, T - taxon dřeviny

Multivariate comparison of N_t values on the investigated plots. ++ very significant differences at $P < 0.01$; + significant differences at $P < 0.05$, T - taxon of the woody species; JD - *Abies alba*; BK - *Fagus sylvatica*; SM - *Picea abies*

Plocha/Plot	T	1	2	3	4	5	6	7a	7b	8	9	10
1	JD	0,60			++		+		++		++	
2	BK		1,00		++		+		++		++	
3	BK			0,98	+				++		++	
4	BK				0,92				++		++	
5	JD					0,76			++		++	
6	BK						0,82		++		++	
7a	BK							1,05	+		++	
7b	SM								0,98	+	++	+
8	SM									0,85	++	
9	BK										1,19	++
10	BK											0,93

i bakterie, ale optima pro jejich aktivitu se nachází blízko neutrální půdní reakce, proto v převážně kyselých půdách střední Evropy dominují houby, které jsou značně acidotolerantní. Na kyselých stanovištích bakterie nedokáží rozkládat karboxylové vazby, které u organických molekul charakteristicky budují část pufrací stavby aminokyselin. Přitom aminokyseliny jsou nejrozšířenější dusíkaté sloučeniny v půdě. Biologický rozklad aminokyselin nemůže být nezajištěn. V kyselých půdách jej uskutečňují houby. Přesto snížená aktivita bakterií je jednou z příčin obecně nižší intenzity dekompozice opadu v kyselém prostředí (RODRIGUEZ et al. 1996, KREITZ, ANDERSON 1997).

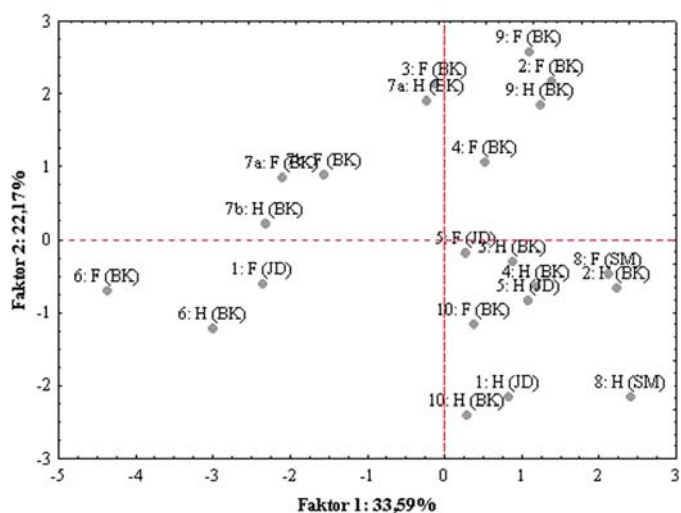
Při hnědém tlení dochází k rychlému rozkladu polysacharidových řetězců, zatímco lignin je rozkládán pouze zvolna. Tlející dřevo tak rychle ztrácí svoji strukturu. Dokonce přítomnost ligninu predisponuje substrát k časnější humifikaci. Humifikace ligninu ale neposkytuje substrát vhodný pro mikrobiální procesy. Lignin je toxickou sloučeninou. I když jeho síťová struktura může být rozložena relativně rychle, rezidua mohou tvořit polyfenolové komplexy, odolné vůči dalšímu rozkladu. Vznikají humusové polymery, z nichž není možné rychle zpřístupňovat vázané živiny. Zvláště v silně kyselých substrátech tyto nepříznivé humusové sloučeniny vznikají majoritně, zatímco procesy vzniku sorpčně aktivních sloučenin po uvolnění vázaných organogenních iontů probíhají v mnohem menší míře.

Hnědé tlení typicky probíhá v horských smrčínách. V exponovaných polohách blízko horní hranice lesa je tlející dřevo dokonce sorpčně optimálnější než půdní povrch, proto se stává i jedinečným substrátem pro přirozenou obnovu lesa. Bílé tlení se typicky vyskytuje v listnatých porostech a i když poskytuje humifikačně vhodnější substrát než tlení hnědé, v klimaticky příhodnějších podmínkách probíhá i obecně intenzivnější humifikace v půdě, takže dřevo zde není jediným substrátem pro obnovu porostů. V biochemickém působení vykazují houby řadu výhodnějších adaptací než bakterie. Houby produkují velmi účinné kyselé fosfatázy a fytázy. Půdní bakterie jsou

úspěšnější v produkci alkalických fosfatáz, které v nadložním humusu kladně korelují s mikrobiální biomasou, počtem amonifikačních bakterií i biomasou mikromycetů (TARAFDAR et al. 2001, HÝSEK, ŠARAPATKA 1998). Houby se chovají antagonisticky vůči bakteriím, takže bakterie produkující KFME a podílející se na biologickém rozkladu opadu na kyselých stanovištích jsou neaktivnější, když přežívají v traktu půdních kroužkoců (FLEGEL, SCHRADER 2000). Houby si v kyselém prostředí vytvořily nezastupitelné adaptace a jsou dominantními dekompozitory veškeré organické hmoty včetně dřeva.

