

**BIOCHEMIE EKOLOGICKÝCH PROCESŮ V ZONÁLNÍCH LESNÍCH PŮDÁCH. REVIEW****BIOCHEMISTRY OF ECOLOGICAL PROCESSES IN THE ZONAL FOREST SOILS. REVIEW**

PAVEL SAMEC

*Ústav pro hospodářskou úpravu lesů Brandýs nad Labem, pobočka Frýdek-Místek***ABSTRACT**

Composition, dynamics and functions of aboveground and/or belowground biomass are integral needs to interest in forest ecological processes. We derived forest ecosystem to macrosystem, composed from many microsystems. The macrosystem comprises attendance of all spheres including biosphere of forest ecotope. The microsystem comprises scale of microspheres (leaves, bark, litter-fall, soil). Macrospheres and microspheres are the most interactive in soil rhizosphere. There are not known in same rate. We deduced some questions: First, what way is true for separation of activity of particular groups of the soil microorganisms and plants to identify their real potential in nutrient cycles and forest ecological stability? Second, how soil microorganisms participate in total forest resilience when they build species-specifically linkages in plant rhizosphere and induce coevolution. The equivocation of the answers is caused by absence of runtime methods for soil microsystems observing. Analysis of DNA can provide any explicit conclusion but some runtime methods are concentrated only to total effects of biological activity or enzymatic activity. Specifically, research in biological activity of particular functional groups of the soil microorganisms based on DNA is aimed to get clear results. Another true interpretation for forest ecology is to define limits by closeness of root biomass measurement.

**Klíčová slova:** půdní biochemie, mikrosféry, geobiocenóza, rhizosféra, respirace**Key words:** soil biochemistry, microspheres, geobiocoenosis, rhizosphere, respiration**ÚVOD**

Živá příroda udržuje principy rovnováhy s neživým prostředím tak, aby při své adaptaci na změny mohla stále existovat v rovnováze s okolím. Největší stability dosahují vždy ta společenstva, která s okolím vyměňují nejméně energie. Protože ekotop je heterogenní, uplatňují se v něm i heterogenní společenstva. Vlastnosti ekotopu se mění i v čase, proto se v čase mění i potenciální uplatnění jednotlivých společenstev.

Popis růstových nároků evropských temperátních lesů se děje zohledněním mnoha činitelů. Tyto činitele se projevují jako endogenní nebo exogenní. Endogenní činitelé bývají hodnoceny na základě sledování fyziologie dřevin, jejich produkce a kompetice. Exogenní činitelé bývají sledovány jako množina klimatických, orografických, hydrických a půdních vlivů, které působí na růst nejen hlavních druhů lesních dřevin, ale i na celkovou dynamiku lesa. Metody studia ekologických nároků lesů se dělí na ekofyziologické, dendroekologické a fytocenologické (DAVI et al. 2005).

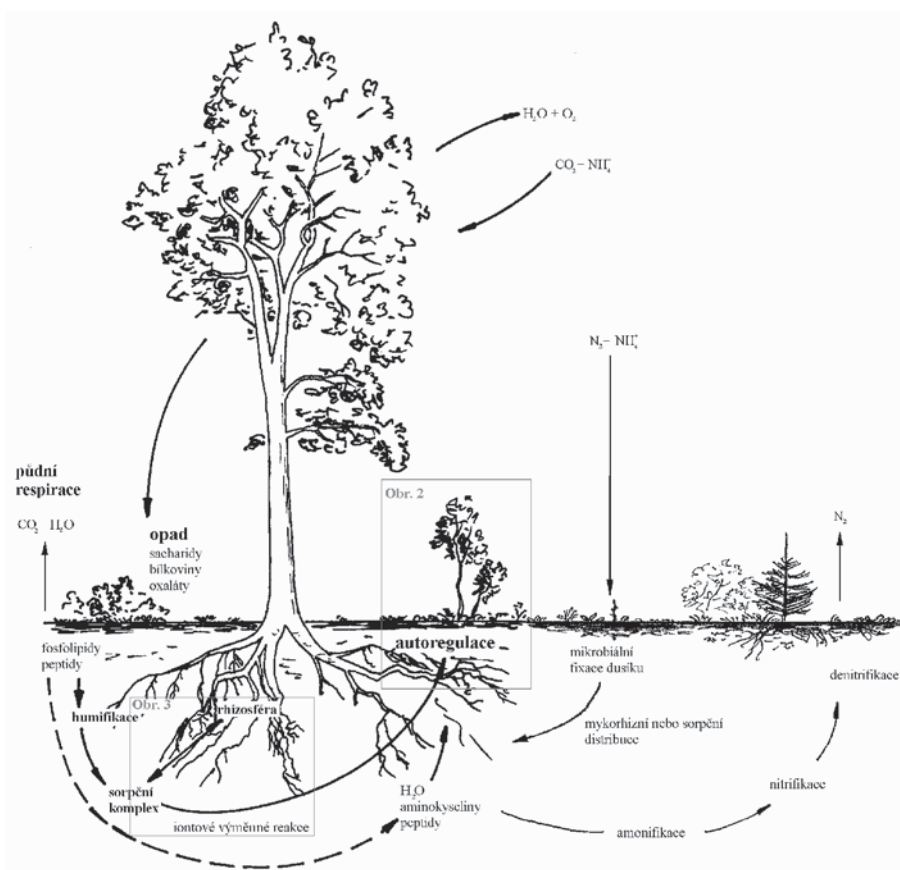
Popis lesa jako makrosystému poskytuje jiné možnosti pro interpretace, než jaké lze získat popisem různých mikrosystémů uvnitř studovaného makrosystému. Většina poznatků o ekologii lesa pochází z nadzemních šetření. Vypracováno bylo ale poměrně málo studií, které by jednotně vyhodnocovaly nadzemní a podzemní složky lesů. GRIFFITHS et al. (2000) ukázali, že půdní mikrosystémy významně ovlivňují celý makrosystém. Změny v biodiverzitě půdních mikrobů se odrazily ve změnách chodu celého ekosystému. Přístupy k řešení této problematiky se opírají o popisné studie definující geobiocenózu (ZLATNÍK 1976, SUKAČEV 1945), i o studie ekologické, popi-

sující koloběh látek v prostředí lesa (KÁŠ 1964, KONONOVA 1963, KLIMO 1985). Studium látkových koloběhů umožnilo exaktní rozdělení lesa na množinu mikrosystémů.

Cílem této studie je představit poznatky o principech zpětných vazeb mezi neživými a živými složkami lesů (FINZI et al. 1998, BARDETT, SHINE 1999, GRIFFITHS et al. 1997). Z nich vyplývají dva okruhy otázek: (1) Jakým způsobem oddělit působení jednotlivých skupin půdních organismů a rostlin, aby mohl být zjištěn jejich skutečný potenciál v látkových koloběžích a ekologické stabilitě lesa? (2) Jak se na celkové resilienci lesa podílejí půdní mikroorganismy, když vytvářejí druhově specifické vazby v rhizosféře rostlin a indukují koevoluci? Problematika experimentálního spojení lesních mikro- a makrosystémů je v tomto příspěvku nastíněna se zřetelem ke středoevropským bučinám, které zastupují hlavní zonální lesy celé středoevropské provincie (OLSON et al. 2001) s mnoha jedinečnými adaptacemi.

**EKOLOGIE LESA****Makrosystém lesa**

Při výzkumu ekologie lesů se uplatňuje několik modelů. Pro biometrický popis dřevinné složky bývají používány korelační funkce s interpretacemi významnosti výsledků pomocí různých indexů (SIMON 2003). Látkové toky v ekosystému bývají měřeny pomocí ekofyziologických metod, které sledují interakce látek na rozhraní půda – vegetace – atmosféra. Fyziologické procesy v rostlině mohou být analyzovány jako mnohorozměrné soubory parametrů, které mají



Obr. 1.

Zobecněný model vztahů v soustavě rostlina – půda – atmosféra ukazuje nenahraditelnou roli biologických látek v dekompozici, autoregulaci a půdní sorpci lesního ekosystému. Úspěšnost přirozené obnovy lesa závisí na schopnosti půdních organismů selektovat při dekompozici a humifikaci fytohormonální látky, které podporují klíčení semen (obr. 2). Proto i funkce kořenů těsně závisí na vlastnostech půdního sorpčního komplexu a jsou usměrňovány tak, aby je maximálně využívaly (obr. 3).

Generalized view on relationships in plant – soil – atmosphere order shows an unprecedented role of biological substances during decomposition, self-regulation and soil sorption in forest ecosystem. A success in forest natural regeneration depends on ability of soil organisms to select phytohormonal substances during decomposition and humification that support nut germination (Fig. 2). That is why root functions depend on soil sorption properties closely and its functions are regulated to maximum effectiveness (Fig. 3).

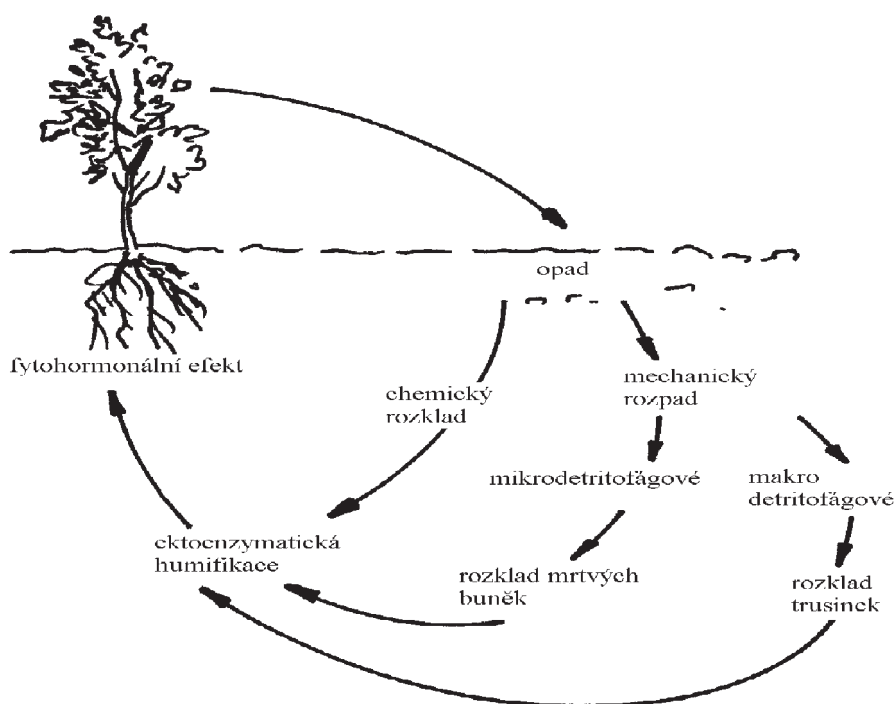
souvislost s látkovými toky v půdě a cykly uhlíku (energie) a vody. Toky látek a energie v soustavě rostlina – půda – atmosféra jsou vyjadřovány jako rozdíly mezi mírou fotosyntézy a celkovou respirační systémem. Pro modelování toků uhlíku (PAVELKA et al. 2003, NGAO et al. 2005) a vody (STŘELCOVÁ et al. 2004, ČERMÁK, KUČERA 1990) v bukových porostech byly jako neefektivnější využity kombinace dendrometrických růstových modelů a modelů látkových toků (DAVI et al. 2005). Metodicky vyhraněný problém představuje popis koloběhu dusíku, přestože se překrývá s hlavními toky energie v ekosystému (obr. 1).

Dendroekologické metody vycházejí z poznatků o dynamice lesa. Dynamika lesa je zjišťována na základě opakovaných dendrometrických měření, kdy se zjišťují změny zásoby dřevní hmoty v čase. Dávají se do souvislosti se zásobou nadložního humusu a změnami objemu mrtvého dřeva, které se specificky podílejí na přirozené obnově a humifikaci (CHRISTENSEN et al. 2005). Za optimálních podmínek se na zkracování délky života dřeviny aktivně podílejí zejména primárně parazitické a saproparazitické houby. Na účasti hub závisí látkové koloběhy. Zároveň jimi působená dekompozice dřevní hmoty je prostředkem k uvolnění nik pro následnou generaci lesa. Fluktuace objemu mrtvého dřeva v bučinách jsou

zpravidla výraznější v nižších polohách a naopak stabilnější v horských polohách, možná jsou i výsledkem rozdílné míry disturbancí a rozdílné míry ohrožení porostů vichřicemi. V přírodních bučinách stromy zpravidla odumírají nastojato a vyvráceny bývají až později. Průměrně ovšem ležící mrtvé dřevo tvoří významnější složku celkového objemu mrtvé dřevní hmoty než stojící odumřelé kmeny. Procento mrtvého dřeva vzhledem k živým stromům roste v horských polohách až téměř na dvojnásobek oproti bučinám nížinným až podhorským.