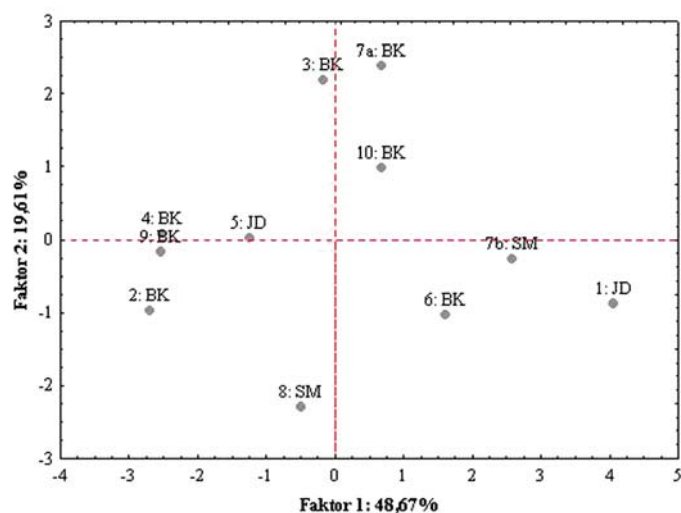
MATERIÁL

Byly vybrány porosty přirozených nebo přírodě blízkých bučin z maloplošných zvláště chráněných území (MZCHÚ) v podmínkách dubo-bukového (3.) až smrko-bukového (6.) LVS. Vybrané plochy jsou situovány v bioregionech tvořících pomezí mezi hercynskou a západokarpatskou podprovincií vždy na zonálních stanovištích s přírodě blízkou nebo přirozenou druhovou skladbou (tab. 1). Výzkumné plochy (VP) byly situovány v závislosti na jednoznačné určitelnosti biotopu (CHYTRÝ et al. 2001) a jeho blízkosti s potenciální dřevinnou skladbou podle výsledků stanovištního a dendrometrického průzkumu (SIMON 2001, SIMON et al. 2004, CULEK 1996, SAMEC 2005, HRUŠKA, GRUNDA 2005, VRŠKA et al. 1999, 2001). Z výsledků předchozích stanovištních průzkumů byla vzata zařazení vybraných území do souborů lesních typů (SLT). Z výsledků dendrometrických šetření byly převzaty zejména souhrnné údaje o zakmenění (ρ) a zásobě dřevní hmoty (V) (tab. 2).



Graf 4.

Projekce zájmových ploch do faktorové roviny
Projection of the investigated plots into factor level



Graf 5.

Projekce LMD do faktorové roviny
Projection of the fallen dead wood into factor level

Tab. 5.

Mnohonásobné porovnání transformovaných hodnot C_{ox} z jednotlivých ploch. ++ velmi významné rozdíly při $P < 0,01$ + významné rozdíly při $P < 0,05$. T - taxon dřeviny

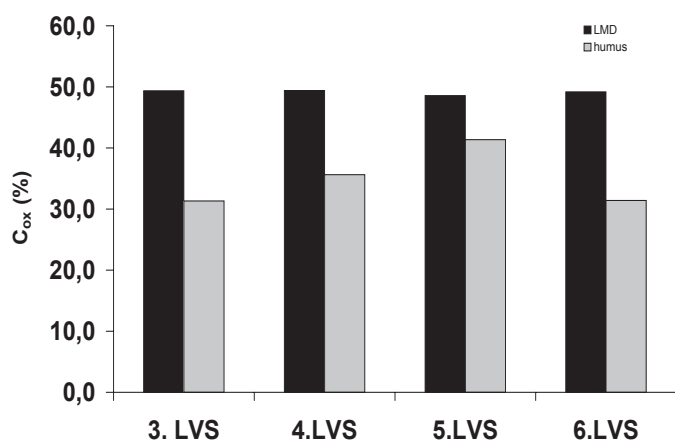
Multivariate comparison of transformed C_{ox} -values on the investigated plots. ++ very significant differences at $P < 0.01$; + significant differences at $P < 0.05$. T- taxon of the woody species; JD - *Abies alba*; BK - *Fagus sylvatica*; SM - *Picea abies*

Plocha/Plot	T	1	2	3	4	5	6	7a	7b	8	9	10
1	JD	37,33		++	++	++	++	++	++		++	
2	BK		38,90	++	+		+	++	++		++	
3	BK			41,54				++	++	++		++
4	BK				41,31			++	++	++		++
5	JD					39,47		++	++	+	++	++
6	BK						42,47	++	++	++		++
7a	BK							48,06		++		++
7b	SM								47,85	++		++
8	SM									34,34		
9	BK										45,19	++
10	BK											32,47

METODIKA

Každá VP byla volena tak, aby byla reprezentativní pro předpokládaný SLT. Vždy byla vymezena jako pravidelný čtyřúhelník o ploše 1 ha stabilizovaný GPS se stanovením rozsahu nadmořských výšek (tab. 1). Zde byla provedena inventarizace LMD s tloušťkou > 10 cm průměrkováním naplno s přesností ± 1 cm. U kmenů, přesahujících hranici plochy, byla registrována jen ta část zasahující dovnitř VP. Vždy ze tří reprezentativních míst VP byl kvantitativně odebrán nadložní humus. Odběrná místa měla vždy plošku 25 x 25 cm. Terénní šetření probíhala v červnu 2005 a 2006. Genetické horizonty a forma humusu byly rozlišeny na základě taxonomické-

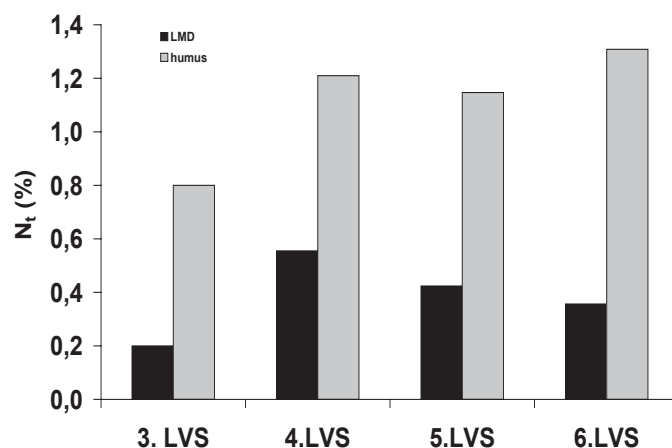
ho systému půd (NĚMEČEK et al. 2001). Jedno ze tří odběrných míst bylo vždy umístěno v půdorysu LMD v nejvyšším stupni rozkladu bílým tlením podle klasifikace HORTA a VRŠKA (1999) nebo do 5 cm od dotyku LMD s půdou. V tomto místě byl zároveň i odebrán vzorek LMD. Kvantitativní odběry posloužily ke stanovení zásoby nadložního humusu na šetřených VP. Kvalitativní odběry byly podrobeny chemickým analýzám pro stanovení aktivity KFME (Q_{p-NP}) (REJŠEK 1991), ureázy (Q_{N-NH_4}) (KANDELER, GERBER 1988), mikrobiální biomasy (C_{mic}) (BROOKES et al. 1985), oxidovatelného uhlíku (C_{ox}), celkového dusíku (N_t) i uhlíku frakcí humusových látek ($C-HL$) (ZBÍRAL et al. 1997).



Graf 6.

Obsah C_{ox} v nadložním humusu a ležícím tlejícím dřevě na plochách rozdělených podle LVS

Content of C_{ox} in surface humus and fallen dead wood derived onto investigated forest altitudinal zones



Graf 7.

Obsah N_t v nadložním humusu a ležícím tlejícím dřevě na plochách rozdělených podle LVS

Content of N_t in surface humus and fallen dead wood derived onto investigated forest altitudinal zones

Na základě kvantitativních odběrů byla posouzena vazba hmoty LMD a zásoby nadložního humusu. Tato vazba byla prověřena na základě předpokladu korelací mezi oběma veličinami. Využití byly t-testy a korelační analýzy. Korelovány byly údaje z vybraných VP, které reprezentují trojicky optimální stanoviště buku lesního (*Fagus sylvatica* L.) v potenciálně bučinných vegetačních stupních (REJŠEK, SAMEC 2005). Toto šetření bylo jen orientační s cílem získat předběžné výsledky. Vyhodnocení kvalitativních vazeb mezi LMD a nadložním humusem bylo uskutečněno dvěma přístupy:

- (1) Lineární analýzou rozptylu (ANOVA) a robustním Kruskal-Wallisovým (K-W) testem byla ověřena jednoznačnost výsledku z původních dat, transformovaných dat a jejich vah $[(x_i - \bar{x})/SO]$, kde x_i je prvek datového výběru, \bar{x} je aritmetický průměr výběru a SO směrodatná odchylka výběru. Přijetí/zamítnutí statistických hypotéz bylo vyjádřeno jako 1/0 a vyhodnoceno principem binárního komparátoru. Pro mnohonásobné porovnání byl zvolen Tukeyho test (TUKEY 1977). Normalita dat byla posouzena z koeficientu šikmosti (WEBSTER 2001). Data s porušeným předpokladem normality byla transformována dekadickým logaritmem.
- (2) Výpočtem vlastních čísel korelačních matic byl zjištěn počet faktorů, ovlivňujících celkovou variabilitu šetřených dat. Pomocí analýzy hlavních komponent (PCA) byly vypočítány komponentní váhy šetřených proměnných (MELOUN et al. 2005). Zobrazení proměnných ve faktorové rovině umožnilo nalézt potenciální korelace mezi jednotlivými veličinami.

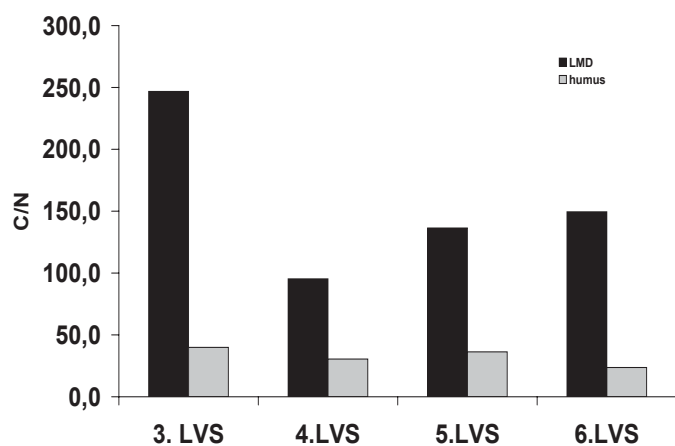
VÝSLEDKY

Na zkoumaných plochách v nižších polohách a zvláště na živých stanovištích byl vždy zjištěn mulový moder. V chladnějších polohách byl zpravidla popsán morový nebo typický moder. Předběžné vyhodnocení možného vztahu zásoby nadložního humusu a LMD neukázalo statisticky významné vazby v hmotě sledovaných složek lesů. Rovněž porovnání chemismu H-horizontů z volného místa VP a z půdorysu LMD t-testem neukázalo významné rozdíly. Na šetřených územích byla zjištěna zásoba nadložního humusu průměrně 13,3 – 95,1 t/ha. Nejvyšší zásoba drti (F) byla zjištěna na VP 10

(23,9 t/ha), nejnižší na VP 7 (3,2 t/ha). Zásoba H-horizontu kolísala mezi 7,1 – 67,8 t/ha. Nejnižší zásoba H-horizontu byla zjištěna na VP 7, nejvyšší na VP 6 a VP 1. Úměra mezi genézí konkrétního horizontu nadložního humusu a celkovou zásobou humusu na povrchu lesních půd je z vyšetřených dat nestanovitelná. Obecně se ale mocnost F + H horizontů projevila jako důležitá pro odhad celkové zásoby humusu.

Porušení předpokladu normality rozdělení dat bylo zjištěno u C_{ox} , C_{mic} , C/N, C-FK, C-HL a Q_{N-NH_4} . Analýza rozptylu a K-W test shodně ukázaly nepřijetí nulové hypotézy o rovnosti rozptylů u hodnot C_{ox} , N_t a C/N (tab. 3). To dokazuje významné rozdíly v hodnotách těchto charakteristik především mezi LMD a horizonty nadložního humusu. Při analýze rozptylu ostatních pedochemických vlastností bylo naopak prokázáno, že jejich rozdíly v LMD a nadložním humusu jsou jen nevýznamné. Test binární rovnosti u výběrů C_{ox} , N_t a C/N ale prokázal, že stejný výsledek bez rizika chyby v závislosti na použité numerické metodě lze dosáhnout jen pro hodnoty N_t . Mnohonásobné porovnání výsledků ukázalo velmi významné rozdíly tlejícího smrku z VP 7 a VP 1 – 6 a rovněž i odlišnost VP 9 (tab. 4). U výběrů s porušenou normalitou je nezbytné operovat jen s výsledkem robustních procedur. Citlivý na správnou metodu numerické analýzy je zejména C/N. Numerické vyhodnocení C_{ox} naopak poukázalo na složitost popisu lesního prostředí, kdy ani neshodu binární komparace nelze ihned považovat za detekci chyby v analytickém postupu. Zatímco u C/N nebyly zjištěny žádné potenciální korelace s jinými veličinami, C_{ox} tyto korelace charakteristicky ukazuje. Mnohonásobné porovnání zájmových ploch ukázalo významné rozdíly v obsahu oxidovatelného uhlíku mezi VP 1 - 2 a VP 3 - 6, mezi VP 7 a VP 1 - 6 a rovněž mezi VP shodně s VP 10 a VP 3 - 7 (tab. 5). Při srovnání s mnohonásobným porovnáním obsahu dusíku ve vzorcích z jednotlivých ploch jsou tyto výsledky neztotožnitelné.