Proměnné modelů toků uhlíku a vody v bukových lesích jsou závislé na globální radiaci, atmosférických srážkách, rychlosti větru, vlhkosti vzduchu a na teplotě. Důležité pro funkce lesa jsou zejména fotosyntéza, respirace vegetace a bilance půdní vody (DUFŘÉNE et al. 2005). Tyto veličiny zároveň mají deterministickou neurčitelnost. Ani popis deterministické neurčitelnosti však nedokáže zcela vysvětlit rozdíly mezi modelovými simulacemi koloběhů látek a jejich skutečně měřenými hodnotami. Vypočítat okamžité hodnoty výměny sledovaných látek mezi rostlinou a atmosférou umožňuje např. metoda vířivé kovariance.

Kovariance je střední hodnota součinu odchylek několika náhodných veličin od jejich středních hodnot. Vířivá kovariance

**Obr. 2.**

Při rozkladu bukového opadu a jiných zbytků vznikají látky se selektivními hormonálními účinky, které indukují klíčení bukových semen a růst následné generace lesa

The components with selective hormonal effects are produced during the beech litter decomposition and induce a beech nuts germination as well as growth of new forest generation

počítá střední hodnotu ze součinů sumy parciálních středních hodnot a jejich kladných odchylek hustoty média, rychlosti výměny látky a poměru změn koncentrací sledovaných látek v médiu. Vířivá kovariance dokáže dobře detekovat rozdíly mezi simulovaným modelem a měřenými hodnotami. Snížení těchto rozdílů je možné při vyjádření roční bilance měřených látek ze sumy lokálních toků (DAVI et al. 2005).

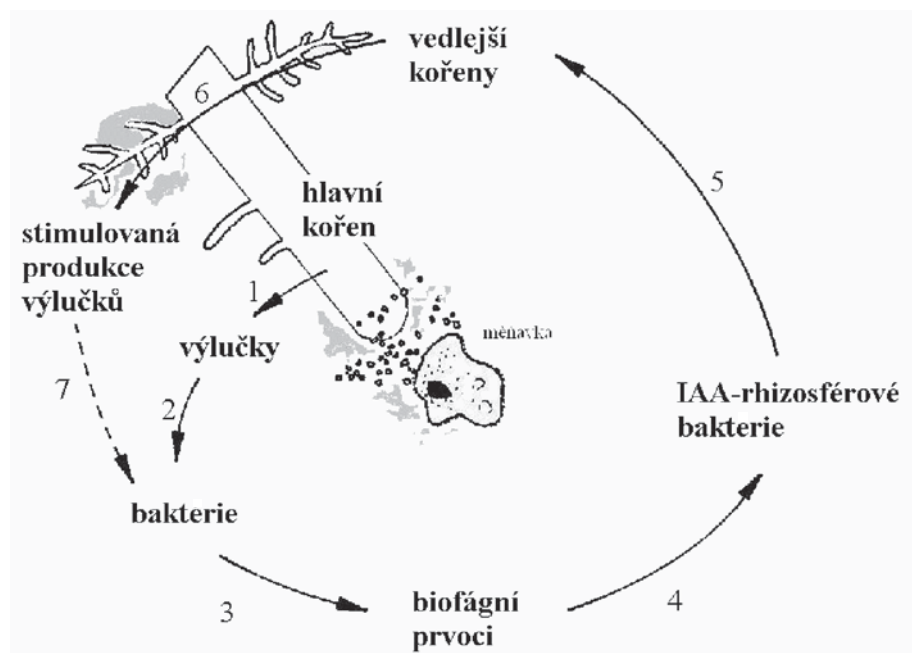
Látkové vstupy do půdy ovlivňují zpětné vazby ekosystému. Vegetační změny zákonitě souvisejí s dynamikou populací lesních dřevin. Při poklesu kruhové výčetní základny lesního porostu, rozvolnění zápoje a rozkladu mrtvého dřeva bývá vliv dřeviny na půdu částečně nahrazován jinými zástupci společenstva. Zpětný vliv půdy na stabilitu lesního porostu spočívá v působení minerální složky, především pak sorpčních schopnostech půdního jílu. To se odráží v přeměnách organo-minerálního matrix až do sloučenin tvořících půdní humus a půdní sorpční komplex, lišících se díky anizotropii listového nebo dřevního opadu (PATZEL, PONGE 2001). Listový opad má příznivější C/N a neobsahuje lignin, takže může být rychle humifikován. Je-li v půdě přirozeně dostatečná zásoba bází, jsou humusové látky stabilizovány a tím je i zvýšen účinek sorpčního komplexu na výživu dřevin. Zvláště buk lesní (*Fagus sylvatica* L.) dokáže účinně využívat zpětných vazeb s půdou.

### Mikrosystémy lesa

Lesní mikrosystémy jsou tvořeny mikrobiálními nikami. Významné mikrosystémy se nacházejí na listech v korunách stromů, na bázích kmenů, na opadu a především v půdě. Vázané mikroorganismy uplatňují pouze takové genotypy, schopné trvale snášet působení

daného stresoru. Tyto mikrosystémy jsou komplexně propojeny a dohromady tvoří celou geobiocenózu. Jsou strukturované, mají vysokou diverzitu, rychlou sukcesí a evoluci. V půdě jsou makrosystém a mikrosystémy spojeny díky rhizosféře. Její biofyzikální vlastnosti významně mění v kořenové výlučky (READ et al. 2003). Zvláštního významu v kořenových výlučkách dosahují mimobuněčné nenasycené mastné kyseliny. Tyto lipidy dokáží v rhizosféře snížit obsah vody až o 10 %. Tehdy lecitin uvolňuje organické fosfáty ze sorpčního komplexu do půdního roztoku. Také snižuje poměr spotřeby amoniaku a produkce nitrátů.

V bukových porostech dochází ke snížení fluktuací vnitropůdních procesů. Nižší intercepce srážek a vyplavování aniontů v listnatých porostech i nižší vyplavování organických kyselin do podložních půdních horizontů ovlivňují interakce půdních minerálních částic a humusových kyselin (FINZI et al. 1998). Schopnost asociace mezi organickými a jílovými koloidy klesá se snižující se hodnotou pH. V oligotrofních podmínkách se selektivně i horizontálním přenosem genů vyvíjí takové druhy, přizpůsobené na nízkou přístupnost živin (RENGER, MARSCHNER 2005). V bučinách dochází k efektivnější humifikaci a blokaci látek před jejich vyplavováním než ve smrkových nebo borových porostech. Půdní produkce huminových kyselin z přeměn bukového organického matrix vyvolává fytohormonální efekty u všech rostlin v bučinách (obr. 2). Tyto účinky se podobají působení auxinů nebo gibberelinů a jsou umocňovány v interakci s rostlinným isoenzymatickým polymorfismem. Hormonální účinky huminových látek na růst lesa se různí v závislosti na pH a C/N stanoviště. V kyselém prostředí se hormonální účinek huminových kyselin podobá spíše auxinům, zatímco v neutrálním prostředí se tento



Obr. 3.