Výpočet vlastních čísel korelačních matic ukazuje, že mikroprostředí LMD a nadložního humusu nelze ztotožňovat, naopak, že každé je biochemicky jiné. Z výpočtu vyloučily dva hlavní faktory, ovlivňující obě zkoumané složky lesa. Každý ale vystihuje jinou míru variability systému (graf 1). Pracovně byly označeny jako (1) vnější faktor klimatu (vysvětlující 48,67 % variability



Graf 8.

Hodnoty poměru C/N v nadložním humusu a ležícím tlejícím dřevě na plochách rozdělených podle LVS
C/N ratios in surface humus and fallen dead wood derived onto investigated forest altitudinal zones

v datech z LMD a 33,59 % variability v datech z nadložního humusu) a (2) vnitřní faktor porostního prostředí (vysvětlující 19,61 % variability v datech z LMD a 22,17 % variability v datech z nadložního humusu). Oba dominantní faktory ovlivňují obě složky lesa různou měrou. Zatímco faktor 1 je zřejmě dominantní pro stav vlastností LMD, faktor 2 zejména ve vztahu k nadložnímu humusu je pravděpodobně doplňován řadou nespecifických činitelů s menší významností.

Vysvětlení, proč LMD a nadložní humus navzdory těsnému kontaktu jsou mikroprostředí velmi odlišná, poskytla PCA. Z údajů o LMD byly zjištěny těsné vazby Q_{p-NP} , C-FK, C-HL i C_{ox} . C_{mic} zjevně ovlivňuje Q_{N-NH_4} . Naopak C-HK/FK, C/N i N_t nebyly zjištěny v žádných korelacích s ostatními zkoumanými veličinami (graf 2). Hodnota N_t z LMD závisí na druhu původní dřeviny. V bukových zbytecích dosáhl 0,41 – 0,76 %, u jedle 0,20 – 0,40 % a u smrkových kmenů 0,23 – 0,30 %. Žádná jiná charakteristika nebyla tak spolehlivě vázána na zaznamenané druhy dřevin.

V nadložním humusu těsně korelovaly jednak C_{mic} , N_t a Q_{N-NH_4} , jednak C-FK a C-HL (graf 3). Naopak Q_{p-NP} , C-HK/FK, C/N ani C_{ox} nebyly zde zjištěny v žádných korelačních vazbách. Obsah C_{ox} byl mírně vyšší ve vzorcích nadložního humusu z nižších vegetačních stupňů (průměrně 49,4 %), zatímco nevýrazně nižších hodnot dosáhl ve vzorcích z 6. LVS (zpravidla 19,3 – 30,8 %) (graf 6). Kvalitativní výjimku tvoří vlastnosti humusu z VP 9 (46,4 %). Podobně hodnoty poměru C/N byly mírně nižší ve vyšších LVS, ale podle hodnot z LMD jeho stav hlavně závisí na konkrétní porostní skladbě a stupni humifikace (graf 8). Hodnoty C-HK/FK i Q_{p-NP} byly zjištěny jako specifické pro každou zkoumanou lokalitu bez patrného trendu. Obsah N_t v nadložním humusu byl zjevně nižší na lokalitě v 3. LVS (0,8 %), zatímco u podhorských až horských vzorků dosáhl > 1,0 % (graf 7).

PCA pedochemických vlastností nadložního humusu ukazuje vzorky F- a H-horizontů z jednotlivých VP rozdělené do charakteristických kvadrantů vzájemné korelovatelnosti (graf 4). V grafu jsou charakteristicky soustředěny hodnoty vlastností H-horizontů lokalit, které zjevně mají zonální charakter a kde se vyskytuje růstové optimum buku. Údaje z VP 6, VP 7 a VP 9 se chovají jako odlehlé body. Svěrázné znaky byly zjištěny u údajů z VP 1 – 4, které jsou situovány

v pahorkatinných až podhorských výškách a vykázaly zvláštní heterogenitu F- a H-horizontů. V nižších LVS jsou chemické vlastnosti humusu více vertikálně heterogenní než u humusu z horských LVS. Blízkost/odlehlost hodnot F- a H-horizontů je zároveň i ukazatelem různých se vazeb mezi nadložním humusem a LMD v závislosti na změnách makroklimatických podmínek v jednotlivých LVS.

Pedochemické vlastnosti LMD jsou výrazněji ovlivněny definovaným vnějším faktorem. Faktor vnitřního porostního prostředí se na chemismu LMD podílí méně významně (graf 5). Ve faktorové rovině zvláště vynikly vzorky z VP s teplotami, typickými pro každý ze zastoupených LVS, naopak pro vzorky z netypicky chladných (VP 4) nebo humidních (VP 9) lokalit byl detekován specifický charakter. Na základě výsledků vícerozměrných procedur je možné LMD definovat jako mikroprostředí intenzivní dekompozice a jen částečné humifikace, zatímco nadložní humus mimo opad je obecně prostředím intenzivní humifikace. I F-horizont byl zjištěn jako mikroprostředí intenzivnější humifikace, než jakou lze pozorovat v LMD pokročilého stadia rozkladu. Odebraný nadložní humus měl na rozdíl od vzorků tlejícího dřeva průměrně vyšší obsah C-HL a nižší hodnoty nespecifického C_{ox} .

DISKUSE

Při srovnávání různorodých stanovištních podmínek je složité hodnotit skutečný význam mrtvého dřeva pro tvorbu nadložního humusu. Pouze data z dostatečného množství ploch s dostatečnými počty opakování na odběrných místech i v čase jsou interpretovatelná. Na základě pořízených dat nelze posuzovat dynamiku vazby mrtvého dřeva a humusu, protože je proměnlivá nejen v různých LVS v aspektu přirozených změn druhové skladby lesů, ale zejména se mění s různými růstovými stadii lesa. Tento aspekt ve vyhodnocování datech chybí. Diskuse je zaměřena zejména na přesnost výsledků vybraných statistických procedur a výčet všech možných faktorů, které vztahy mezi humusem a LMD mohou potenciálně ovlivňovat.