Rhizosféra je prostředím s řadou zpětnovazebných vztahů mezi rostlinou, bakteriemi a prvky. Rostlinné kořeny produkují výlučky (1), které slouží jako živný substrát pro různé mikroby (2), jejichž populace jsou následně konzumovány biofágními prvky (3). Selektivita dravých prvoků při vyhledávání kořisti se v půdním prostředí odráží v podpoře populací rhizosférových bakterií, produkujících indolyl-3-acetové kyseliny (IAA). IAA látky působí jako stimulatory růstu kořenového vlášení (5 - 6) a rovněž působí i na stimulaci kořenové exsudace. Zvýšená kořenová exsudace vede zpětně ke stimulaci růstu bakterií (7), aktivitě dravých prvoků a růstu IAA-rhizosférových bakterií (podle BONKOWSKI, BRANDT 2002)

Rhizosphere has a lot of feedbacks with plant, bacteria and protozoans. Plant roots produce exudates (1) that are nutrient medium for microorganisms (2) which populations are sequentially consumed by biophagous protozoans (3). Selectivity of the protozoans during hunting results in suggestion of rhizosphere bacteria producing indolyl-3-acetate acids (IAA). IAA induces fine root growth (5 - 6) such as root exudation. Induced root exudation leads back to further bacterial growth (7), activity of biophagous protozoans and IAA-bacterial population growth (after BONKOWSKI, BRANDT 2002)

efekt podobá spíše giberelinům (PIZZEGHELLO et al. 2001). Rovněž rhizosférové bakterie produkují látky (indolyl-3-acetové kyseliny) (IAA), vyvolávající hormonální efekty podobné působení auxinů na kořenové systémy. Produkce těchto látek bývá stimulována aktivitou samotných rostlinných kořenů, které produkují exsudáty, sloužící jako substrát pro bakterie, konzumované přednostně biofágními prvky (obr. 3 - 4). Následně se mohou poměrně nerušeně pomnožovat právě IAA-rhizosférové bakterie, jejichž metabolity hormonálně působí na rostliny (BONKOWSKI, BRANDT 2002).

Velmi rozšířenou adaptací lesních dřevin na nedostatek živin jsou mykorrhizní symbiózy. Díky mykorrhize je kořenový systém nejen rozšířen, ale jedinečným způsobem se mění jeho funkce (GRYNDLER et al. 2004). Mykorrhizy zásadně mění dynamiku kořenů většiny rostlin. Mykorrhizní symbiózy jsou důležitým fenoménem při všech hodnoceních výživy lesních dřevin a jejich změn. U temperátních lesních dřevin je dominantně přítomna ektomykorrhizní symbióza. Tvorba ektomykorrhiz silně závisí na stanovištních podmínkách a schopnosti rostliny vytvářet jemné kořeny. Tvorba jemných kořenů může být omezena nedostatkem vody i živin, proto se ektomykorrhizy soustřeďují v nadložním humusu, příp. v organominerálním půdním horizontu (PEŠKOVÁ 2005). Houby jsou acidotolerantní a omezují růst bakteriálních kolonií, takže v oligobazických podmínkách omezují i blokaci živin v bakteriální biomase. Antagonismy mezi půdními houbami a bakteriemi jsou součástí

širokého spektra faktorů závislých na různém pH, které ústí i do rozdílné dynamiky bučín na živných a kyselých stanovištích (PATZEL, PONGE 2001, KENNEDY, PITMAN 2004). V živných bučinách jsou antagonismy mykorrhizních hub částečně nahrazeny dynamickou rovnováhou mezi IAA-rhizosférovými bakteriemi a prvky.

## FUNKČNÍ DIVERZITA PŮDY

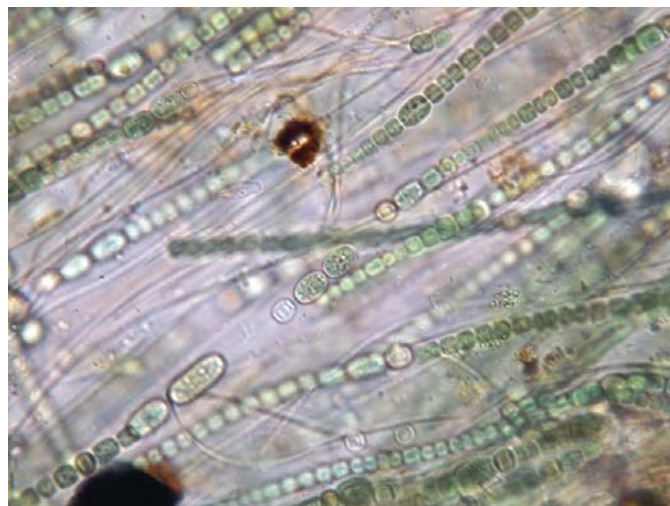
### Systém ekologické stability půdy

V půdních mikrosystémech jsou ekologické procesy a evoluce velmi těsně spjaty. Jejich konečné efekty ústí až do odezvy celého ekosystému na změnu vnějších podmínek. Ekologický výzkum skladby a funkcí jednotlivých půdních mikrobiálních společenstev však zatím stále nemá ucelené výsledky (NANNIPIERI et al. 2003). Výsledky dosažené při sledování funkcí jednotlivých půdních mikrosystémů zpravidla informují o mikrobiálně usměrňovaných reakcích, které mají vztah jen k obecnému projevu daného procesu.