Limity použití konkrétních statistických procedur jsou empiricky ověřené (HORN et al. 1998). Růst neuspořádanosti a náchylnost k nespěnění předpokladů normality částečně řeší vícerozměrné metody. Metoda PCA je navržena tak, že redukuje počet hodnot jednotlivých proměnných. Je to výpočet hlavních komponent, mezi nimiž je minimalizována míra rozptylu, což umožňuje jasné vyjádření vzájemných vztahů. Každá hlavní komponenta je lineární kombinací původních proměnných, díky čemuž je PCA značně robustní (MELOUN et al. 2005). Charakter dat byl zjištěn jako významně ovlivněný působením dvou faktorů, které byly označeny jako vnější (klimatický) a vnitřní (porostní). Obecně vliv klimatu na dekompozici v lesích je zásadnější než působení ostatních činitelů.

Zjišťování vztahu zásoby LMD a nadložního humusu ve vybraných lesních biotopech bylo provedeno pouze orientačně. Z výsledků nevyplývaly žádné jednoznačné závěry zejména proto, že současný podíl LMD v lesích je historicky silně zasažen lidskou činností a vyžaduje stálý monitoring, aby mohl být podrobně popsán. Dynamiku tlejícího dřeva v přirozených lesích popisují četné studie (VRŠKA et al. 1999, 2001, HORT, VRŠKA 1999, SANIGA, SCHÜTZ 2002, CHRISTENSEN et al. 2005). Jeho význam pro obnovu lesních ekosystémů je nezastupitelný (MÍČAL 1999), i když jeho přirozené vazby s humusem byly značně změněny. Ekologicky důležitější než kvantitativní vztahy jsou kvalitativní vztahy tlejícího dřeva, humusu a půdy. VP byly voleny s ohledem na jejich zonální charakter, který se uplatňuje s dominantním uplatněním brunifikace za vzní-

ku kambizemí (SAMEC et al. 2006). Na šetřených VP byly zjištěny kambizemě modální nebo rankerové, pouze ojediněle byla nalezena rendzina melanická (VP 1) a podzol modální (VP 9). Výskyt určitého půdního typu jako výsledku působení komplexu stanovištních faktorů zřejmě má svou obdobu i v charakteru tlení dřeva a geneze nadložního humusu. To může mít nezanedbatelný vliv na charakter pořizovaných výsledků. Data o humusu z VP 9 jsou vzdálenější definičnímu oboru ploch 6. LVS, které jsou charakteristické kambizeměmi, i když VP s nimi vegetačně koresponduje. Je ale svérázná vrcholovým fenoménem a zakrslou edafickou kategorií. Naproti tomu VP 8 i 10 jsou neexponovaná území s kambizeměmi a svěží edafickou kategorií. Svéráz VP 9 se projevil vysokými hodnotami C_{ox} , C_{mic} a Q_{N-NH_4} a naopak nízkou aktivitou fosfatázy.

Již první výsledky studia vztahů LMD a nadložního humusu ukázaly, že hledané korelace jsou často zdánlivě eliminovány heterogenitou lesního prostředí a jeho různým historickým vývojem (MAROSZ 2005). SIMON (2001) uvádí, že např. VP 7 je bučinou první generace na místě někdejší smrkové monokultury. Vzrostlé smrky dožívají v nadúrovni. Populace buků zahrnuje jedince především v hlavní úrovni, rovněž hustou vitální podúroveň, ale již i jedince odumírající nebo mrtvé. Podobně VP 6 má charakter někdejšího hospodářského lesa s ostrůvkovitým střídáním bučin a smrkových kmenovin. VP 7 a VP 6 se shodně v projekci PCA projeví jako odlehle body, nekorelovatelné s ostatními plochami.

Podobně lesní porosty v oblasti NPR Vývěry Punkvy (VP 1) byly silně zasaženy těžbou a přirozený charakter si zachovaly jen na nejexponovanějších enklávách. Pahorkatinné bučiny na zonálních neexponovaných půdách zůstaly zachovány poměrně řídké. Jeden z jejich typických výskytů tvoří NPR Habrůvecká bučina (VP 2). Dynamika porostu je ovlivněna především řídké zastoupenou podúrovni a sporadickým nárůstem (SVÁTEK 2003). Obecně zásoba LMD v šetřených bučinách je relativně nízká nejen díky minulým hospodářským zásahům, ale taktéž díky nízké hmotnosti tlejících kmenů. Kvalitativní výjimku tvoří VP 10, situovaná blízko horní hranice ekvalence buku, kde dimenze dřevin přirozeně nedosahují vysokých hodnot i navzdory místně velmi příznivým půdním podmínkám kambizemě modální mělce umbrické (MAROSZ 2005). Na jiných lokalitách je v podmínkách 6. LVS běžná podzolizace (VP 9) nebo její náznaky v kambizemě dystrické (VP 8).

V bukových porostech potenciálně probíhá optimální humifikace. To závisí jednak na půdních vlastnostech, jednak na chemickém složení bukového opadu. Na stanovištích primárně nepredisponovaných k podzolizaci se přirozeně zpravidla vyskytuje i dostatečný obsah bázi v půdě, které jsou nezbytné ke koagulaci kolooidního humusu. Bukový opad přirozeně obsahuje významně více bázi než jehličí, což podporuje vznik huminových látek vysrážením krátkých fulvokyselin. Bukové huminové kyseliny se vyznačují hormonálními účinky na klíčení bukových semen i růst kořenového vlášení (BUBLINEC 1983, PIZZEGHELLO et al. 2001, READ et al. 2003), takže v bučinách obvykle není tlející dřevo nezbytné pro obnovu lesa. V listnatých porostech zpravidla odrůstání buku závisí na mikroklimatických podmínkách a nebývá podmiňováno půdními vlastnostmi, zatímco odrůstání i hustota náletu jilmů a javoru horského závisí na půdních vlastnostech (MODRÝ et al. 2004). Nicméně pedochemické vlastnosti podzolů jsou zásadně odlišné vzhledem ke kambizemím. Tudiž potenciálně i jejich vliv na humifikaci je rozdílný. Proto lze předpokládat, že v horských podmínkách, kde podzolizace může být nevyhnutelná, vytváří buk lesní jiný charakter vztahů s humu-

sem. Nelze vyloučit, že tento jev se mohl projevit i jako ojedinělá odlehlost údajů o VP 9 ve faktorové rovině PCA.

Jelikož v charakteru nadložního humusu se nepopíratelně odrážejí nejen faktory přirozené, ale i vlivy lesnického obhospodařování, změn dřevinné skladby a dalších antropických vlivů, je obtížné hledat spolehlivého ukazatele jeho vlastností. Použití C_{ox} , resp. C/N bylo zjištěno nejen jako náchylné k porušení předpokladu normality, ale hlavně citlivé k chybným interpretacím vztahů nadložního humusu v lese na základě jednorozměrných lineárních modelů. Více-rozměrné modely poskytly lépe interpretovatelné výsledky, protože mohou zohlednit mnoho veličin zároveň. V nadložním humusu zejména stav N_t může zdánlivě informovat o různých výchylkách v genezi (např. o změnách humifikace po přeměně druhové skladby lesního porostu). Změny nadložního humusu zpětně vyvolávají efekty v aktivitě půdní bioty.

Půdní mikroorganismy jsou adaptovány, aby svoji maximální aktivitu dosáhly v optimálních podmínkách. Toto optimum je charakteristické pro každý LVS. Regionální diverzita, různé výchylky i stupeň lidského ovlivnění lesa se odpovídajícím způsobem odrážejí v projevech půdní bioty. V podmínkách specifických pro daný region s charakteristickou vegetační stupňovitostí má půdní biota nejtěsnější vazby s prostředím a je funkčně nejefektivnější. Její funkční redundance potenciálně klesá s délkou doby vytváření těchto vazeb. Lokálně se efektivita biologické aktivity půdy mění s odlišnostmi trvalých stanovištních podmínek. Na stanovištích s místně netypickými nebo i azonálními charakteristikami vzhledem k nominálním podmínkám (s geneticky plně vyvinutými půdami) je aktivita půdní bioty významně odlišná. Tyto odlišnosti mají svůj odraz i v potenciálních vazbách na nadložní humus. Proto se využití C_{mic} projevilo jako vhodnější pro indikaci půdně-ekologických poměrů než využití nespecifického C_{ox} . C_{ox} v tlejícím dřevě, které není obligátním produktem humifikace, zahrnuje spektrum molekul, z nichž humusové sloučeniny představují jen část. Koreluje ovšem s aktivitou KFME. V nadložním humusu jeho obsah získává jiný význam. Obecně pojetí zájmových složek lesních biotopů jako vícerozměrných korelativních soustav poskytlo lépe interpretovatelné výsledky než hledání jednorozměrných lineárních vztahů.

ZÁVĚR

Provedená šetření ukázala složitost vztahů mezi LMD a nadložním humusem. I když obě tyto složky lesních biotopů vykazují významně odlišné chování, nelze je odlišně posuzovat. Při jejich hodnocení je nezbytné vždy předpokládat existenci systémových zpětných vazeb. Jejich průkaznost ovšem nezávisí jen na dostatečném rozsahu zpracovávaných dat, ale je rovněž podmíněna i vhodnou volbou numerických procedur. Jednak je výběr správné metody matematicko-statistického hodnocení dat omezen předpoklady teorie velkých čísel, jednak jsou různé (bio)chemické vlastnosti lesních půdních nadložních horizontů různě citlivé, nebo robustní k použití určitých početních procedur. Jako nezbytná podmínka pro bližší vyhodnocování dat se jeví existence vzájemných korelací. Pro vyhodnocení interakcí mezi LMD a nadložním humusem dostatečně sledovat mikrobiální biomasu a aktivitu ureázy. Naopak C_{ox} ani N_t nemusí spolehlivě tyto vazby indikovat. C_{ox} vytváří specifické vazby s humusovými látkami i kyselými fosfatázami jen v tlejícím dřevě. Hodnocení N_t není ale zatíženo rizikem interpretativní chyby a pro H-horizonty poskytuje spolehlivé výsledky se souběžným stanovením uhlíku mikrobiální biomasy a aktivity ureázy.