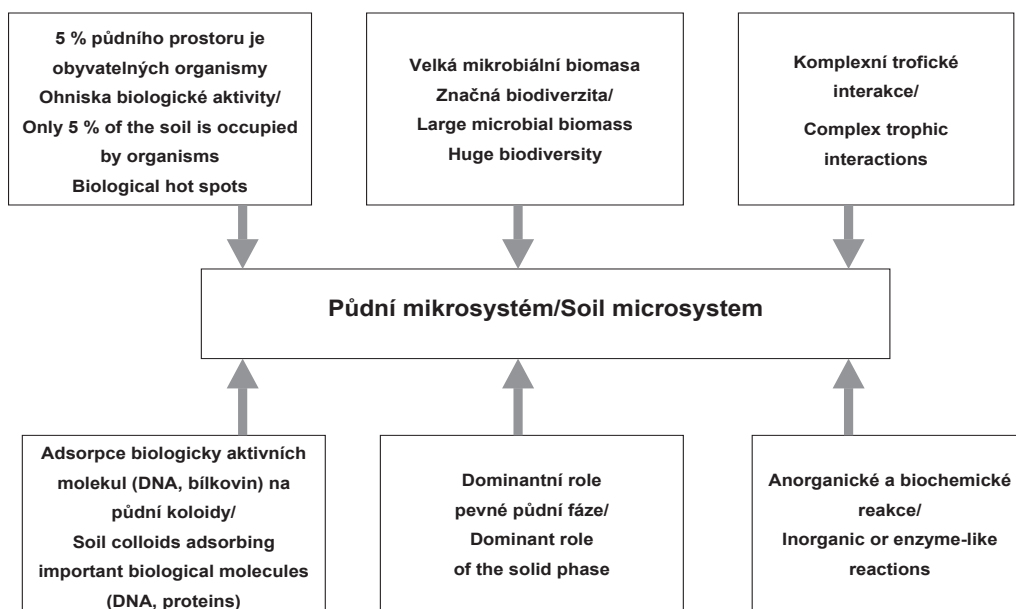
Pro biomasu i aktivitu většiny půdní mikroflóry ve svrchních půdních horizontech je důležitá dynamika kořenů. Nejrychlejší dynamický průběh má kořenové vlášení - vychlípeniny buněk kořenové epidermis aktivní jen 10 - 20 dní, které jsou bohatým zdrojem látek pro mnoho heterotrofních mikrobus. Ektomykorrhizy zastavují tvorbu kořenového vlášení, takže snižují objem živných substrátů



**Obr. 4.** Společenstva půdních prvoků z rodu *Colpoda* (vlevo a dole) a *Paramecium* (uprostřed) jsou typická pro nadložní humus v přirozených lesích  
Communities of soil protozoans from genera *Colpoda* (left and down) and *Paramecium* (midway) are spread in surface humus of natural forests



**Obr. 6.** Koloniální (*Cylindrospermum* sp.) i kokální (cf. *Synechococcus* sp.) sinice hojně osidlují prameniště a zarůstající tůně. Jsou konkurenčně zdatnější, takže snižují populační hustotu rozsivek  
Colonial (*Cylindrospermum* sp.) and single cell (cf. *Synechococcus* sp.) cyanophytes substantially settle spring areas or forest invasion pools. They are more successful in competition and restrict population abundances of diatoms



**Obr. 5.** Schéma uspořádání biologických a fyzikálně-chemických procesů v půdě (podle NANNIPIERI et al. 2003)  
Organisation of biological and physicochemical processes in soil (after NANNIPIERI et al. 2003)

pro bakterie. Snížený růst kořenů ektomykorhizy vyrovnávají růstem hyfového pláště a dalších myceliálních struktur. Naopak, endomykorhizy podporují růst kořenového vlášení. Hlavní funkcí mykorhiz je, že dokáží přijaté minerální látky kumulovat a v období nedostatku je pak předávat hostitelské rostlině (PEŠKOVÁ, SOUKUP 2006). Svými extracelulárními výlučky působí biochemický rozklad apatitu, z něhož váží vápník i fosfor, aniž by tyto prvky procházely přes sorpční komplex (BLUM et al. 2002). Tato schopnost mykorhizních symbióz významně ovlivňuje látkové toky a kumulaci bázi v organické hmotě, čímž mykorhizní soustavy ovlivňují stabilitu humusu i celkovou pufrací schopnost půd. Biochemické zvětrávání apatitu vyrovnává ztráty vápníku vyluhováním. Ale mykorhizní systém citlivě reaguje na acidifikaci, vápnění a hnojení, takže půdní pufrace je stabilní jen při ochraně symbióz a přirozených antagonismů uvnitř půdního subsystému. PEŠKOVÁ, SOUKUP (2006) shrnují tyto indikace narušených lesních prostředí:

- Poměr počtu mykorhizních druhů hub s nemyorhizními, kdy zejména v imisně zatížených lesích byl pozorován nárůst saprofytických hub a úbytek mykorhizních hub (PAVLÍK 1999).
- Poměr aktivních a neaktivních mykorhiz společně s počtem druhů mykorhizních hub záporně koreluje s podílem silně defoliovovaných stromů.
- Kladná korelace mezi indexem asimilační kapacity produkční části koruny stromu a počtem plodnic ektomykorhizních druhů hub dokumentuje poškození lesních porostů (CUDLÍN et al. 1999).
- Úbytek aktivních mykorhiz po vápnění nebo hnojení lesních půd nastává nejen v důsledku zvýšené hodnoty pH (omezující obecně výskyt hub), ale také díky zvýšené dynamice dusíku.

Koloběhu dusíku v lesích bývá věnována značná pozornost. Jeho zpřístupnění začíná rozkladem bílkovin a aminokyselin, které katalyzují specifické proteázy. Půdní proteázy zpřístupňují aminokyseliny pro rostlinné kořeny i detritofágy (obr. 1). Jejich aktivita závisí na obsahu vápníku, který je dokáže stabilizovat před autolýzou. Především ve zdevastovaných lesích a iniciálních lesních půdách souvisí zabezpečení toku dusíku a jeho zpřístupnění pro rostliny se zajištěním všech následných sukcesních, resp. regradčních procesů. To se projevuje ve schopnosti půdní bioty zpětnově reagoval na stresové podmínky a podílet se tak na půdní resilienci. Některé půdní kvasinky dokáží pro zajištění trvalého dostatku volných aminokyselin měnit produkci a skladbu vylučovaných proteáz podle aktuálně dostupného substrátu, eventuálně dokáží přejít od rozkladu odumřelé hmoty k rozkladu živých tkání (DOSTÁL et al. 2005).

### Separace zdrojů půdní biologické aktivity

Základním projevem biologické aktivity půdy je respirace. Tento projev přímo závisí na teplotě a indikuje míru dekompozičních procesů stejně jako limity vázání uhlíku v půdě. Obvykle bývá měřena celková půdní respirace. Pro určení míry půdní mineralizace se rozlišuje respirace bazální a respirace indukovaná (GRUNDA 1985). Problémem zůstává separace zdrojů půdní respirace, která dosud je většinou odhadována. Cílem je stanovit potenciální míru dekompozice hmoty jednotlivých funkčních skupin půdních organismů (SINGH, GUPTA 1977, EDWARDS 1991). V lesích a stepích se na celkovou půdní respiraci významně podílí dýchání kořenů (HANSON et al. 2000). Dýchání kořenů je autotrofní respirací. Při tlení kořenů je pozorováno dýchání aerobních rozkladačů (heterotrofní respirace). Aby mohla být respirace kořenů vyjádřena z celkové respirace půdy, je kladen zvláštní důraz na vyšetření právě kořenové biomasy a míry její dekompozice (EDWARDS, HARRIS 1977). Lesnický uplat-

nitelné je zejména zjišťování kořenové biomasy z regresní funkce s výčetní tloušťkou (DO-HYUNG 2001). NAKANE (1978) navrhl, aby respirace kořenů byla odhadována pomocí exponenciálního vztahu s biomasou a potenciální rychlostí jejího rozkladu. Na základě tohoto předpokladu LEE et al. (2003) provedli pokus, kdy z rozdílu celkové respirace a respirace kořenů zjišťovali možnou respiraci půdních heterotrofií.