LITERATURA

- BLUM, J. D., KLAUE, A., NEZAT, C. A., DRISCOLL, C. T., JOHNSON, C. E., SICCAMI, T. G., EAGAR, C., FAHEY, T. J., LIKENS, G. E. Mycorrhizal weathering of apatite as an important calcium source in base-poor ecosystems. *Nature*, 2002, vol. 417, s. 729-731.
- BROOKES, P. C., LANDMAN, A., PRUDEN, G., JENKINSON, D. S. Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: a rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 1985, vol. 17, s. 837-842.
- BUBLINEC, E. Obsah živin v jednotlivých složkách biomasy malokarpatského buka. *Lesnictví*, 1983, roč. 29, s. 773-784.
- CULEK, M. (ed.) Biogeografické členění České republiky. Praha: Enigma, 1996. 347 s.
- ČERNÝ, A. Lesnická fytopatologie. Praha: SZN, 1976.
- FABISZEWSKI, J., WOJTUN, B. Loss of floristic diversity in the Krkonoše Mts. (SW Poland). *Fragmenta Floristica et Geobotanica*, 2000, vol. 45, s. 165-178.
- FLEGEL, M., SCHRADER, S. Importance of food quality on selected enzyme activities in earthworm casts (*Dendrobaena octaedra*, Lumbricidae). *Soil Biology & Biochemistry*, 2000, vol. 32, s. 1191-1196.
- HÝSEK, J., ŠARAPATKA, B. Relationship between phosphatase active bacteria and phosphatase activities in forest soils. *Biological Fertility of Soils*, 1998, vol. 26, s. 112-115.
- HOMOLKA, L., VOLÁKOVÁ, I., NERUD, F. Variability of enzymatic activities in lignolytic fungi *Pleurotus ostreatus* and *Lentinus tigrinus* after proto-plating and UV- mutagenization. *Biotechnological Techniques*, 1995, vol. 9, s. 157-162.
- HORN, P. S., PESCE, A. J., COPELAND, B. E. A robust approach to reference interval estimation and evaluation. *Clinical Chemistry*, 1998, vol. 44, s. 622-631.
- HORT, L., VRŠKA, T. Podíl odumřelého dřeva v pralesovitých rezervacích ČR. In Vrška, T. (ed.): Význam a funkce odumřelého dřeva v lesních porostech. Vranov nad Dyjí: Správa NP Podyjí, 1999, s. 75-86.
- HRUŠKA, B., GRUNDA, B. Přírodní poměry přírodní rezervace Mrhatina, Jihlavské vrchy. Brno: Folia Universitatis Agrariae et Silviculturae Mendelianae Brunensis, 2005. 42 s.
- CHRISTENSEN, M., HAHN, K., MOUNTFORD, E. P., ÓDOR, P., STANDOVÁR, T., ROZENBERGAR, D., DIACI, J., WIJDEVEN, S., MEYER, P., WINTER, S., VRŠKA, T. Dead wood in European beech (*Fagus sylvatica*) forest reserves. *Forest Ecology and Management*, 2005, vol. 210, s. 267-282.
- CHYTRÝ, M., KUČERA, T., KOČÍ, M. (eds.) Katalog biotopů České republiky. Praha: AOPK ČR, 2001. 307 s.
- JANČAŘÍK, V. Význam a funkce odumřelého dřeva v lesních porostech. Zprávy lesnického výzkumu, 2000, roč. 45, č. 1, s. 14-17.
- JANČOVIČOVÁ, S. Sukcesní rady hub na drevinách lužných lesů (Podunajská nížina, Slovensko). In Jankovský, L., Čermák, P. (eds.): Tlející dřevo 2001. Brno: MZLU, 2001. s. 87-94.
- JANKOVSKÝ, L. Některé aspekty dekompozice dřeva v lese dřevními houbami. In Vrška, T. (ed.): Význam a funkce odumřelého dřeva v lesních porostech. Vranov nad Dyjí: Správa NP Podyjí, 1999, s. 19-32.
- JANKOVSKÝ, L. Tlející dřevo. In Jankovský, L., Čermák, P. (eds.): Tlející dřevo 2001. Brno: MZLU, 2001, s. 7-12.
- JANKOVSKÝ, L., APLTAUER, J. Tlející dřevo a dřevní houby v podmínkách klimaxových smrčín Krkonoš. In Jankovský, L., Čermák, P. (eds.): Tlející dřevo 2001. Brno: MZLU, 2001, s. 57-70.
- JANKOVSKÝ, L., BERÁNEK, J., VÁGNER, A. Dead wood and mycoflora in Nature Reserve Polom, Protected Landscape Area Železné hory. *Journal of Forest Science*, 2004, vol. 50, s. 118-134.
- JANKOVSKÝ, L., VÁGNER, A. Makromycety podílející se na dekompozici dřeva v podmínkách lesních ekosystémů PR Kněžyně a PR Čertův mlýn. In Jankovský, L., Krejčíř, R., Antonín, V. (eds.): Houby a les. Brno: MZLU, Moravské zemské muzeum, 1999, s. 209-214.
- JANKOVSKÝ, L., VÁGNER, A., ANTONÍN, V. Makromycety vybraných lokalit Litovelského Pomoraví. In Jankovský, L., Krejčíř, R., Antonín, V. (eds.): Houby a les. Brno: MZLU, Moravské zemské muzeum, 1999, s. 169-178.
- JANKOVSKÝ, L., VÁGNER, A., APLTAUER, J. The decomposition of wood mass under condition of climax spruce stands and related mycoflora in the Krkonoše Mountains. *Journal of Forest Science*, 2002, vol. 48, s. 70-79.
- KANDELER, E., GERBER, H. Short-term assay of soil urease activity using colorimetric determination of ammonium. *Biology and Fertility of Soils*, 1988, vol. 6, s. 68-72.
- KOLÁČKOVÁ, M., LEŠOVÁ, A. Enzymy lignolytického enzymatického systému u dřevokazných a ektomykorhizních hub. In Jankovský, L., Krejčíř, R., Antonín, V. (eds.): Houby a les. Brno: MZLU, Moravské zemské muzeum, 1999, s. 241-242.
- KORPEL, Š. Pralesy Slovenska. Bratislava: Veda, 1989. 329 s.
- KREITZ, S., ANDERSON, T.-H. Substrate utilization patterns of extractable and non-extractable fractions in neutral and acidic beech forest soils. In Insam, H., Rangger, A. (eds.): Microbial communities. Functional versus Structural Approaches. Berlin-Heidelberg: Springer Verlag, 1997, s. 149-160.
- MAROSZ, K. Chemické a biochemické vlastnosti ležícího mrtvého dřeva a nadložního humusu ve vybraných zvláště chráněných územích ČR. Diplomová práce. Brno: MZLU, 2005. 93 s.
- MELOUN, M., MILITKÝ, J., HILL, M. Počítačová analýza vícerozměrných dat v příkladech. Praha: Academia, 2005.
- MÍCHAL, I. Ponechání odumřelého dřeva z hlediska péče o biologickou rozmanitost. In Vrška, T. (ed.): Význam a funkce odumřelého dřeva v lesních porostech. Vranov nad Dyjí: Správa NP Podyjí, 1999, s. 9-18.
- NĚMEČEK, J., MACKŮ, J., VOKOUN, J., VAVŘÍČEK, D., NOVÁK, P. Taxonomický klasifikační systém půd České republiky. Praha: ČZU, 2001. 78 s.
- PIZZEGHELLO, D., NICOLINI, G., NARDI, S. Hormone-like activity of humic substances in *Fagus sylvaticae* forests. *New Phytologist*, 2001, vol. 151, s. 647-657.
- PODRÁZSKÝ, V. Fixace oxidu uhličitého v lesních ekosystémech. In Rožnovský, J., Litchman, T. (ed.): XII. Česko-slovenská bioklimatologická konference. Velké Bílovice: ČHMÚ, 1996, s. 26-30.
- READ, D. B., BENGOUGH, A. G., GREGORY, P. J., CRAWFORD, J. W., ROBINSON, D., SCRIMGEOUR, C. M., YOUNG, I. M., ZHANG, K., ZHANG, X. Plant roots release phospholipid surfactants that modify the physical and chemical properties of soil. *New Phytologist*, 2003, vol. 157, s. 315-326.
- REJŠEK, K. Acid phosphomonoesterase activity of ectomycorrhizal roots in Norway spruce pure stands exposed to pollution. *Soil Biology & Biochemistry*, 1991, vol. 23, s. 667-671.