Půdní respirace bývá zpravidla korelována s aktivitou půdní katalázy. Pro zjištění jejího projevu v látkových kolobězích bývají hledány korelace s aktivitou různých hydrolytických enzymů. Na lesních stanovištích se jako indikačně důležité ukázaly vztahy půdní respirace a aktivity ureázy a fosfatáz (COHRAN et al. 1989). Mohou upozorňovat na změny v mikrobiálních společenstvech i resilienci lesa vlivem různých stresů (SPARLING et al. 1986).

Současně se separací zdrojů půdní respirace se předpokládá i separace jednotlivých funkčních skupin půdní bioty. Při popisu projevů a abundance jednotlivých funkčních skupin půdních mikroobů je nezbytné rozlišení aktivních a neaktivních buněk. Jedná se o odlišení DNA a RNA v živých buňkách a DNA v půdě. Taková analýza poukazuje na skutečné vazby živých buněk s prostředím na rozdíl od enzymů a DNA vázaných v půdním sorpčním komplexu (obr. 5). Zvláště je možné sledovat funkce nižších i vyšších taxonů v půdě.

### Půdní mikrobiální společenstva a globální změna

Pozorování mikroevoluce bakterií ukazují, že i při značné mutabilitě a schopnosti vytvářet stále další druhy, maximálně zachovávají své metabolické strategie. V krajních případech (klimatická změna, změny půdního prostředí) je již předpokládán přechod saprofytů k parazitickým způsobům výživy (WILKE et al. 2001). Řasy a sinice naopak v reakci na klimatickou změnu vstupují do kvalitativně jiných symbióz s heterotrofií, čímž dokáží působit jako účinný faktor substituce, aniž by u heterotrofií docházelo k přechodu na patogenní strategie (ELSTER, BENSON 2004).

Je obtížné zjistit, zda půdní biota dokáže klimatické změně a jiným dlouhodobým stresům čelit jiným způsobem (např. změnou areálu) než změnami životních strategií. K potvrzení této domněnky chybí podrobné zprávy o mikrobiální biogeografii. U prvoků a hub byly zjištěny významné rozdíly v druhovém složení mezi jižní a severní polokoulí (FOISSNER 1999). Zejména parazitické druhy bývají zpravidla úzce vázány na areál hostitele (ČERNÝ 1970). Naopak, u sinic a bakterií je známo mnoho kosmopolitních rodů (obr. 6). Rychlá druhová diverzifikace ale vylučuje jednoduchou představu o jejich ubiquitní přítomnosti. Za předpokladu, že půdní mikroorganismy jsou v přírodě rozšířeny v omezených územích, celková mikrobiální diverzita může být obrovská. Ještě větší může být funkční diverzita daného biotopu, pokud v neopakovatelných celcích mikrobi a houby tvoří specifické vazby s rostlinami a živočichy. Aproximativně ani deskriptivně nebyla dosud úplná funkční diverzita žádného ekosystému popsána (NANNIPIERI et al. 2003), zato její neznámá složka je charakterizována jako funkční redundance (BIANCHI, BIANCHI 1995). Funkční redundance znamená, že celková funkční diverzita systému je větší, než je možné stanovit.

Při klimatické změně dochází k areálovým změnám zejména v horách (na horní hranici lesa) a na hranici polární tundry. V temperátních nebo i boreálních lesích k významným posunům vegetace nedochází. V souvislosti s tím lze předpokládat, že v oblastech vegetačních posunů se mohou měnit i životní strategie půdní bioty. Změny symbióz při zachování základních metabolických drah jsou

předpokladatelné hlavně v neexponovaných temperátních ekosystémech. Kriticky se mohou projevat zejména výchyly v produkci biomasy, kdy může hrozit i vyčerpání potravních zdrojů.

## ZÁVĚR

Při studiu ekologických procesů vyvstává problém, zda je skutečně účelné pozorovat daný jev jako výsledek právě jednoho činitele, nebo zda jej chápat jako výsledek působení mnoha vlivů současně. První způsob předpokládá zjednodušení dané soustavy natolik, aby bylo možné sledovat přímou vazbu jedné veličiny na jinou. Je vhodný pro laboratorní řízené podmínky, v lesním prostředí nemusi fungovat spolehlivě. To řeší druhý přístup, který ale je náročný na přesné vyjádření všech působících faktorů.

Znamé ekologické faktory mají svérázné projevy v makrosystémech i mikrosystémech. Přesto je nelze hodnotit odděleně. Makrosystémy a mikrosystémy jsou vzájemně propojeny. Makrosystém lesa podmiňuje mikrosystémy opadem, výlučky a vytvářením mikroklimatu. Mikrosystémy ovlivňují makrosystém tvorbou a přeměnamí humusu, zpřístupňováním a transportem živin i produkcí látek s hormonálními účinky. Obě složky lesa se společně projevují respirací, růstem biomasy a produkcí řady enzymů.

Na úrovni lesního makrosystému se sledují druhové složení a ekologie makroskopických organismů, objem a změny biomasy, zásoba humusu, látkové koloběhy a vlastnosti ekotopu. Na úrovni mikrosystému se sleduje zejména druhové složení a ekologie mikrobů, respirace a půdní biochemie. Systémové spojení obou pozorovacích úrovní umožňuje studium respirace a půdní biochemie. Separace zdrojů půdní respirace nebo rozbor DNA jsou prostředky ke sledování a rozlišení jednotlivých funkčních skupin mikroorganismů.

Aktivita specifických půdních enzymů nabízí způsob pro vysvětlení příčinných vazeb nejen biologické aktivity půdní bioty, ale i pro pochopení širších vztahů mezi půdní živou a neživými fázemi. Užití nepřímých (numerických) metod k teoretickému oddělení jednotlivých funkčních skupin zdrojů půdní biologické aktivity je velmi složité a nejasné. Problematické je odlišení aktivit půdních enzymů uvolněných přímo z buněk od aktivit enzymů, které jsou poutány na půdních koloidech, a zjištění zdrojového druhu organismu těchto látek.

Přímé srovnání intenzity respirace s aktivitou biologicky uvolněných enzymů vybrané skupiny organismů je teoreticky bez redundance, a tím je i lepší pro srovnání modelů měřených a teoretických jevů. Posuzování aktivity pouze půdně vázaných enzymů s fyzikálními a chemickými půdními vlastnostmi nabízí jednoznačný výsledek o vlivu půdního substrátu na biochemii.