- REJŠEK, K., SAMEC, P. Půda jako součást trvalých produkčních podmínek stanoviště a lesnická strategie managementu území se zvláštním statutem ochrany. Přehled výchozích hypotéz a případové hodnocení půdně-geologických podmínek PR Sidonie. Dílčí zpráva. Brno: MZLU, 2005. 24 s.
- RODRIGUEZ, A., PERESTELO, F., CARNICELO, A., REGALADO, V., PEREZ, R., DE LA FUENTE, G., FALCON, M. A. Degradation of natural lignins and lignocellulosic substrates by soil-inhabiting fungi imperfecti. *FEMS Microbiology Ecology*, 1996, vol. 21, s. 213-219.
- SAMEC, P. Půdní aspekty růstových nároků dřevin v bučinách na stanovištích živné ekologické řady. Přehled literatury a metodika. Dílčí zpráva. Brno: MZLU, 2005. 51 s.
- SAMEC, P., KUČERA, A., REJŠEK, K. Tvorba metodiky hodnocení půd bučin MZCHÚ soustavy NATURA 2000 na stanovištích živné ekologické řady. Dílčí zpráva. Brno: MZLU, 2006. 56 s.
- SANIGA, M., SCHÜTZ, J. P. Relation of dead wood course within the development cycle of selected virgin forests in Slovakia. *Journal of Forest Science*, 2002, vol. 48, s. 513-528.
- SCHWARZ, O. Rekonstrukce lesních ekosystémů Krkonoš. Vrchlabí: Správa KRNP, 1997. 174 s.
- SCHWARZ, O. Ponechávání dřeva přirozenému rozpadu jako součást lesního managementu v KRNP. In Jankovský, L., Čermák, P. (eds.): Tlející dřevo 2001. Brno: MZLU, 2001, s. 47-56.
- SIMON, J. (ed.) Stanovení limitů a posouzení rizik využívání produkční funkce lesů ve zvláště chráněných územích podle kategorie ochrany. Závěrečná zpráva. Brno: MZLU, 2001. 2000 s.
- SIMON, J., VACEK, S., BUČEK, A. Hodnocení rizika uplatňování produkční funkce lesa ve zvláště chráněných územích. Brno: Paido, 2004. 60 s.
- SVÁTEK, M. Zhodnocení současného stavu a péče o zvláště chráněná území ŠLP Křtiny v roce 2002. Dílčí zpráva. Brno: MZLU, 2003. 164 s.
- TARAFDAR, J. C., YADAV, R. S., MEERA, S. C. Comparative efficiency of acid phosphatase originated from plant and fungal sources. *Journal of Plant Nutrition Soil Science*, 2001, vol. 164, s. 279-282.
- TUKEY, J. W. *Exploratory Data Analysis*. New York: Adison-Wesley, 1977. 670 s.
- VAVŘÍČEK, D., ŠIMKOVÁ, P. Možnosti obnovy lesa v 7. a 8. lvs v Hrubém Jeseníku a masivu Králického Sněžníku. Brno: MZLU, 2005. 33 s.
- VRŠKA, T., HORT, L., ODEHNALOVÁ, P., ADAM, D. Prales Žákova hora po 21 letech (1974 – 1995). *Journal of Forest Science*, 1999, vol. 45, s. 392-418.
- VRŠKA, T., HORT, L., ODEHNALOVÁ, P., ADAM, D., HORAL, D. The Razula virgin forest after 23 years (1972 – 1995). *Journal of Forest Science*, 2001, vol. 47, s. 15-37.
- ZBÍRAL, J., HONSA, I., MALÝ, S. Analýza půd III. Jednotné pracovní postupy. Brno: ÚKZÚZ, 1997. 150 s.

Poděkování:

Vznik studie byl podpořen výzkumným záměrem MŠMT ČR MSM č. 6215648902 a projektem GA ČR č. 526/03/H036.

BIOCHEMICAL PROPERTIES AND THEIR RELATIONS BETWEEN FALLEN DEAD WOOD AND SURFACE HUMUS LAYER IN NATURAL BEECH FORESTS

SUMMARY

The results showed complicated relationships between fallen dead wood and surface humus. Although both these components of forest biotopes have significantly different behaviour, they cannot be evaluated differently. Some system feedbacks must be predicted for a right evaluation. Argumentativeness of the feedbacks depends not only on sufficient amount of obtained data, but also it is conditioned by proper choose of numeric procedure for analysing. Selection of the proper method for mathematical-statistical evaluation of data must be in accordance with the theory of great numbers as well as with the fact that several (bio)chemical forest soil properties are differently sensitive/robust to application of some numeric procedures. Observing of correlations seems to be the requirement for the other data evaluation. Microbial biomass and urease activity were observed as basic characteristics for evaluation of interactions between fallen dead wood and surface humus. On the other hand, neither oxidizable carbon nor total nitrogen can indicate these relations reliably. C_{ox} has specific linkages with humus substances and acid phosphatases only in rotting wood. Evaluation of total nitrogen is burdened by a mistake in interpretations, and analysis of nitrogen connected with microbial biomass or urease analyses provides the clear conclusions about H-horizons.

Recenzováno

ADRESA AUTORA/CORRESPONDING AUTHOR:

Ing. PAVEL SAMEC, ÚHÚL Brandýs nad Labem, Pobočka Frýdek-Místek
Nádražní 2811, 738 25 Frýdek-Místek, Česká republika
tel.: 555 530 470; e-mail: Samec.Pavel@uhul.cz