Metody pro separaci půdní biochemické aktivity nejsou propracovány. Zvláštní využití půdní biochemie a půdní biologie pro kvantifikaci funkcí půdy je rovněž omezeno nejasnostmi o ekologické biogeografii půdních mikrobů, nestanovenou funkční diverzitou i nestanovenou dynamikou kořenové biomasy. Jasná projekce velikosti a významnosti biologické aktivity půdy v geografických měřítkách je ještě nemožná.

## LITERATURA

- BARDETT, R. D., SHINE, A. Linkages between plant litter diversity, soil microbial biomass and ecosystem function in temperate grasslands. *Soil Biology & Biochemistry*, 1999, vol. 31, s. 317-321.
- BIANCHI, A., BIANCHI, M. Microbial diversity and ecosystem maintenance: an overview. In Allsopp, R. R., Colwell, R. R., Hawksworth, D. L. (eds.): *Microbial Diversity and Ecosystem Function*. Wallingford: CAB International, 1995, s. 185-198.
- 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 forest ecosystems. *Nature*, 2002, vol. 417, s. 729-731.
- BONKOWSKI, M., BRANDT, F. Do soil protozoa enhance growth by hormonal effects? *Soil Biology & Biochemistry*, 2002, vol. 34, s. 1709-1715.
- COHRAN, V. L., ELLIOT, L. F., LEWIS, C. E. Soil microbial biomass and enzyme activity in subarctic agricultural and forest soils. *Biology and Fertility of Soils*, 1989, vol. 7, s. 283-288.
- CUDLÍN, P., CHMELÍKOVÁ, E., MALENOVSKÝ, Z., ZEMEK, F., HEŘMAN, M. Zjišťování vztahů mezi fruktifikací ECM hub a stanovištními faktory na trvalých výzkumných plochách pomocí „MINI GIS“. In Jankovský, L., Krejčíř, R., Antonín, V. (eds.): *Houby a les*. Brno: MZLU, 1999, s. 27-30.
- ČERMÁK, J., KUČERA, J. Scaling up transpiration data between trees, stands and watersheds. *Silva Carelica*, 1990, vol. 15, s. 101-120.
- ČERNÝ, A. *Lesnická fytopatologie*. Praha: SZN, 1970. 274 s.
- DAVI, H., DUFRÈNE, E., GRANIER, A., LE DANTEC, V., BARBAROUX, C., FRANCOIS, C., BRÉDA, N. Modelling carbon and water cycles in a beech forest Part II: Validation of the main processes form organ to stand scale. *Ecological Modelling*, 2005, vol. 185, s. 387-407.
- DO-HYUNG, L. Relationship between above and below-ground biomass for Norway spruce (*Picea abies*): Estimating root system from breast height diameter. *Journal of Korean Forestry Society*, 2001, vol. 90, s. 338-345.
- DOSTÁL, J., DLOUHÁ, H., MALOŇ, P., PICOVÁ, I., HRUŠKOVÁ, O. The precursor of secreted aspartic proteinase Sapp1p from *Candida parapsilosis* can be activated both autocatalytically and by a membrane-bound processing proteinase. *Biological Chemistry*, 2005, vol. 366, s. 791-799.
- DUFRÈNE, E., DAVI, H., FRANCOIS, C., LE MAIRE, G., LE DANTEC, V., GRANIER, A. Modelling carbon and water cycles in a beech forest Part I: Model description and uncertainty analysis on modelled NEE. *Ecological Modelling*, 2005, vol. 185, s. 407-436.
- EDWARDS, N. T. Root and soil respiration responses to ozone in *Pinus taeda* L. seedlings. *New Phytologist*, 1991, vol. 118, s. 315-321.
- EDWARDS, N. T., HARRIS, W. F. Carbon in a mixed deciduous forest floor. *Ecology*, 1977, vol. 58, s. 431-437.
- ELSTER, J., BENSON, E. E. Life in the polar terrestrial environment: a focus on algae. In Fuller, B., Lane, N., Benson, E. E. (eds.): *Life in the Frozen State*. Washington: CRC Press, 2004. s. 111-150.
- FINZI, A. C., CANHAM, C. D., VAN BREEMEN, N. Canopy tree soil interactions within temperate forests: Species effects on pH and cations. *Ecological Applications*, 1998, vol. 8, s. 447-454.

- FOISSNER, W. Soil protozoa as bioindicators: pros and cons, methods, diversity, representative examples. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 1999, vol. 74, s. 95-112.
- GRIFFITHS, B. S., RITZ, K., BARDGETT, R. D., COOK, R., CHRISTENSEN, S., EKELUND, F. Ecosystem response of pasture soil communities to fumigation-induced microbial diversity reductions: an examination of the biodiversity-ecosystem function relationship. *Oikos*, 2000, vol. 90, s. 279-294.
- GRIFFITHS, B. S., RITZ, K., WHEATLEY, R. E. Relationship between functional diversity and genetic diversity in complex microbial communities. In Insam, H., Ranggner, A. (eds.): *Microbial Communities. Functional versus Structural Approaches*. Berlin - Heidelberg: Springer Verlag, 1997, s. 1-9.
- GRUNDA, B. Activity of decomposers and processes of decomposition in soil. In Penka, M., Vyskot, M., Klimo, E., Vašíček, F. (eds.): *Floodplain Forest Ecosystem I. Before water management measures*. Praha: Academia, 1985, s. 389-414.
- GRYNDLER, M., BALÁŽ, M., HRŠELOVÁ, H., JANSÁ, J., VOSÁTKO, M. Mykorhizní symbióza. Praha: Academia, 2004. 362 s.
- HANSON, P. J., EDWARDS N. T., GARTEN C. T., ANDREWS, J. A. Source separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations. *Biogeochemistry*, 2000, vol. 48, s. 115-146.
- CHRISTENSEN, M., HAHN, K., MOUNTFORD, E. P., ÓDOR, P., STANDOVÁR, T., ROZENBERGAR, D., DIACI, J., WIIDEVEN, 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.
- KÁŠ, V. Zemědělská mikrobiologie. Praha: SZN, 1964. 463 s.
- KENNEDY, F., PITMAN, R. Factors affecting the nitrogen status of soils and ground flora in beech woodlands. *Forest Ecology and Management*, 2004, vol. 198, s. 1-14.
- KLIMO, E. Cycling of mineral nutrients. In Penka, M., Vyskot, M., Klimo, E., Vašíček, F. (eds.): *Floodplain forest ecosystem I. Before water management measures*. Amsterdam: Elsevier Science Ltd. - Academia, 1985, s. 425-428.
- KONONOVA, M. M. Organičeskoe veščestvo počv. Moscow: AN SSSR, 1963. 315 s.
- LEE, M.-S., NAKANE, K., NAKATSUBO, T., KOIZUMI, H. Seasonal changes in the contribution of root respiration to total soil respiration in a cool-temperate deciduous forest. *Plant and Soil*, 2003, vol. 255, s. 311-318.
- NAKANE, K. A mathematical model of the behavior and vertical distribution of organic carbon in forest soils II. A revised model taking the supply of root litter into consideration. *Japan Journal of Ecology*, 1978, vol. 28, s. 111-119.
- NANNIPIERI, P., ASCHER, J., CECCHERINI, M. T., LANDI, L., PIETRA-MELLARA, G., RENELLA, G. Microbial diversity and soil functions. *European Journal of Soil Science*, 2003, vol. 54, s. 655-670.
- NGAO, J., EPRON, D., BRECHET, C., GRANIER, A. Estimating the contribution of leaf litter decomposition to soil CO<sub>2</sub> efflux in a beech forest using <sup>13</sup>C-depleted litter. *Global Change Biology*, 2005, vol. 11, s. 1-9.
- OLSON, D. M., DINERSTEIN, E., WIKRAMANAYAKE, E. D., BURGESS, N. D., POWELL, G. V. N., UNDERWOOD, E. C., D'AMICO, J. A., ITOUA, I., STRAND, H. E., MORRISON, J. C., LOUKS, J., ALLNUTT, T. F., RICKETTS, T. H., KURA, Y., LAMOREUX, J. F., WETTENGEL, W. W., HEDAO, P., KASSEM, K. R. Terrestrial ecoregions of the world: A new map of life on Earth. *BioScience*, 2001, vol. 51, s. 933-938.
- PAVELKA, M., JANOUŠ, D., ACOSTA, M. Limitation of soil respiration during dry period. *Zpravodaj Beskydy - The Beskids Bulletin*, 2003, roč. 16, s. 47-52.
- PAVLÍK, M. Mykoflóra imisnej bučiny. In Jankovský, L., Krejčíř, R., Antonín, V. (eds.): *Houby a les*. Brno: MZLU, 1999, s. 209 - 215.
- PATZEL, N., PONGE, J.-F. The heterogeneity of humus components in a virgin beech forests. *European Journal of Soil Biology*, 2001, vol. 37, s. 117-124.
- PEŠKOVÁ, V. Dynamics of oak mycorrhizas. *Journal of Forest Science*, 2005, vol. 51, s. 259-267.
- PEŠKOVÁ, V., SOUKUP, F. Houby vázané na kořenové systémy: metodické přístupy ke studiu. Review. *Zprávy lesnického výzkumu*, 2006, roč. 51, s. 279-286.
- PIZZEGHELLO, D., NICOLINI, G., NARDI, S. Hormone-like activity of humic substances in *Fagus sylvaticae* forests. *New Phytologist*, 2001, vol. 151, s. 647-657.
- 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.
- RENGEL, Z., MARSCHNER, P. Nutrient availability and management in the rhizosphere: exploiting genotypic differences. *New Phytologist*, 2005, vol. 168, s. 305-312.
- SIMON, J. (ed.) Monitorovací plochy soustavy NATURA 2000 v České republice. 1. část. Brno: Paido, 2003. 141 s.
- SINGH, J. S., GUPTA, S. R. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *Botanical Reviews*, 1977, vol. 43, s. 449-528.
- SUKAČEV, V. N. Biogeocoenology and phytocoenology. *C. R. Academy of Science USSR*, 1945, vol. 47, s. 429-431.
- SPARLING, G. P., SPEIR, T. W., WHALE, K. N. Changes in microbial biomass C, ATP content, soil phospho-monoesterase and phospho-diesterase activity following air-drying of soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 1986, vol. 18, s. 363-370.
- STŘELCOVÁ, K., MATĚJKA, F., KUČERA, J. Beech stand transpiration assessment - two methodological approaches. *Ekológia (Bratislava)*, 2004, vol. 23, Supplement, s. 147-162.
- WILKE, C. O., WANG, J. L., OFRIA, C., LENSKI, R. E., ADAMI, C. Evolution of digital organisms at high mutation rates leads to survival of the flattest. *Nature*, 2001, vol. 412, s. 331-333.
- ZLATNÍK, A. Lesnická fytoecologie. Praha: SZN, 1976. 495 s.



## BIOCHEMISTRY OF ECOLOGICAL PROCESSES IN THE ZONAL FOREST SOILS. REVIEW

### SUMMARY

A problem rise about interest in ecological processes if it is really efficient to observe any feature as a result of the one factor or if it is possible to explain it as result of many present factors responsibility. The first way is assumed by simplification of the system to observe a single feedback between two qualities. This way is desirable for test-room controlled conditions. In forest conditions the way is not able to run on clear. The introduced problem is solved by the second way but the presented second way is demanding to clear mark in all engaged factors.

Known ecological factors have unprecedented effects in macrosystems or microsystems. Yet it is not able to evaluate separately. Macrosystems and microsystems are connected together. The macrosystem of forest qualifies microsystem by litter, exudates and microclimate. Microsystems influence macrosystem due to genesis and transformations of humus, availability and transport of nutrients and production of substances with hormonal effects. Both forest components display respiration, biomass growth and enzymes production.

Species composition or ecology of organisms, volume and changes in biomass, humus reserve, nutrient efflux and ecotope properties are observed on level of the forest macrosystem. Species composition or ecology of microorganisms, respiration and soil biochemistry are observed on microsystem level mainly. The study of respiration and soil biochemistry enables systematics connection of the both observing levels. Separation in soil respiration sources or DNA analysis is a factor for observing and adjustment of particular function microbial groups.

These methods are not runtime conducted. Extended knowledge about ecological biogeography of soil microorganisms as well as about root biomass dynamics is still missing to be used in soil biochemistry for studying particular microsystem functions. On the other hand, potential relations among cell's produced enzymes, respiration and biomass at particular function group of soil biota present a key for separations of its ecological significance in geobiocoenosis as well to quantify the feedbacks with inorganic spheres.

Recenzováno

---

### ADRESA AUTORA/CORRESPONDING AUTHOR:

Ing. Pavel Samec, Ústav pro hospodářskou úpravu lesů, Brandýs nad Labem, pobočka Frýdek-Místek  
Nádražní 2811, 738 25 Frýdek-Místek, Česká republika  
tel.: 555 530 470; e-mail: Samec.Pavel@uhul.cz